

EEN SIMULATIE-MODEL TER BESCHRIJVING VAN HET ZOEKGEDRAG VAN TRICHOGRAMMA SPP.

verblijfstijd. Als het maximum aantal eieren
legd besluit de wesp te vertrekken. *)

Zodra er een ontmoeting met een ei plaatsvindt, wordt *)
de random-generator in werking gezet om te bepalen of *)
het ontmoette ei geparasiteerd dan wel ongeparasi- *)
teerd is. *)

Het programma wordt N keer doorlopen, om de resul- *)
taten die met de randomgenerator bereikt zijn te mid- *)
delen. Uiteindelijk wordt het gemiddelde en de stan- *)
daardafwijking berekend. *)

Interface: De invoergegevens komen van een input-file, de *)
resultaten worden geschreven naar een output-file. *)

* De dichtheid aan eieren wordt ingelezen via de ter- *)
* minal, evenals het aantal runs. *)

* Auteur : Joost Reus *)

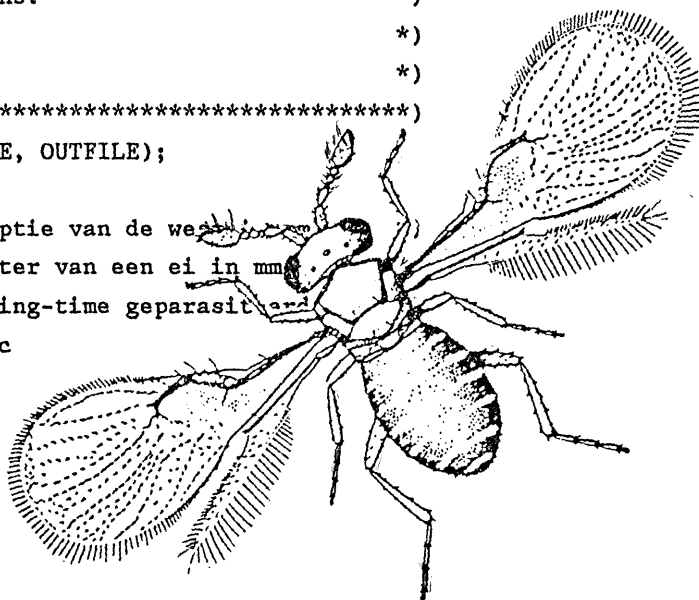
* Datum : juni 1987 *)

***** *)

PROGRAM TRICHOGRAMMA (INPUT, OUTPUT, INFILE, OUTFILE);

CONST

DiamPar - 1.2; (* Perceptie van de wesp *)
DiamEgg - 0.61; (* Diameter van een ei in mm *)
HandlingTParEgg - 20; (* Handling-time geparasiteerd *)
(* in sec



Joost Reus

EEN SIMULATIE-MODEL TER BESCHRIJVING VAN HET ZOEKGEDRAG VAN
TRICHOGRAMMA SPP.

Joost Reus

Landbouwuniversiteit Wageningen

januari 1988

6-maands doktoraalonderzoek voor de vakgroepen Entomologie en
Theoretische Produktie Ecologie.

Begeleiders:

Ir. G.A. Pak - Entomologie

Prof.Dr.Ir. R. Rabbinge - Theoretische Produktie Ecologie

VOORWOORD

Voor U ligt het het verslag van een doktoraalonderzoek dat ik heb verricht in de periode augustus 1986 - maart 1987. Doel van het onderzoek was het konstrueren van een simulatiemodel ter beschrijving van het zoekgedrag van Trichogramma spp. Het onderzoek was een gekombineerd 6-maands vak Entomologie - Theoretische Produktie Ecologie (voorheen Theoretische Teeltkunde).

Graag zou ik hierbij Ir. G.A. Pak en Prof.Dr.Ir. R. Rabbinge willen bedanken voor hun begeleiding en kritische opmerkingen. Zij hebben mij geholpen om de aanvankelijk onduidelijke materie toch nog enigzins konkreet te maken.

Verder zou ik alle medewerkers van de vakgroepen Entomologie en Theoretische Produktie Ecologie willen bedanken, die mij geholpen hebben met de grote of kleine moeilijkheden die ik tijdens mijn onderzoek ontmoet heb.

Tenslotte wil ik Ine Geuijen bedanken voor haar hulp tijdens het experimentele gedeelte.

Wageningen, 29-1-1988

Joost Reus

INHOUDSOPGAVE

VOORWOORD

INHOUDSOPGAVE	1
SAMENVATTING	3
SUMMARY	4

1 INLEIDING EN PROBLEEMSTELLING	5
1.1 Inleiding	5
1.2 Doel van het onderzoek	7
2 HET ZOEKGEDRAG VAN <u>TRICHOGRAMMA</u> SPP.	9
2.1 Inleiding	9
2.2 Gastheerlokatie	9
2.3 Gastheerselektie	11
2.4 Zoektijd binnen een gastheerpatch	13
2.5 Factoren van invloed op de zoek efficiëntie en zoekactiviteit	17
2.5.1 Invloed van eerder opgedane ervaringen	17
2.5.2 Invloed van leeftijd en eivoorraad	18
2.5.3 Invloed van omgevingsfactoren	18
3 OPZET EN RESULTATEN VAN HET MODEL	21
3.1 Inleiding	21
3.2 Beschrijving van het systeem waarop het model betrekking heeft	22
3.3 Structuur van het model	24
3.4 Variabelen in het model	31
3.4.1 Inleiding	31
3.4.2 Variabelen met betrekking tot de parasiet	31
3.4.3 Variabelen met betrekking tot de gastheer	33
3.4.4 Invloed van eivoorraad op loopsnelheid en activiteit	35
3.4.5 Invloed van eerder opgedane ervaringen op de verblijfstijden	36

3.5 Resultaten van het model	41
3.5.1 Inleiding	41
3.5.2 Aantal ontmoetingen met kairomoongebieden en eiclusters	41
3.5.3 Verblijfstijden op het blad	43
3.5.4 Effect van initiële zoektijden op parasitering	45
3.5.5 Eerder opgedane ervaringen en beschikbare zoektijden	50
4 VERIFIKATIE VAN EEN GEDEELTE VAN HET MODEL	57
4.1 Inleiding	57
4.2 Materiaal en methoden	57
4.3 Resultaten	60
4.4 Toetsing van de formules van Skellam	67
5 DISKUSSIE	71
5.1 Inleiding	71
5.2 Opzet van het model	71
5.3 Verifikatie van het model	77
5.4 Mogelijkheden en beperkingen van het model	79
LITERATUUR	82
BIJLAGE 1 LISTING VAN HET PROGRAMMA	

SAMENVATTING

Verschillende Trichogramma-stammen worden getest op hun geschiktheid als biologische bestrijder van Lepidoptera-plagen in kool. Voordat veldexperimenten worden verricht, worden de Trichogramma-stammen in laboratorium-experimenten geëvalueerd. Hierbij wordt gebruik gemaakt van een aantal selectiekriteria, zoals aanpassing aan lage temperaturen, gastheerselektie en reactie op kairomonen.

Om de Trichogramma-stammen beter te kunnen vergelijken is er een begin gemaakt met de ontwikkeling van een simulatiemodel, dat de verschillende criteria met elkaar kan integreren. Er is gekozen voor een benadering op individu-niveau, waarbij het zoekgedrag van een individuele sluipwesp op een koolblad wordt beschreven. Er is uitgegaan van de veronderstelling dat een Trichogramma-vrouwtje op een blad eerst 'at random' naar gastheersporen (kairomonen) zoekt. Zodra een kairomoongebied ontdekt is, zoekt zij daarbinnen 'at random' naar gastheereieren.

Bij de berekening van de diverse ontmoetingskansen is gebruik gemaakt van de formule van Skellam. Tevens is aangenomen dat een Trichogramma-vrouwtje slechts een bepaalde tijd op een blad blijft zoeken, als er geen kairomonen ontdekt zijn. Ditzelfde geldt voor de zoektijd in een kairomoongebied als er geen gastheereieren gevonden worden. Deze tijden zijn de initiële zoektijden genoemd. Vooral de initiële zoektijd op een blad blijkt volgens het model grote invloed te hebben op de effectiviteit van de parasiet.

Een aantal experimenten zijn verricht om de initiële zoektijden te bepalen en de formule van Skellam te toetsen. De berekende ontmoetingskansen weken af van het werkelijke aantal ontmoetingen met kairomoongebieden. Bovendien bleek het geobserveerde zoekgedrag niet 'at random' te zijn, omdat de randen en nerf van het gebruikte modelblad een belangrijke rol speelden bij het zoekgedrag op het blad. De formule van Skellam lijkt daarom geen goede weergave te zijn van de werkelijke ontmoetingskansen.

Een aantal aannames die bij het begin van het onderzoek gedaan zijn, lijken onjuist. Het is daarom noodzakelijk dat het zoekgedrag van Trichogramma in het gewas, op de plant en op een blad beter beschreven wordt, alvorens het mogelijk is om met behulp van een model uitspraken te doen over de effectiviteit van een bepaalde Trichogramma-stam.

SUMMARY

Several Trichogramma-strains are tested on their suitability as biological-control agent of Lepidopteran pests in cabbage. Before field-experiments are carried out, the Trichogramma-strains are evaluated in laboratory-experiments. For this purpose a number of selection-criteria are used, such as adaptation to low temperatures, host-selection and reaction to kairomones.

To enable a better comparison between the Trichogramma-strains, a start has been made with the development of a simulation-model, which integrates the different selection-criteria. An approach on an individual level has been chosen, which resulted in the description of the searching behaviour of an individual parasite on a cabbageleaf. Assumed is that a female Trichogramma first searches at random on an cabbageleaf for traces of the host (kairomones). As soon as it discovers any kairomones, it searches at random for host eggs within the kairomone-area.

For the calculation of the various chances of encounter the equation of Skellam has been used. It has been assumed that, if Trichogramma doesn't discover any kairomone-areas on the leaf, it doesn't go on searching longer than a fixed period of time. This applies also when it doesn't discover host eggs in a kairomone-area. These times are called the initial searching times. Specially the initial searching time on a leaf appears to have a great influence on the effectivity of the parasite, according to the model.

A number of experiments have been carried out to appoint the initial searching times and to test the equation of Skellam. The calculated chances of encounter differed from the real number of kairomone-encounters. Beside this, it appeared that the observed searching behaviour was not at random, because the edges and vein of the model-leaf which was used played an important part in the searching behaviour on the leaf. Therefore the equation of Skellam doesn't appear to be a good representation of the real chances of encounter.

Some assumptions which have been made at the beginning of the research, turned out to be incorrect. Therefore it's necessary to describe the searching behaviour of Trichogramma in the crop, on the plant as well as on the leaf more accurate, before it's possible to do any predictions about the effectivity of a Trichogramma-strain, with the help of a model.

Hoofdstuk 1 INLEIDING EN PROBLEEMSTELLING

1.1 Inleiding

Een van de knelpunten bij het ontwikkelen van een geïntegreerd gewasbeschermingsprogramma voor de spruitkoolteelt in Nederland is de bestrijding van een aantal Lepidoptera-plagen: Pieris brassicae, P. rapae, Mamestra brassicae, Plutella xylostella en Evergestis forficificalis. Op het ogenblik worden deze plagen bestreden met gemiddeld acht preventieve bespuitingen per seizoen. Een mogelijk alternatief voor de chemische bestrijding is een biologische bestrijding met een eiparasiet van het geslacht Trichogramma spp. (Pak & Van Lenteren, 1984).

Sluipwespen van het geslacht Trichogramma parasiteren voornamelijk eieren van Lepidoptera soorten en kunnen relatief goedkoop en op grote schaal worden gekweekt. Hierdoor is het mogelijk om deze sluipwespen te gebruiken in biologische bestrijdingsprogramma's, die gebruik maken van de zogenaamde inundatieve loslaatmethode. Deze methode komt er op neer dat de natuurlijke vijand op grote schaal wordt gekweekt en vervolgens periodiek in grote aantallen in het veld wordt losgelaten. In feite wordt de natuurlijke vijand gebruikt als een biologisch insecticide (Van Lenteren, 1986). De natuurlijke vijand hoeft bij deze methode het plaagorganisme niet voor lange termijn onder controle te houden en synchronisatie met de gastheer is onbelangrijk. De toepasser van de methode kan namelijk zelf bepalen hoe vaak en hoeveel wespen losgelaten worden. Het enige doel van deze biologische bestrijdingswijze is het onmiddellijk doden van het plaagorganisme (Pak & Van Lenteren, 1984). Het is wel van belang dat de parasiet in staat is om de verschillende plaagorganismen te vinden onder de heersende veldomstandigheden en het gehele scala aan gastheren effectief weet te parasiteren.

Sinds 1980 wordt op een aantal instituten in Nederland en Duitsland onderzoek gedaan naar de mogelijkheid om Lepidoptera plagen in kool met behulp van deze parasiet te bestrijden. Bij de vakgroep Entomologie zijn zo'n 60 verschillende Trichogramma-

stammen uit verschillende delen van de wereld verzameld om onderzocht te worden op hun geschiktheid als biologische bestrijder. Hiervoor werden een aantal selektiekriteria ontwikkeld en toegepast in laboratoriumexperimenten. Op deze manier konden Trichogramma-stammen die in het laboratorium veelbelovend leken, in veldproeven nader onderzocht worden (Van der Schaaf et al., 1984; Van Alebeek et al., 1986).

Deze selektiekriteria zijn (Pak & Van Lenteren, 1984):

1. de aanpassing aan heersende veldtemperaturen, zowel voor wat betreft de aktiviteit als het ovipositiegedrag; dit is belangrijk vanwege de lage temperaturen die kunnen voorkomen op het moment dat een biologische bestrijding uitgevoerd zou moeten worden
2. gastheerselektie, zowel voor wat betreft gastheerleeftijd als gastheersoort; een effektieve biologische bestrijder moet geen onderscheid maken tussen verschillende gastheeren of leeftijd van eieren
3. gastheergeschiktheid; na parasitering moet er ook doding van de gastheer plaatsvinden
4. reaktie op kairomonen, met name voor wat betreft de rol die kairomonen spelen bij het zoekgedrag; parasitering zou in het veld eventueel gestimuleerd kunnen worden door kunstmatige toediening van kairomonen

In hoofdstuk 2 zal nader worden ingegaan op de mate waarin deze selektiekriteria van invloed zijn op het zoekgedrag en de parasiteringsefficiëntie van Trichogramma.

1.2 Doel van het onderzoek

Het grote voordeel van evaluatie van natuurlijke vijanden in het laboratorium voordat introductie in het veld plaatsvindt, is dat tijdrovende veldexperimenten in aantal af kunnen nemen. In plaats van het testen van elke potentiële biologische bestrijder in het veld, kunnen deze experimenten beperkt blijven tot de natuurlijke vijanden die volgens het laboratoriumonderzoek het meest veelbelovend lijken.

Bij de evaluatie van Trichogramma-stammen bleek dat geen enkele stam eenduidig als meest veelbelovend uit de bus kwam: de ene stam bleek beter te functioneren bij lagere temperaturen, terwijl de andere weer minder selektief was bij het parasiteren van gastheren (Pak, pers. med.). Een van de moeilijkheden bij de keus van een geschikte Trichogramma-stam, is de afweging tussen de verschillende selektiekriteria, met name welke faktor een doorslaggevende rol speelt als het gaat om de effectiviteit van een Trichogramma-stam.

Het doel van dit onderzoek is een betere vergelijking tussen de geteste stammen mogelijk te maken door middel van een simulatiemodel. Dit simulatiemodel zal allereerst het zoekgedrag van Trichogramma moeten beschrijven, waarna het mogelijk wordt om invloeden van diverse factoren, zoals temperatuur, eivoorraad en reactie op kairomonen, in het model te verwerken. Op deze manier is het mogelijk om eigenschappen van een bepaalde Trichogramma-stam met elkaar te integreren en het effect op de parasiterings-efficiëntie te berekenen.

In dit onderzoek is een begin gemaakt met de konstruktie van een dergelijk simulatiemodel. Dit verslag tracht aan te geven welke keuzes er zijn gemaakt en welke aannames er aan het model ten grondslag liggen.

In het hierna volgende hoofdstuk zal allereerst worden ingegaan op het zoekgedrag van Trichogramma en de factoren die daarbij een rol kunnen spelen, zoals kairomonen en eerder opgedane ervaringen. Daarna worden in hoofdstuk 3 de structuur van het

model, de invoergegevens die voor het model gebruikt zijn en de uiteindelijke resultaten besproken. In hoofdstuk 4 komt de verifikatie van een deel van het model aan de orde en in hoofdstuk 5 wordt tenslotte ingegaan op mogelijkheden van het model, gelet op de doelstellingen van het onderzoek.

Hoofdstuk 2 HET ZOEKGEDRAG VAN TRICHOGRAMMA SPP.

2.1 Inleiding

Bij een inundatieve loslaatmethode, zoals bij een biologische bestrijding met Trichogramma het geval is, wordt verwacht dat de zoekefficiëntie voor een groot deel de effectiviteit van de natuurlijke vijand als biologische bestrijder bepaalt (Pak et al., 1985). Het zoekgedrag van Trichogramma na loslating, met name de manier waarop gastheren gelokaliseerd worden en de tijd die per gastheerpatch aan zoeken besteed wordt, is bepalend voor deze zoekefficiëntie en zal daarom in dit hoofdstuk worden besproken.

In de paragrafen 2.2 t/m 2.4 wordt ingegaan op het zoekgedrag van Trichogramma, waarna in paragraaf 2.5 de invloeden van interne en externe factoren op de zoekefficiëntie aan de orde zullen komen.

2.2 Gastheerlokatie

Het zoekgedrag van parasieten is in het algemeen te beschrijven als 1) gastheer-habitat lokatie 2) gastheer lokatie en 3) gastheer inspektie (Vinson, 1976). Chemische stimuli spelen een grote rol bij het vinden van de gastheer-habitat en bij het vinden van de gastheer in het desbetreffende habitat.

In het eerste geval is er sprake van vluchtige stoffen die op grotere afstand van de bron werken en die afkomstig kunnen zijn van de gastheer of van diens waardplant. Deze stoffen oefenen een aantrekkende werking uit op de parasiet, die vervolgens reageert in de vorm van een gerichte beweging in de richting van de bron. Indien een parasiet reageert op chemische stimuli van een gastheersoort noemt men deze stimuli kairomonen. Volgens de definitie van Nordlund (1981) zijn kairomonen chemische stoffen, geproduceerd of verkregen door een organisme, die, wanneer ze in contact komen met een individu van een andere soort, een gedrags-

of fysiologische reactie oproepen in de ontvanger die adaptief voordelig is voor de ontvanger, maar niet voor de producent. Altieri et al. (1981) toonde voor enkele Trichogramma soorten een reactie aan op chemische stimuli van de gastheerwaardplant. Noldus en Van Lenteren (1983) vonden echter dat de geur van koolbladeren met gastheerexcretieprodukten en -eieren bij Trichogramma evanescens geen reactie veroorzaakt. Wel blijkt dat maagdelijke Pieris brassicae-vrouwtjes een stof verspreiden die een aantrekkende werking heeft op Trichogramma evanescens.

Bij betreding van de gastheer-habitat kunnen kontaktkairomonen een belangrijke rol gaan spelen. Kontaktkairomonen werken in tegenstelling tot vluchtige kairomonen uitsluitend op de plaats van de bron zelf. Zij leiden in het algemeen tot een reactie bij de parasiet die een langer en intensiever zoeken naar gastheren binnen de gastheer-habitat ten gevolg heeft. Bij Trichogramma werd reactie op kontaktkairomonen al aangetoond door Laing (1937). Verder onderzoek werd verricht door onder andere Lewis et al. (1972), waarbij bleek dat vleugelschubben van Heliothis zea kontaktkairomonen bevatten. Dit bleek ook het geval te zijn voor vleugelschubben van Mamestra brassicae (Smits, 1982), Pieris brassicae en P. rapae (Noldus & Van Lenteren, 1983). De meest actieve komponent in deze vleugelschubben is tricosaan, een simpele chemische verbinding die algemeen voorkomt bij insecten (Jones et al., 1973). Ook het 'oviposition-detering' feromoon van Pieris brassicae bleek bij een Trichogramma evanescens-stam als kontaktkairomoon werkzaam te zijn (Noldus & Van Lenteren, 1985).

De reactie van Trichogramma op kontaktkairomonen bestaat uit een reductie van de loopsnelheid en activiteit (orthokinese), een toename van het aantal draaiende bewegingen (klinokinese), substraatonderzoek met behulp van de antennen en een terugkerende beweging naar de kairomoonplek als die verlaten wordt (Beevers et al., 1981; Gardner & Van Lenteren, 1986). De gevonden kontaktkairomonen hebben geen aantrekkende werking op Trichogramma (Noldus & Van Lenteren, 1985), maar werken louter als 'local arrestants' die de parasieten aanmoedigen tot zoeken in de onmiddellijke

nabijheid van een kairomoongebied (Gardner & Van Lenteren, 1986). Hierdoor wordt binnen een kairomoongebied langer en intensiever naar gastheereieren gezocht (Noldus & Van Lenteren, 1983).

2.3 Gastheerselektie

Zodra een ei gevonden wordt begint de gastheerinspektie, waarbij de parasiet het ei met behulp van haar antennes en legboor onderzoekt. Er zijn een aantal fasen te onderscheiden in dit herkenningsproces, tijdens welke een afwijzing van het ei kan optreden: 1) tijdens het eerste contact met het ei, 2) tijdens het betrommelen van het ei en 3) tijdens het boren met de legboor in het ei. Als tenslotte de ovipositie heeft plaatsgevonden is de gastheer geaccepteerd (De Jong & Pak, 1984). Gastheerherkenning en -acceptatie wordt niet bepaald door één enkele component. Diverse factoren zoals grootte, vorm en structuur van het ei, kunnen een rol spelen, evenals stoffen die afgescheiden worden door de vlinder, zoals het excretieprodukt uit de accessorische geslachtsklier waarmee vlinders hun eieren aan het blad bevestigen. Deze stof kan een afwijzende reactie veroorzaken of juist de acceptatie van de betreffende gastheer vergroten (De Jong & Pak, 1984).

De tijd die besteed wordt aan het onderzoeken en parasiteren van het ei wordt de 'handling-time' genoemd. Ook als een reeds geparasiteerd ei ontmoet wordt, wordt het ei onderzocht en eventueel nogmaals geparasiteerd, afhankelijk van de ervaring van het Trichogramma-vrouwtje. Een Trichogramma-vrouwtje is namelijk pas in staat om te diskrimineren tussen een geparasiteerd ei en een ongeparasiteerd ei, als ze een ovipositie-ervaring in een ongeparasiteerd ei heeft gehad (Pak et al., 1985). Morrison en Lewis (1981) vonden bij T. pretiosum twee typen ontmoetingen met reeds geparasiteerde eieren van Heliothis zea. Bij het eerste type werd het ei betrommeld en werd de ovipositor ingebracht, zodat de 'handling-time' 50 à 70 seconden bedroeg. Bij het tweede type werd het ei slechts even met de antennen betrommeld en

duurde de ontmoeting 2 à 3 seconden. Het tweede type bleek vaker op te treden dan het eerste type, respektievelijk 39% en 61% van het totaal aantal ontmoetingen.

Een ontmoeting met een ongeparasiteerd ei hoeft niet altijd te leiden tot parasitering. Een ei kan door de parasiet om verschillende redenen ongeschikt geacht worden om te parasiteren. De mate waarin ongeparasiteerde eieren, na ontmoet te zijn, daadwerkelijk geparasiteerd worden, kan worden uitgedrukt in de acceptatie/kontakt-ratio.

Bij het testen van verschillende Trichogramma-stammen bleken de meeste stammen Mamestra brassicae goed als gastheer te accepteren. Pieris brassicae bleek door een groot aantal van de onderzochte stammen te worden afgewezen, zij het in verschillende mate (Brand et al., 1984; De Jong & Pak, 1984). De leeftijd van de geteste gastheereieren speelde in de meeste gevallen geen rol bij de acceptatie of afwijzing (Brand et al., 1984; Pak et al., 1986). Wel kan de 'handling-time' beïnvloed worden door de gastheerleeftijd (Pak et al., 1986).

Nadat een ovipositie heeft plaatsgevonden onderzoekt de parasiet de omgeving van het ei, waarbij het aantal draaiende bewegingen hoger is dan in de controle situatie en de loopsnelheid lager (Gardner & Van Lenteren, 1986). Deze toename van het aantal hoekdraaiingen heeft tot gevolg dat de wesp steeds weer terugkerende bewegingen maakt naar het ei, waardoor bij een geclusterde gastheerverdeling de kans op een ontmoeting met een volgende gastheer groter wordt (Laing, 1937). Na dit intensief zoeken in de nabijheid van het ei gedurende bepaalde tijd, neemt de loopsnelheid van de wesp toe en vindt er weer een beweging in rechtere banen plaats (Yano, 1978).

2.4 Zoektijd binnen een gastheerpatch

Trichogramma zoekt binnen een gastheerpatch gedurende bepaalde tijd naar gastheereieren, waarbij een gastheerpatch in het geval van Trichogramma wordt gedefinieerd als een blad met gastheereieren en -sporen (kairomonen). Als er geen ontmoeting met een gastheerei plaatsvindt binnen deze tijd, neemt de motivatie om te zoeken af en verlaat de wesp de gastheerpatch (Noldus & Van Lenteren, 1983). Ditzelfde valt te konstateren als er een ovipositie heeft plaatsgevonden en de wesp de omgeving van het ei gedurende een bepaalde tijd doorzoekt (Yano, 1978). In het algemeen is de tijd doorgebracht per gastheerpatch zeer variabel en afhankelijk van diverse factoren, zoals opgedane ervaringen in andere patches of ervaringen in de desbetreffende patch zelf.

De verdeling van zoektijd over verschillende gastheerpatches wordt ook wel verklaard met behulp van de 'optimal foraging' theorie (o.a. Krebs, 1978; Pyke, 1984). Deze theorie gaat er van uit dat dieren, als gevolg van natuurlijke selectie, hun voedsel zo efficiënt mogelijk vergaren. Bij parasieten wil dit zeggen dat ze de ovipositiesnelheid maximaliseren en tevens dat ze worden verondersteld keuzes te maken die leiden tot een efficiënte en optimale verdeling van hun eieren over de gastheren.

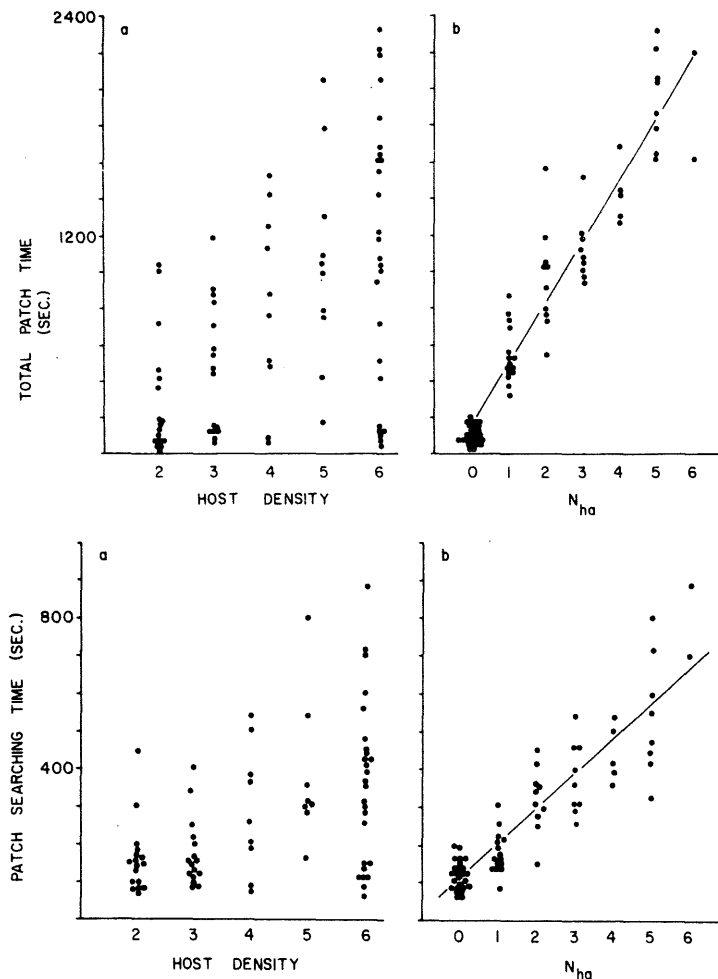
Een van de keuzes die gemaakt moeten worden is de verdeling van zoektijd over gastheerpatches met verschillende dichtheden. Parasieten worden verondersteld meer tijd te besteden aan gastheerpatches met hogere dichtheden dan aan die met lagere dichtheden (Hassell, 1982). Een optimale tijdsbesteding per gastheerpatch kan echter alleen maar bepaald worden als de parasiet informatie heeft over de dichtheid en verdeling van gastheerpatches voordat het zoeken begint (Waage, 1979). In werkelijkheid beschikt een parasiet niet over deze informatie, zodat de verblijfstijd per patch afhankelijk moet zijn van andere factoren. Er zijn verschillende modellen ontwikkeld die de tijd doorgebracht per patch trachten te verklaren (Hassell & Southwood, 1978):

- 1) een patch wordt verlaten zodra een vast aantal gastheren is geparasiteerd ('hunting by expectation')

- 2) er wordt een vaste tijd per patch doorgebracht, ongeacht de dichtheid ('hunting by time expectation')
- 3) er wordt een vaste zoektijd aan een patch toegekend, ongeacht de dichtheid
- 4) een patch wordt verlaten als de snelheid waarmee gastheren geparasiteerd worden onder een bepaalde waarde raakt ('threshold rate' model).

De eerste drie modellen zijn niet efficiënt als de patches in grote mate in dichtheid verschillen, bij het vierde model wordt er van uitgegaan dat een parasiet de gastheerpatch verlaat zodra de tijd tussen twee opeenvolgende oviposities groter wordt dan een bepaalde 'giving-up-time' (Waage, 1979). Dit model reageert wel op verschillende dichtheden en wordt dan ook het meest gebruikt in 'optimal foraging' modellen.

Morrison en Lewis (1981) hebben onderzoek gedaan naar de zoektijd van Trichogramma pretiosum binnen gastheerpatches van verschillende dichtheden. Zij vonden een zwak en zeer variabel verband tussen de gastheerdichtheid en de totale verblijfstijd binnen een gastheerpatch. Datzelfde gold voor het verband tussen gastheerdichtheid en zoektijd binnen de patch. Een duidelijkere korrelatie was zichtbaar tussen de (zoek)tijd binnen een patch en het aantal geslaagde ontmoetingen met ongeparasiteerde gastheren (zie figuur 2.1). Zodra er een ontmoeting met een gastheer plaatsvond werd de (zoek)tijd binnen de patch evenredig verhoogd. Als er echter geen ontmoeting plaatsvond, verliet de wesp al vrij snel de patch. De (zoek)tijd die aan een patch besteed wordt, is volgens dit experiment dus niet direct afhankelijk van de gastheerdichtheid, maar wordt bepaald door het aantal succesvolle ontmoetingen met gastheren. Indirekt is er wel een verband tussen (zoek)tijd en gastheerdichtheid, omdat de kans op een succesvolle ontmoeting toeneemt met de gastheerdichtheid.

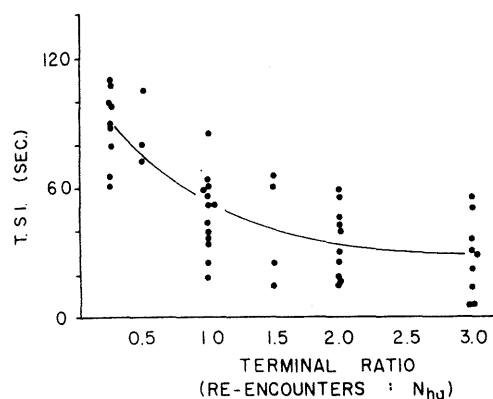


Figuur 2.1. Het verband tussen gastheerdichtheid (host density), aantal geparasiteerde gastheren (N_{ha}) en de (zoek)tijd in een patch (Morrison & Lewis, 1981)

De tijd die binnen een gastheerpatch wordt doorgebracht zonder dat er gastheren ontmoet worden, wordt de 'initial giving-up-time' genoemd en is onafhankelijk van de dichtheid. Tijdens de 'initial giving-up-time' kan een bepaald gedeelte van de gastheerpatch worden doorzocht. De kans dat er een ontmoeting met een gastheer optreedt, is afhankelijk van de gastheerdichtheid en neemt toe bij hogere dichtheden (Morrison & Strong, 1981).

Om een verklaring te kunnen geven voor de tijd doorgebracht op patches waar wel een ontmoeting met gastheereieren heeft plaatsgevonden, werden de experimentele resultaten van Morrison en Lewis (1981) vergeleken met het 'threshold rate' model. Volgens dit model is de 'giving-up-time' (GUT) gelijk in alle patches en onafhankelijk van de gastheerdichtheid. Uit de experimentele resultaten bleek echter dat de GUT zeer sterk varieerde en dat deze variatie werd vergroot bij toename van het aantal succesvol geparasiteerde gastheren, zodat het 'threshold rate' model niet toepasbaar leek op het gedrag van Trichogramma pretiosum.

Een andere verklaring voor dit gedrag werd gezocht in de veronderstelling dat de wesp tevens het aantal ontmoetingen met reeds geparasiteerde gastheren betreft in het besluit om een patch te verlaten. Om dit aan te tonen werd de verhouding tussen het aantal ontmoetingen met geparasiteerde gastheren en het aantal geslaagde ontmoetingen met ongeparasiteerde gastheren bepaald bij het verlaten van de gastheerpatch (de 'terminal ratio'). Er bleek een verband te bestaan tussen deze 'terminal ratio' en de tijd tussen de laatste ontmoeting met een gastheer en het verlaten van de gastheerpatch ('terminal searching interval' (TSI)) (zie figuur 2.2). Het verschil tussen de GUT en de TSI is dat de GUT bepaald wordt na de laatste geslaagde ontmoeting met een ongeparasiteerde gastheer, terwijl de TSI bepaald wordt na de laatste ontmoeting met een willekeurige gastheer, geparasiteerd of ongeparasiteerd. De TSI is gelijk aan of kleiner dan de GUT en neemt af als de 'terminal ratio' toeneemt. Schijnbaar wordt de 'terminal ratio' door de parasiet als een maat gezien om de 'waarde' van een gastheerpatch te bepalen. Als de 'terminal ratio' toeneemt, betekent dat dat de meeste gastheren zijn geparasiteerd en het dus voordeliger is om de gastheerpatch te verlaten. De tijd tussen de laatste ontmoeting met een gastheer en het verlaten van de gastheerpatch is in dit geval dus geen vast gegeven, zoals gesteld in het 'threshold-rate' model, maar afhankelijk van het aantal ontmoetingen met geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren (Morrison & Lewis, 1981).



Figuur 2.2. Het verband tussen de 'terminal ratio' en de TSI ('terminal searching interval') (Morrison & Lewis, 1981)

2.5 Factoren die invloed hebben op de zoekefficiëntie en zoekactiviteit

2.5.1 Invloed van eerder opgedane ervaringen

In de vorige paragraaf is ingegaan op het leerproces van de parasiet binnen een gastheerpatch, met name het verband tussen opgedane ervaringen en de zoektijd binnen een gastheerpatch. Ook voorafgaand aan de binnenkomst in een kairomoongebied kunnen opgedane ervaringen een rol spelen.

Gardner et al. (1986) en Gardner en Van Lenteren (1986) hebben onderzoek gedaan naar de invloed van opgedane ervaringen op het zoekgedrag van Trichogramma. Vastgesteld werd dat de zoektijd binnen een kairomoongebied ('initial giving-up-time') afneemt als voorgaande bezoeken aan kairomoongebieden niets hebben opgeleverd. Aangenomen wordt dat de wesp de aanwezigheid van kairomonen niet meer zo sterk in verband brengt met de mogelijke aanwezigheid van gastheereieren. Ovipositie in één ei verandert deze afnemende zoektijd niet.

Gardner & Van Lenteren (1986) vonden ook een afnemende 'handling-time' bij een toenemend aantal ontmoetingen met geparasiteerde gastheren, mogelijk veroorzaakt door een grotere gevoeligheid voor de chemische markering die Trichogramma-vrouwtjes op een geparasiteerd ei aanbrengen.

In het gastheerselektieproces kunnen opgedane ervaringen eveneens een belangrijke rol spelen. Zo kan een ovipositie-ervaring in een gastheer de reactie op kairomonen van een andere gastheer beïnvloeden, wat resulteert in korter zoeken in het 'vreemde' kairomoongebied (Gardner et al., 1986). Ook de eerste ontmoeting met een bepaalde gastheer kan er toe leiden dat deze gastheer in het vervolg geprefereerd wordt boven andere gastheren, zelfs als een andere gastheer in het algemeen geschikter is. Dit proces wordt ook wel 'switching' genoemd. Er is sprake van 'switching' als een bepaalde gastheer onevenredig veel geparasiteerd wordt wanneer die gastheer, in vergelijking met andere gastheren, veel voorkomt en onevenredig weinig geparasiteerd wordt als de betreffende gastheer relatief zeldzaam is. 'Switching' treedt in het algemeen op als de preferentie van een parasiet voor een gastheer zeer varieert bij de verschillende individuen van een parasietenpopulatie (Van Dijken et al., 1986).

Zoals in paragraaf 1.2.2 is vermeld wordt Mamestra brassicae meestal geprefereerd als gastheer boven Pieris brassicae. Bij de door de Jong en Pak (1984) onderzochte Trichogramma-stammen bleek de acceptatie van P. brassicae-eieren echter te stijgen naarmate er meer ontmoetingen met die gastheer hadden plaatsgevonden.

2.5.2 Invloed van leeftijd en eivoorraad

De zoekactiviteit van parasieten is mede afhankelijk van interne factoren. De eivoorraad in de ovaria wordt algemeen beschouwd als een belangrijke faktor, die van invloed kan zijn op de zoekactiviteit (Pak et al., 1985). Een andere interne faktor is de leeftijd van de parasiet.

Trichogramma-vrouwtjes hebben bij het uitkomen reeds een groot aantal eieren in de ovaria (Pak & Oatman, 1982). Aanvankelijk dragen Trichogramma maidis-vrouwtjes bij het uitkomen 20 eieren bij zich. De eilegcapaciteit neemt toe tot ongeveer 30 als er geen gastheren ontmoet worden en kan toenemen tot ongeveer 40 als er regelmatig gastheereieren geparasiteerd worden. De zoekactiviteit van de vrouwtjes is afhankelijk van het aantal eieren in de ovaria, ze lopen meer en sneller wanneer de eivoorraad groot is. De leeftijd beïnvloedt de motivatie om te zoeken niet (Pak et al., 1985).

2.5.3 Invloed van omgevingsfactoren

Van de omgevingsfactoren die invloed hebben op de zoekactiviteit van Trichogramma, is de temperatuur de belangrijkste faktor. Een aantal studies hebben aangetoond dat Trichogramma slecht funktioneert als biologische bestrijder bij koud en extreem warm weer (o.a. Kot, 1979). Er is weinig bekend over de invloed van temperatuur op de activiteit van Trichogramma. Biever (1972) en Boldt (1974) vonden dat de bewegingssnelheid en de activiteit toenemen tussen 20°C en 30°C en afnemen bij 40°C, maar zij beschouwden in hun onderzoek geen lagere temperaturen, terwijl die juist in de Nederlandse situatie van belang zijn.

Pak en Van Heiningen (1985) hebben 60 verschillende Trichogramma-stammen getoetst op hun parasiteringsactiviteit bij 12°C. Hierbij werd het percentage vrouwtjes dat daadwerkelijk parasiteert bepaald en het aantal gelegde eieren per parasiterend vrouwtje. Deze twee criteria gaven enorme verschillen te zien

tussen de verschillende stammen, waarbij bleek dat deze twee criteria niet met elkaar gekorreleerd zijn. Een groot aandeel van de vrouwtjes kan tot parasiteren overgaan, terwijl het aantal gelegde eieren per parasiterend vrouwtje laag is. Ook het omgekeerde kan het geval zijn.

Een aantal stammen werden getest bij verschillende temperaturen. Hieruit bleek dat het percentage vrouwtjes dat parasiteert tussen 12°C en 25°C lineair toeneemt met de temperatuur. Het aantal gelegde eieren per parasiterend vrouwtje neemt toe met de temperatuur tot een maximum bij 25°C, waarna er weer een afname te zien is. De 'handling-time' bleek ook af te nemen bij hogere temperaturen, van ongeveer 300 seconden bij 12°C tot 70 seconden bij 30°C.

Een andere omgevingsfaktor die van invloed kan zijn op de parasiteringssnelheid is de relatieve luchtvochtigheid. Boldt (1974) vond echter geen effect van de relatieve luchtvochtigheid op de bewegingssnelheid, wanneer deze varieerde van 30% tot 85%.

De aanwezigheid van dauw verhindert het lopen van Trichogramma, waardoor de aktiviteit van de wesp is beperkt tot de tijd dat er geen dauw aanwezig is (Keller, et al., 1985).

Hoofdstuk 3 OPZET EN RESULTATEN VAN HET MODEL

3.1 Inleiding

In hoofdstuk 2 is het zoekgedrag van Trichogramma beschreven en de diverse factoren die daar invloed op hebben. Aangenomen wordt dat Trichogramma-stammen in grote lijnen hetzelfde zoekgedrag vertonen, maar dat er verschillen zijn te constateren in de kwantitatieve invulling van dit zoekgedrag, bijvoorbeeld ten aanzien van de tijd die doorgebracht wordt in het kairomoongebied van een bepaalde gastheer, de mate waarin een gastheer geaccepteerd dan wel afgewezen wordt of de activiteit bij verschillende temperaturen. Voordat het mogelijk wordt om tot een vergelijking van Trichogramma-stammen te komen, zal het zoekgedrag eerst vertaald moeten worden naar een modelstructuur, die voor alle Trichogramma-stammen geldig is. Zodra een dergelijk model naar voldoening functioneert, kan een verdere verfijning plaatsvinden en kunnen er factoren in het model worden gebouwd die geen directe invloed hebben op de modelstructuur, maar die wel van belang zijn bij de onderlinge vergelijking van Trichogramma-stammen.

In dit hoofdstuk zal de opzet van het model worden uiteengezet en worden de eerste resultaten die er mee zijn bereikt besproken. In paragraaf 3.2 wordt allereerst ingegaan op het systeem waarop het model betrekking heeft, met name de begrenzings van het systeem en de aannames die daarbij gemaakt zijn. In paragraaf 3.3 volgt dan de algemene structuur van het model, waarna in paragraaf 3.4 aangegeven wordt welke verschillende variabelen in het model gebruikt zijn en welke factoren invloed hebben op deze variabelen. In paragraaf 3.5 tenslotte, worden de resultaten besproken die tot nu toe met het model zijn verkregen en wordt het effect van verschillende variabelen met elkaar vergeleken.

3.2 Beschrijving van het systeem waarop het model betrekking heeft

Bij een biologische bestrijding met behulp van Trichogramma bestaat het systeem uit het koolgewas, met daarin verspreid de verschillende gastheren of gastheerclusters, en de losgelaten Trichogramma-populatie. Een eerste keuze ten aanzien van het te ontwikkelen simulatiemodel betreft de begrenzings van dit systeem en het niveau waarop het model betrekking heeft. Grofweg is er een keuze mogelijk tussen een benadering op populatie-niveau, waarbij het beschreven systeem als geheel wordt beschouwd, of een benadering op individu-niveau, waarbij het systeem verder begrensd wordt.

In de literatuur zijn een aantal voorbeelden te vinden van modellen op populatie-niveau, die de ontwikkeling en mate van parasitering van Trichogramma trachten te simuleren (o.a. Knippling & McGuire, 1968; Goodenough & Witz, 1985). Deze modellen zijn alle gebaseerd op het Nicholson & Bailey model en geven het verloop van de gastheer- en parasietenpopulatie in de tijd weer. De efficiëntie van de parasiet en de manier waarop parasieten hun gastheren vinden, zijn bij deze modellen echter gebaseerd op eenvoudige aannames (Rogers, 1972). De zoekefficiëntie wordt meestal uitgedrukt in één enkele faktor. In het ene geval wordt deze faktor de 'area of discovery' genoemd (dat gedeelte van het zoekgebied dat per tijdseenheid door de parasiet doorzocht kan worden) (Rogers, 1972), in het andere geval de 'attack rate' (aantal parasiteringen per parasiet en per tijdseenheid) (Barclay et al., 1985), of de 'instantaneous search rate' (een konstant percentage van de gastheren dat per parasiet en per tijdseenheid ontmoet wordt) (Morrison, 1986).

Het nadeel van dergelijke modellen is dat de onderliggende mechanismen die de zoekefficiëntie bepalen, niet in beschouwing genomen kunnen worden, zodat het moeilijk wordt om met behulp van deze modellen iets te zeggen over de invloed van bijvoorbeeld temperatuur of kairomonen op de zoekefficiëntie. Het karakteristieke zoekgedrag van een sluipwesp kan alleen maar in een individu-model worden verwerkt. Bovendien hebben de meeste expe-

rimentele gegevens betrekking op het gedrag van individuele sluipwespen, zodat in eerste instantie gekozen is voor een benadering op individu-niveau.

Uitgaande van deze benadering heeft het model betrekking op het gedrag van een individuele sluipwesp die naar gastheereieren zoekt. Een verdere beperking is, dat slechts het zoekgedrag wordt beschouwd op een afzonderlijk koolblad.

Kairomonen spelen een belangrijke rol bij het zoeken naar gastheren; vluchtige kairomonen voor aantrekking op langere afstand, kontaktkairomonen voor intensiever zoeken in een mogelijke gastheerpatch. In het hierna te beschrijven model wordt aangenomen dat vluchtige kairomonen geen werking meer hebben als de sluipwesp op het blad is geland; zodra echter een kontaktkairomoongebied ontdekt wordt, wordt dit gebied intensief doorzocht naar gastheren.

Het is nog niet duidelijk hoe kontaktkairomonen in het veld voorkomen en op welke wijze ze het zoekgedrag van Trichogramma beïnvloeden. Aangenomen wordt dat een vlindervrouwtje bij het deponeren van haar eieren vleugelschubben verliest, die rond de gelegde eieren blijven liggen en een kairomoonwerking vertonen. In het model is verondersteld dat gastheereieren altijd omgeven zijn door een kairomoongebied, waardoor het karakteristieke gedrag van Trichogramma bepaald wordt.

Samenvattend bestaat het te beschouwen systeem dus uit een koolblad, waarop zich gastheereieren bevinden die omringd zijn door een kairomoongebied, en waarop een Trichogramma-vrouwtje actief is. De gastheereieren kunnen geclusterd voorkomen of alleenstaand, afhankelijk van de gastheersoort.

3.3 Structuur van het model

Het zoekgedrag van Trichogramma wordt gekenmerkt door een steeds verdere beperking van het gebied waarin gezocht wordt. Hierdoor neemt tevens de kans op een ontmoeting met een gastheer toe. Volgens het in paragraaf 3.2 beschreven systeem, zoekt een Trichogramma-vrouwtje op het blad eerst naar sporen van de gastheer (kairomonen), daarna naar gastheereieren binnen een kairomoongebied en tenslotte, nadat een ei geparasiteerd is, naar gastheren in de onmiddellijke nabijheid van het geparasiteerde ei.

Een belangrijke aanname is dat de parasiet binnen elk zoekgebied een 'random' zoekgedrag vertoont en dus niet agetrokken wordt door de gastheer en het gebied niet systematisch doorzoekt. In de literatuur zijn geen aanwijzingen gevonden dat er sprake is van systematisch zoeken. De parasiet zoekt dus volgens deze veronderstelling op het blad 'at random' naar kairomonen, binnen een kairomoongebied 'at random' naar gastheren en in de nabijheid van eerder ontmoette eieren 'at random' naar andere gastheren. Deze aanname maakt het mogelijk om ontmoetingsnelheden tussen parasiet en gastheer(sporen) met behulp van een eenvoudige formule weer te geven. Als er daarentegen sprake is van een systematisch zoeken van de parasiet naar gastheren, zal deze zoekstrategie in het model expliciet verwerkt moeten worden en is het niet meer mogelijk om de ontmoetingssnelheden met een eenvoudige mathematische formule te beschrijven.

Als het kairomoongebied, de gastheereieren en de parasiet als cirkels worden voorgesteld, ieder met een bepaalde diameter, dan kunnen de diverse ontmoetingssnelheden uitgerekend worden met een formule die gebaseerd is op de formule van Skellam (1958). Deze is verder uitgewerkt voor een predator-prooi model door Sabelis (1981). Uitgaande van een 'at random' bewegend voorwerp te midden van stilstaande objecten, die eveneens random verdeeld zijn over het zoekoppervlak, luidt deze formule als volgt:

$$R = (D(1) + D(2)) * V * A * N / Opp$$

R = ontmoetingssnelheid [1/s]

D(1) = diameter van bewegend objekt [m]

D(2) = diameter van stilstaand objekt [m]

V = snelheid van bewegend objekt [m/s]

A = aktiviteit van bewegend objekt [1]

N = aantal stilstaande objekten [1]

Opp = oppervlakte van het gebied waarin gezocht wordt [m²]

In het geval van Trichogramma kunnen de ontmoetingssnelheden als volgt berekend worden:

$$(1) \text{ RateKairEnc} = (\text{DiamPar} + \text{DiamKair}) * \text{VelocityOnLeaf} * \text{ActivityOnLeaf} * \text{NrKairSpots} / \text{LeafArea}$$

$$(2) \text{ RateEggClusterEnc} = (\text{DiamPar} + \text{DiamEggCluster}) * \text{VelocityInKair} * \text{ActivityInKair} * \text{NrEggClusters} / \text{KairSearchArea}$$

RateKairEnc = snelheid waarmee een kairomoongebied op het blad ontmoet wordt

RateEggClusterEnc = snelheid waarmee een eicluster binnen het kairomoongebied ontmoet wordt

DiamPar = diameter van de parasiet, dat wil zeggen niet de fysische diameter, maar de waarnemingsdiameter: dat gebied dat waargenomen kan worden tijdens het zoeken

DiamKair = diameter van het kairomoongebied

DiamEggCluster = diameter van het eicluster (hangt af van het aantal eieren)

VelocityOnLeaf = loopsnelheid van de parasiet op het blad

VelocityInKair = loopsnelheid van de parasiet in het kairomoongebied

ActivityOnLeaf = aktiviteit van de parasiet op het blad

ActivityInKair = aktiviteit van de parasiet in het kairomoongebied

NrKairSpots	= aantal kairomoongebieden op het blad
NrEggClusters	= aantal eiclusters in een kairomoongebied
LeafArea	= oppervlakte van het blad
KairSearchArea	= oppervlakte van het kairomoonzoekgebied (dit is iets groter genomen dan het werkelijke kairomoongebied, omdat de parasiet ook buiten het kairomoongebied zoekt)

Volgens deze formules zoekt een Trichogramma-vrouwtje op een koolblad eerst met een bepaalde snelheid en gedurende bepaalde tijd naar kairomoongebieden (1). Zodra er een ontmoeting met een kairomoongebied plaatsvindt wordt formule (2) van kracht, waarbij de sluipwesp met een bepaalde snelheid en gedurende bepaalde tijd het kairomoongebied afzoekt naar eiclusters. Hetzelfde zou in principe weer gelden voor het zoeken naar eieren binnen een eicluster, maar de eieren liggen in een eicluster zo dicht bij elkaar, dat een Trichogramma-vrouwtje vrijwel altijd het volgende ei vindt en de tijd tussen twee ei-ontmoetingen te verwaarlozen is.

Naast de snelheid van ontmoeten is de beschikbare zoektijd van groot belang. Dit is de tijd die de parasiet uittrekt voor het doorzoeken van een bepaald gebied, ook wel 'initial giving-up-time' genoemd (Morrison & Lewis, 1981). Analooq hieraan is er in het model sprake van de 'InitialLeafSearchTime', de 'InitialKairSearchTime' en de 'InitialEggClusterSearchTime', respectievelijk de tijden die op het blad, in het kairomoongebied en in het eicluster doorgebracht worden met zoeken, voordat de parasiet besluit weg te gaan.

Aanvankelijk is het model opgezet volgens het 'threshold rate' model (zie par. 2.4), waarbij de parasiet besluit een gastheerpatch te verlaten als er een bepaalde tijd verstreken is na de laatste ovipositie of na de laatste ontmoeting met een kairomoongebied. Deze tijd wordt 'giving-up-time' genoemd en in het model weergegeven door de 'AvailableLeafSearchTime', de 'A-

'availableKairSearchTime' en de 'AvailableEggClusterSearchTime'. Deze 'available searching times' worden bij binnenkomst van een bepaald zoekgebied gelijk gesteld met de 'initial searching times'. Als nu de tijd doorgebracht met zoeken de 'available searching times' overschrijdt, verlaat de parasiet het desbetreffende zoekgebied. In een latere versie van het model kunnen deze 'available searching times' gedurende de simulatie veranderen, door toedoen van opgedane ervaringen (zie par. 3.4.5).

Zoals gebleken is uit het onderzoek van Morrison en Lewis (1981), kan de parasiet binnen de 'initial giving-up-time' niet de gehele gastheerpatch doorzoeken en lijkt het bij een random zoekgedrag meer een kwestie van kans of er gastheren gevonden worden of niet.

De ontmoetingssnelheden die via de Skellam-formule zijn berekend, kunnen worden opgevat als ontmoetingskansen per seconde. Tijdens elke seconde zoeken heeft de parasiet een bepaalde kans op een ontmoeting met een gastheer. Als bijvoorbeeld de 'RateKairEnc' gelijk is aan 0.01, betekent dat dat een individuele wesp na 1 seconde zoeken een kans van 0.01 heeft op een ontmoeting met een kairomoongebied. Na een tijdstap DELT van bijvoorbeeld 10 seconden is deze kans echter niet 0.1 geworden, maar 0.096, volgens de formule:

$$\text{ProbabilityKairEnc} := 1 - (1 - \text{RateKairEnc}) ** \text{DELT}$$

De kans dat er binnen een tijdstap DELT, minstens één ontmoeting met een kairomoongebied plaatsvindt, is namelijk 1 minus de kans dat er binnen een tijdstap DELT géén ontmoeting plaatsvindt. In het gekozen voorbeeld is de kans op geen enkele ontmoeting na 1 seconde zoeken 0.99 en de kans na 10 seconden zoeken $0.99^{10} = 0.904$. De kans op minstens één ontmoeting wordt dan $1 - 0.904 = 0.096$. De ontmoetingskans kan op deze manier nooit gelijk aan 1 worden, maar kan wel tot 1 naderen, als DELT zeer groot wordt.

In het model is de ontmoetingskans na te bootsen door bij elke tijdstap DELT een random getal te trekken tussen 0 en 1 en dat te vergelijken met de 'ProbabilityKairEnc'. Als het random

getal kleiner of gelijk is aan de 'ProbabilityKairEnc', heeft er een ontmoeting met een kairomoongebied plaatsgevonden en gaat de wesp zoeken in het kairomoongebied, zoniet dan wordt de verblijfstijd op het blad ('LeafSearchTime') nogmaals met DELT vermeerderd en wordt een volgend random getal getrokken. Dit gaat zo door tot de 'LeafSearchTime' gelijk is geworden aan de 'AvailableLeafSearchTime' of deze overschrijdt. Eenzelfde procedure is toegepast bij het zoeken naar eiclusters in een kairomoongebied.

Zodra een ontmoeting met een ei plaatsvindt, onderzoekt een Trichogramma-vrouwtje het ei om te bepalen of het ei reeds geparasiteerd is. Is het ei nog ongeparasiteerd, dan volgt de ovipositie en worden er een aantal eieren in het gastheerei gedeponeerd, afhankelijk van de gastheersoort. De eivoorraad van het Trichogramma-vrouwtje neemt vervolgens met een even groot aantal af. Als het ei geparasiteerd blijkt te zijn, wordt de EggClusterSearchTime verhoogd met de 'handling-time' van het geparasiteerde ei.

In het model wordt het onderscheid tussen ongeparasiteerde en geparasiteerde eieren eveneens met behulp van de random generator bepaalt. Aangenomen wordt dat een Trichogramma-vrouwtje binnen een eicluster 'at random' naar geschikte eieren zoekt en dus niet systematisch het gehele eicluster parasiteert. Binnen een eicluster blijft het totaal aantal eieren tijdens de simulatie gelijk, maar de verhouding tussen ongeparasiteerde en geparasiteerde eieren verandert. Als het gehele eicluster ongeparasiteerde eieren bevat, is de kans 1 dat er een ontmoeting met een ongeparasiteerd ei plaatsvindt, als 50% van de eieren geparasiteerd is, is deze kans nog maar een 0.5, etc. Door bij elke ontmoeting met een ei een random getal tussen 0 en 1 te trekken en dit getal te vergelijken met het aandeel ongeparasiteerde eieren binnen het eicluster, kan bepaald worden of het ontmoette ei geparasiteerd dan wel ongeparasiteerd is.

De simulatie stopt als uiteindelijk de 'AvailableLeafSearchTime' overschreden wordt en de parasiet het blad verlaat of de eivoorraad gelijk is geworden aan nul.

In figuur 3.1 is de structuur van het model schematisch en

in pseudocode weergegeven. De gebruikte computertaal is PASCAL en de statements die in dit verslag gebruikt worden, zijn eveneens in PASCAL weergegeven. Voor een gedetailleerd overzicht van deze taal wordt verwezen naar de VAX-11 PASCAL Language Reference Manual.

```

PROGRAM TRICHO
BEGIN
  (* Lees variabelen uit de input-file *)

  (* Initieer de verschillende variabelen *)

  (* Wesp begint met zoeken op het blad zolang de zoektijd kleiner is dan *)
  (* de beschikbare zoektijd en de eivoorraad groter dan 0 *)

  WHILE (LeafSearchTime < AvailableLeafSearchTime) AND (EggSupply > 0) DO
  BEGIN
    (* Bepaal de kans waarmee een kairomoongebied ontdekt wordt *)

    ProbabilityKairEnc := 1 - (1 - RateKairEnc) ** DELT;

    (* Trek een random GETAL *)

    (* Als er een kairomoongebied ontdekt wordt begint de wesp daarin te *)
    (* zoeken, zoniet dan verlaat de wesp uiteindelijk het blad stopt de *)
    (* simulatie *)

    IF GETAL <= ProbabilityKairEnc THEN
    BEGIN
      (* Wesp begint met zoeken in kairomoongebied zolang de zoektijd *)
      (* kleiner is dan de beschikbare zoektijd en de eivoorraad groter *)
      (* dan 0 *)

      WHILE (KairSearchTime < AvailableKairSearchTime) AND
            (EggSupply > 0) DO
      BEGIN
        (* Bepaal de kans waarmee een eicluster ontdekt wordt *)

        ProbabilityEggClusterEnc := 1 - (1 - RateEggClusterEnc) ** DELT;

        (* Trek een random GETAL *)

        (* Als er een eicluster ontdekt wordt gaat de wesp het *)
        (* gevonden ei onderzoeken en daarna de omgeving van het *)
        (* eicluster doorzoeken, zoniet dan verlaat de wesp het *)
        (* kairomoongebied *)

        IF GETAL <= ProbabilityEggClusterEnc THEN
        BEGIN
          (* De wesp doorzoekt de omgeving van het eerder ontmoette *)
          (* ei zolang de zoektijd kleiner is dan de beschikbare *)
          (* zoektijd en de eivoorraad groter dan 0 *)

          WHILE (EggClusterSearchTime < AvailableEggClusterSearchTime)
                AND (EggSupply > 0) DO
          BEGIN
            (* Bepaal of het gevonden ei geparasiteerd of ongepa- *)
            (* rasiteerd is, stel de variabelen bij *)

            (* Trek random GETAL *)

            IF GETAL < NrUnParEggs/NrEggs THEN
            BEGIN
              (* Het ontmoette ei is ongeparasiteerd *)
            END
            ELSE
            BEGIN
              (* Het ontmoette ei is reeds geparasiteerd *)
            END; (* IF - ELSE *)
            END; (* WHILE *)
          END; (* IF *)
        END; (* WHILE *)
      END; (* IF *)
    END; (* WHILE *)

    (* Schrijf de waarden van de verschillende variabelen naar de output-file *)
  END. (* PROGRAM *)

```

Figuur 3.1. Pseudo-code van het model

3.4 Variabelen in het model

3.4.1 Inleiding

In de vorige paragraaf is de algemene structuur van het model besproken. In deze paragraaf zal verder ingegaan worden op de variabelen die in het model een rol spelen en de waarden die deze variabelen kunnen aannemen (3.4.2 en 3.4.3). Verder zullen een aantal factoren die invloed hebben op deze variabelen, aan de orde komen (3.4.4 en 3.4.5); dit betreft met name de invloed van de eivoorraad en eerder opgedane ervaringen.

3.4.2 Variabelen met betrekking tot de parasiet

Bij het vergelijken van verschillende Trichogramma-stammen zijn de waarden van de verschillende invoergegevens van groot belang. De gegevens uit de literatuur zijn echter zeer onvolledig voor de verschillende Trichogramma-stammen, zodat de meeste voor het model gebruikte invoergegevens uit verschillende literatuurbronnen zijn verzameld en niet slaan op één specifieke Trichogramma-stam.

Voor het berekenen van de ontmoetingskansen met behulp van de Skellam-formule, is het nodig om de waarnemingsdiameter van de parasiet te kennen. Uit de literatuur blijkt dat een Trichogramma-vrouwtje een geringe waarnemingsdiameter heeft, vaak niet groter dan de eigen lichaamsomvang (Pak & Oatman, 1982). Voor het model is de waarnemingsdiameter op 1,2 mm gesteld ($\text{DiamPar} = 1,2$). Deze waarnemingsdiameter wordt konstant verondersteld, ongeacht het zoekgebied waarin de parasiet zich bevindt.

Trichogramma-vrouwtjes hebben bij het uitkomen reeds een groot aantal rijpe eieren in hun ovaria, ongeveer 20. In de daaropvolgende dagen ontwikkelen zich nog een aantal eieren, afhankelijk van het aantal oviposities. In totaal draagt een Trichogramma-vrouwtje in haar leven 30 tot 40 eieren (Pak et al., 1985). In het model is de initiële eivoorraad op 40 gesteld en

worden er gedurende de simulatie geen nieuwe eieren gevormd (InitialEggSupply = 40).

De aktiviteit en de loopsnelheid van Trichogramma op het blad wijkt af van de aktiviteit en loopsnelheid in het kairomoongebied. Gardner & Van Lenteren (1986) vonden de volgende waarden:

Aktiviteit op filterpapier	= 0.96
Aktiviteit op filterpapier + vleugelschubben	= 0.65
Loopsnelheid op filterpapier	= 2.9 mm/s
Loopsnelheid op filterpapier + vleugelschubben	= 1.4 mm/s

In het kairomoongebied wordt dus een lagere aktiviteit en een lagere loopsnelheid gevonden, maar een toename van het aantal hoekdraaiingen, waardoor het gebied intensiever doorzocht wordt. In paragraaf 3.4.4 wordt ingegaan op de waarden die in het model gebruikt zijn, omdat deze nog afhangen van de eivoorraad van de parasiet. De invloed van de temperatuur op de loopsnelheid en de aktiviteit is in dit model nog niet verwerkt.

Tenslotte zijn voor het model de 'initial searching times' van belang: de tijd die aan zoeken besteed wordt op het blad, in het kairomoongebied en in het eicluster. Hier is nog weinig onderzoek naar gedaan en bovendien lopen de resultaten van de verschillende experimenten sterk uiteen. In de meeste gevallen zijn de experimenten primair opgezet om een verschil aan te tonen tussen het gedrag van Trichogramma op een met kairomonen behandeld oppervlak en het gedrag op een blanco oppervlak (Beever et al., 1981; Morrison & Lewis, 1981; Noldus & Van Lenteren, 1985; Gardner & Van Lenteren, 1986). Omdat de proefopzet doorgaans afwijkt van het in het model beschouwde systeem, zijn deze resultaten moeilijk als invoergegevens voor het model te gebruiken. Ook het verband tussen de grootte van een zoekgebied en de beschikbare zoektijd, is onduidelijk. Om deze redenen zijn de 'initial searching times' in het model gevarieerd en zijn de uitkomsten met elkaar vergeleken (zie par. 3.5).

3.4.3 Variabelen met betrekking tot de gastheer

Een aantal variabelen slaan niet op de parasiet, maar op de gastheer. Ook in dit geval is er sprake van verschillende waarden die variabelen kunnen aannemen bij verschillende gastheren en bij verschillende leeftijden van een gastheer. In dit model zijn waarden gebruikt die betrekking hebben op eieren van Mamestra brassicae en is de leeftijd niet in beschouwing genomen.

Allereerst de diameter van het gastheerei en, daarmee samenhangend, de diameter van een eicluster. Pak et al. (1986) geven als diameter voor een ei van Mamestra brassicae 0,61 mm en deze waarde is in het model overgenomen ($\text{DiamEgg} = 0,61$). De eieren worden meestal in clusters afgezet, in een regelmatig patroon. Hoewel de eiclusters niet altijd rond van vorm zijn, is dit in het model wel aangenomen, waardoor de diameter van het eicluster als volgt te benaderen is (pers. obs.):

$$\text{DiamEggCluster} = \text{DiamEgg} * (\text{NrEggs})^{0.55}$$

Het aantal eieren dat een Trichogramma-vrouwtje in een bepaalde gastheer legt, hangt af van de grootte van het gastheerei. Het gemiddeld aantal eieren dat in een ei van M. brassicae wordt gelegd varieert van 1.6 tot 2.7, afhankelijk van de Trichogramma-stam en de leeftijd van de gastheereieren (Pak et al., 1986); in het model is gerekend met 2 eieren per gastheer ($\text{NumberEggsPerHost} = 2$).

Na ontmoeting met een gastheerei, wordt dit ei onderzocht en vervolgens verworpen of geaccepteerd. Verwerping kan plaatsvinden als het ei reeds is geparasiteerd of als het ei om een andere reden niet geschikt wordt geacht. De acceptatie/kontakt (a/k) ratio is afhankelijk van de gastheersoort en van de Trichogramma-stam. In de literatuur is ten aanzien van ongeparasiteerde eieren van M. brassicae een a/k ratio gevonden variërend van 0.78 tot 0.96 en een a/k ratio van 0.04 tot 0.37 voor reeds geparasiteerde eieren (Pak et al., 1986). In het model is voorlopig aangenomen, dat een ongeparasiteerd ei na ontmoeting altijd wordt

geparasiteerd en een reeds geparasiteerd ei altijd wordt verworpen. De a/k ratio is bij ongeparasiteerde eieren dus 1 en er is een volledige discriminatie tussen geparasiteerde eieren en ongeparasiteerde eieren. Bij een latere verfijning van het model kunnen deze a/k ratio's nauwkeuriger worden weergegeven en afhankelijk worden gesteld van de te testen Trichogramma-stam.

De tijd die een parasiet nodig heeft om een gastheerei te onderzoeken en te parasiteren wordt de 'handling-time' genoemd. Deze varieert ook per gastheer en is afhankelijk van de geschiktheid van het gastheerei en de temperatuur. De gemiddelde 'handling-time' van een ongeparasiteerd ei van M. brassicae varieert bij 20°C van 265,2 tot 416,9 seconden, wederom afhankelijk van de Trichogramma-stam en de leeftijd van het gastheerei (Pak et al., 1986). In het model is voor deze 'handling-time' 300 seconden genomen (HandlingTimeUnParEgg = 300). De tijd die nodig is om een geparasiteerd ei te onderzoeken hangt af van de fase waarin afwijzing plaatsvindt. Volgens Morrison & Lewis (1981) is er sprake van twee typen ontmoetingen: het ei wordt afgewezen na oppervlakkig te zijn onderzocht of het ei wordt afgewezen, nadat de ovipositor in het ei is gebracht. Bij het eerste type is er sprake van een zeer korte 'handling-time' van enkele seconden, bij het tweede type duurt de 'handling-time' langer. In het model is een gemiddelde waarde gebruikt van 20 seconden (HandlingTimeParEgg = 20).

Tot slot kan de grootte van een kairomoongebied variëren. Het is niet duidelijk in hoeverre de grootte van het kairomoongebied samenhangt met de grootte van het eicluster. In het model is gekozen voor een vaste diameter van het kairomoongebied, namelijk 30 mm (DiamKair = 30). Het kairomoonzoekgebied is iets groter genomen dan het werkelijke kairomoonoppervlak, omdat een Trichogramma-vrouwtje bij het zoeken in een kairomoongebied niet abrupt bij de grens omdraait, maar ook daarbuiten nog even zoekt, alvorens een terugkerende beweging te maken. In het model is het kairomoonzoekgebied als volgt berekend:

$$\text{KairSearchArea} = \frac{1}{4}\pi * (\text{DiamKair} + 10)^2$$

3.4.4 Invloed van de eivoorraad op loopsnelheid en activiteit

Tot nu toe zijn de verschillende ontmoetingssnelheden gedurende de simulatie konstant verondersteld, omdat activiteit en loopsnelheid niet veranderen en ook de verschillende dichtheden konstant zijn. De parasiteringssnelheid verandert wel omdat de verhouding tussen het aantal geparasiteerde eieren en het aantal ongeparasiteerde eieren toeneemt. De kans op ontmoeting met een ongeparasiteerd ei neemt af en zodoende ook de parasiteringssnelheid.

In werkelijkheid veranderen de ontmoetingssnelheden tijdens het zoeken van een Trichogramma-vrouwtje wel. Een belangrijke faktor daarbij is de eivoorraad. In het algemeen is een sluipwesp die al haar eieren nog bezit, gemotiveerder om te zoeken dan een sluipwesp die nog slechts een paar eieren in de ovaria heeft. Deze motivatie uit zich in sneller lopen en een aktiever gedrag. Ook de acceptatie/kontakt-ratio zou door de eivoorraad beïnvloed kunnen worden, waardoor de sluipwesp bij een hoge eivoorraad minder kritisch is in de keuze van haar gastheer en een ontmoet ei eerder geparasiteerd wordt. In de literatuur zijn hier echter geen aanwijzingen voor gevonden.

Er is ten aanzien van Trichogramma weinig onderzoek gedaan naar de precieze relatie tussen eivoorraad enerzijds en activiteit en loopsnelheid anderzijds. Pak et al. (1985) hebben de relatie tussen zoekactiviteit en eivoorraad onderzocht, waarbij bleek dat wespen die geen eieren aangeboden kregen een hogere activiteit en loopsnelheid vertoonden dan wespen die een overmaat aan eieren aangeboden kregen en dus voor een groot deel hun eieren kwijt waren. De activiteit varieerde van 0,65 tot 0,70 bij wespen die geen eieren hadden gelegd en van 0,40 tot 0,45 bij wespen die hun eieren voor een groot deel kwijt waren. De loopsnelheid was respectievelijk 2,0 à 2,5 mm/s en 1,0 à 1,5 mm/s. Deze experimenten werden uitgevoerd op koolbladeren met daarop verspreid een aantal kairomoonplekjes, zodat de gevonden activiteiten en loopsnelheden beïnvloed kunnen zijn door de aanwezigheid van kairomonen.

Voor het model is gekozen voor een rechtlijnig verband tussen eivoorraad enerzijds en aktiviteit en loopsnelheid anderzijds. De minimum- en maximumwaarden voor aktiviteit en loopsnelheid zijn gebaseerd op gegevens van Gardner en Van Lenteren (1986):

$$\text{ActivityOnLeaf} := 0.20 * \text{EggSupply} / \text{InitialEggSupply} + 0.75;$$
$$\text{ActivityInKair} := 0.20 * \text{EggSupply} / \text{InitialEggSupply} + 0.45;$$
$$\text{VelocityOnLeaf} := 1.50 * \text{EggSupply} / \text{InitialEggSupply} + 1.50;$$
$$\text{VelocityInKair} := 0.75 * \text{EggSupply} / \text{InitialEggSupply} + 0.75;$$

In hoeverre de eivoorraad invloed heeft op de initiële zoektijden op een blad of in een kairomoongebied is onbekend, zodat een dergelijk verband buiten beschouwing is gelaten. Het zou echter kunnen dat een parasiet de zoektijd over diverse gastheerpatches verdeeld, afhankelijk van de beschikbare eivoorraad.

3.4.5 Invloed van eerder opgedane ervaringen op de verblijfstijden

Zoals in paragraaf 2.5 reeds is beschreven kunnen eerder opgedane ervaringen van invloed zijn op de tijd dat een Trichogramma-vrouwtje in een bepaald gebied blijft zoeken of op de mate waarin een bepaalde gastheer afgewezen of geaccepteerd wordt. In dit model is geen rekening gehouden met de ervaringen van een Trichogramma-vrouwtje voorafgaand aan de simulatie, hoewel deze ervaringen wel een rol kunnen spelen bij de gastheerselektie en de grootte van de 'initial searching times'. Er wordt in het model wel rekening gehouden met de ervaringen die tijdens de simulatie zijn opgedaan. Aangezien in dit model voorlopig uitgegaan wordt van één gastheersoort, is de invloed van opgedane ervaringen op de gastheerselektie niet in het model verwerkt. Bij het vergelijken van verschillende Trichogramma-stammen, waarbij gastheerselektie een grotere rol gaat spelen, wordt dit verband

wel belangrijk.

Het precieze verband tussen eerder opgedane ervaringen en de beschikbare zoektijden is niet bekend en wordt in de literatuur meestal slechts in kwalitatieve bewoordingen beschreven. Toch is er in een latere versie van het model gebruik gemaakt van dergelijke verbanden, om het 'threshold rate' model te kunnen vergelijken met een model waar de beschikbare zoektijden tussentijds wel kunnen veranderen. De gekozen verbanden tussen beschikbare zoektijden en opgedane ervaringen zijn echter niet experimenteel onderbouwd en moeten gezien worden als pogingen om de kwalitatieve beschrijvingen kwantitatief weer te geven.

Allereerst is een van de factoren die de zoektijd in een gastheerpatch kan beïnvloeden, het aantal ontmoetingen met geparasiteerde eieren. Zoals beschreven in paragraaf 2.4 vonden Morrison en Lewis (1981) een verband tussen de ratio van het aantal ontmoetingen met geparasiteerde en ongeparasiteerde eieren ('terminal ratio') en de tijd tussen de laatste ontmoeting met een gastheer en het verlaten van de gastheerpatch ('terminal searching interval'). Dit resulteerde in een afnemende zoektijd bij een toenemend aantal ontmoetingen met geparasiteerde eieren. Van de andere kant neemt de zoektijd toe als er een succesvolle ontmoeting plaats heeft gevonden met een ongeparasiteerd ei (Morrison & Lewis, 1981; Gardner & Van Lenteren, 1986).

In het model is voor de berekening van de beschikbare zoektijd in een kairomoongebied en in een eicluster gebruik gemaakt van een verband tussen het aantal ontmoetingen met geparasiteerde en ongeparasiteerde eieren en de beschikbare zoektijd, namelijk:

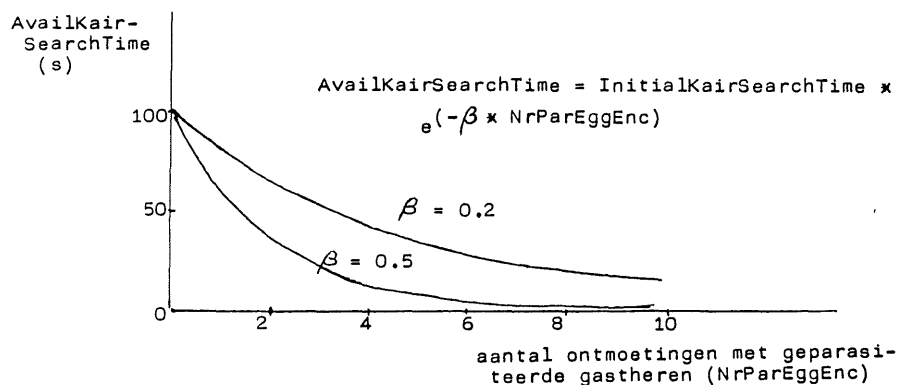
$$\text{AvailKairSearchTime} = \text{InitialKairSearchTime} *$$

$$e^{-0.2NrParEggEnc} * \ln(e + NrUnParEggEnc)$$

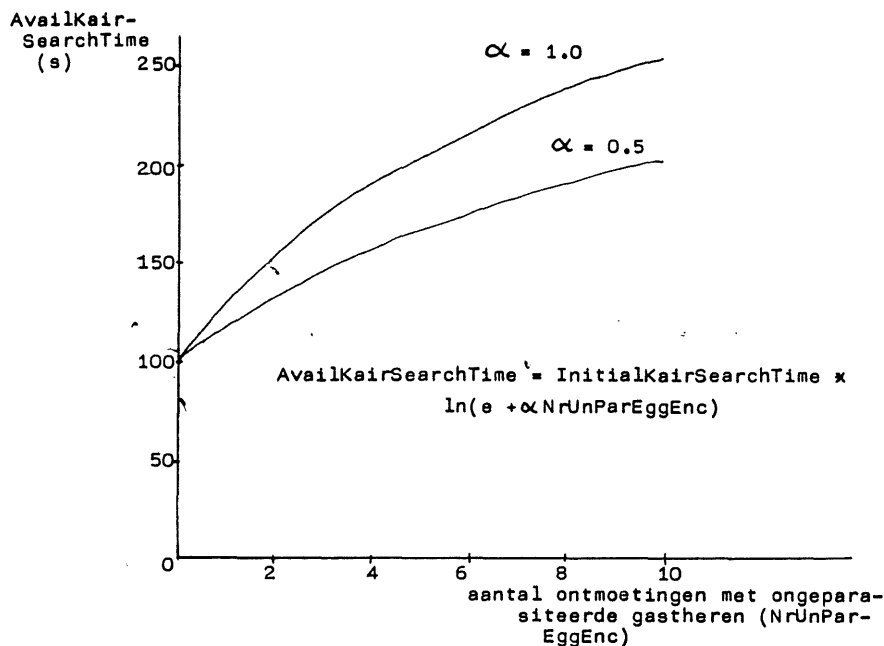
$$\text{AvailEggClusterSearchTime} = \text{InitialEggClusterSearchTime} *$$

$$e^{-0.2NrParEggEnc} * \ln(e + NrUnParEggEnc)$$

Als er nog geen ontmoeting heeft plaatsgevonden is de AvailKairSearchTime gelijk aan de InitialKairSearchTime. De AvailKairSearchTime neemt toe met het aantal ontmoetingen met ongeparasiteerde gastheren en neemt af met het aantal ontmoetingen met geparasiteerde gastheren, resp. volgens een logaritmisch en een negatief exponentieel verband (zie fig. 3.2 en 3.3). Dit verband is vergelijkbaar met hetgeen Morisson en Lewis (1981) hebben gevonden. In het model wordt echter niet gewerkt met de ratio van het aantal ontmoetingen met geparasiteerde en ongeparasiteerde gastheren, maar wordt het effect van deze ontmoetingen afzonderlijk weergegeven. Hetzelfde geldt voor de tijd die een wesp besteedt aan het doorzoeken van het eicluster. Komt een Trichogramma-vrouwtje vaak een geparasiteerd ei tegen, dan besluit zij eerder om het eicluster te verlaten. Worden er echter meer ongeparasiteerde eieren ontmoet, dan wordt de zoektijd in het eicluster vergroot.



Figuur 3.2. Het verband tussen het aantal ontmoetingen met geparasiteerde eieren en de AvailKairSearchTime



Figuur 3.3. Het verband tussen het aantal ontmoetingen met ongeparasiteerde gastheren en de AvailKairSearchTime

Verder is waargenomen dat de initiële zoektijd in een kairomoongebied afneemt, als bij vorige ontmoetingen geen gastheren zijn gevonden. De parasiet legt als het ware geen positief verband meer tussen het vóórkomen van kairomonen en het vinden van gastheren. Als er vervolgens één succesvolle ontmoeting met een gastheerei plaatsvindt, neemt de initiële zoektijd in een kairomoongebied niet toe (Gardner & Van Lenteren, 1986). Het is niet duidelijk of de initiële zoektijd wel toeneemt als kairomoonontmoetingen meer dan een keer tot succes leiden.

In het model is, analoog aan de berekening van de AvailKairSearchTime, gebruik gemaakt van een verband tussen de InitialKairSearchTime en het aantal succesvolle of onsuccesvolle ontmoetingen met een kairomoongebied. Een succesvolle ontmoeting betekent dat er in het kairomoongebied een ongeparasiteerde gastheer is gevonden, die vervolgens geparasiteerd is.

Het verband is als volgt gekozen:

$$\text{InitialKairSearchTime} = \text{StartKairSearchTime} *$$

$$e^{-0.2NrNoKairSucces} * \ln(e + 0.5NrKairSucces)$$

Als er nog geen ontmoeting met een kairomoongebied heeft plaatsgevonden, is de InitialKairSearchTime gelijk aan de initiële zoektijd bij het begin van de simulatie (StartKairSearchTime). Als het aantal onsuccesvolle ontmoetingen toeneemt (NrNoKairSucces), neemt de InitialKairSearchTime af en als het aantal succesvolle ontmoetingen toeneemt (NrKairSucces), neemt de InitialKairSearchTime weer toe.

Hetzelfde kan gezegd worden voor de zoektijd op het blad, hoewel hier geen experimentele gegevens over bekend zijn. Bij een toenemend aantal onsuccesvolle ontmoetingen met kairomonen neemt de motivatie om nog verder op het blad te zoeken af. De zoektijd op een blad neemt toe als de ontmoetingen met kairomoon wel succesvol zijn:

$$\text{AvailLeafSearchTime} = \text{InitialLeafSearchTime} *$$

$$e^{-0.2NrNoKairSucces} * \ln(e + 0.5NrKairSucces)$$

In het model is de eerste ontmoeting met een kairomoongebied als een succesvolle ontmoeting beschouwd, waardoor de wesp, na de eerste ontmoeting met kairomonen, gestimuleerd wordt om langer op de rest van het blad te zoeken.

3.5 Resultaten van het model

3.5.1 Inleiding

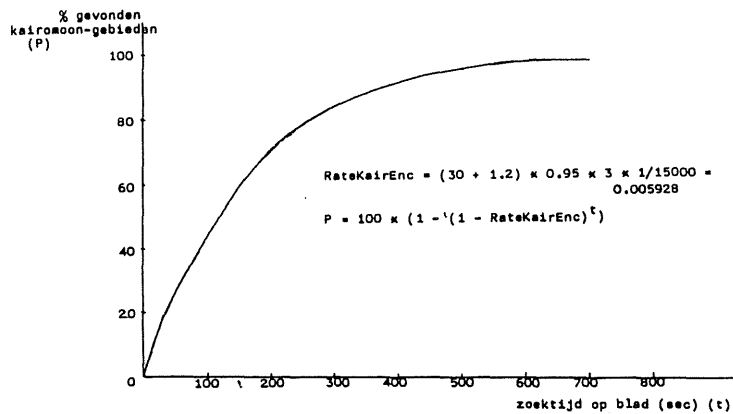
In deze paragraaf zullen de resultaten van het model worden besproken. Als voornaamste variabelen zijn de zoektijden in de verschillende zoekgebieden genomen: de `InitialLeafSearchTime`, de `InitialKairSearchTime` en de `InitialEggClusterSearchTime`. Tevens is de gastheerdichtheid gevarieerd. De effecten van deze variabelen op de verblijfstijd op een blad en op het aantal parasiteeringen worden vergeleken.

Per gastheerdichtheid zijn 100 runs gemaakt, waarvan steeds de gemiddelde waarde wordt weergegeven. Bij het berekenen van de resultaten is er voorlopig van uitgegaan dat er slechts één kairomoongebied per blad aanwezig is en slechts één eicluster per kairomoongebied.

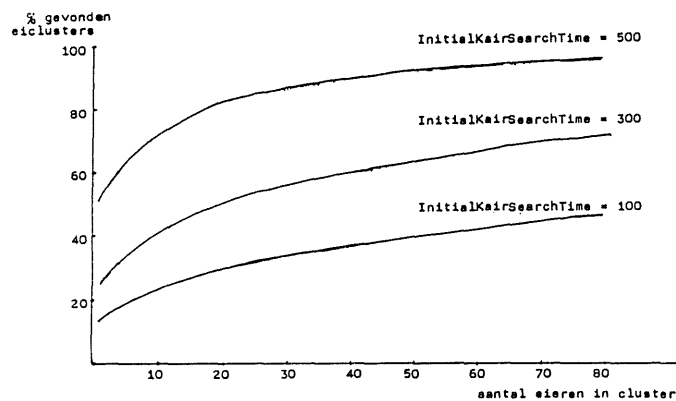
3.5.2 Aantal ontmoetingen met kairomoongebieden en eiclusters

Het aantal ontmoetingen met kairomoongebieden op een blad en met eiclusters in een kairomoongebied, hangt af van de ontmoetingskans per seconde (berekend via de formule van Skellam) en de tijd die aan zoeken besteed wordt (zie par. 3.3).

In figuur 3.4 wordt het verband weergegeven tussen de initiële zoektijd op het blad en het percentage runs waarin een kairomoongebied ontdekt wordt bij volledige eivoorraad van de parasiet. In figuur 3.5 staat het verband tussen het aantal eieren in een eicluster en het percentage runs waarin een eicluster gevonden wordt bij een bepaalde zoektijd.



Figuur 3.4. Het verband tussen de InitialLeafSearchTime en het percentage runs waarin een kairomoongebied ontdekt wordt



Figuur 3.5. Het verband tussen het aantal eieren in een eicluster en het percentage runs waarin een eicluster ontdekt wordt bij variërende InitialKairSearchTime

Het aantal gevonden kairomoongebieden nadert tot 100% bij toenemende zoektijd. Het percentage gevonden eiclusters neemt ook toe bij toenemend aantal eieren in het cluster, maar minder snel

dan bij toenemende zoektijd. Dit is te verklaren doordat de eicluster-diameter slechts zeer geleidelijk toeneemt met het aantal eieren in het cluster, waardoor ook de ontmoetingskans per seconde maar langzaam kan toenemen. De initiële zoektijd in het kairomoongebied heeft echter een veel groter effect op het aantal gevonden eiclusters, hetgeen te vergelijken is met de gevonden percentages in figuur 3.4.

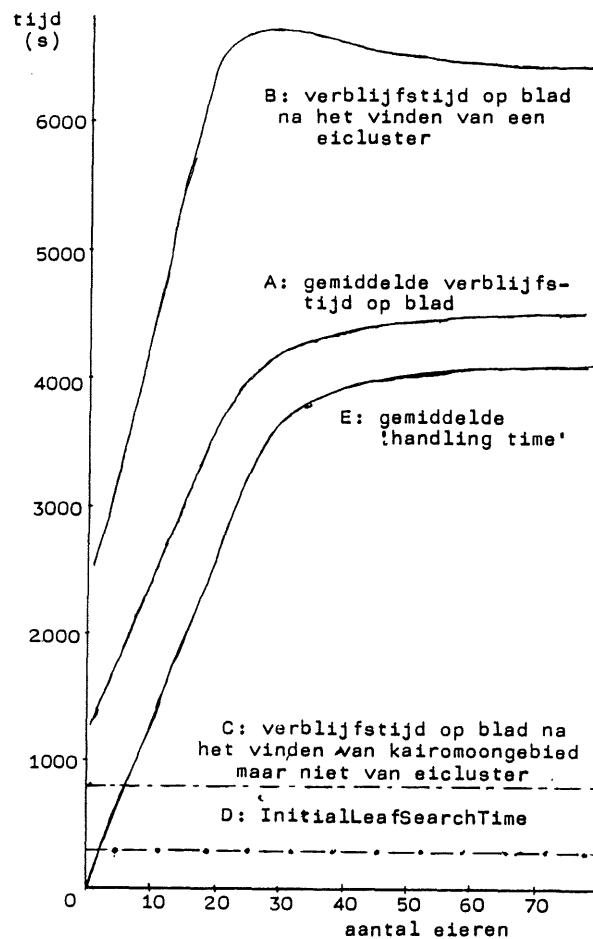
3.5.3 Verblijfstijden op het blad

De verblijfstijden op het blad zijn berekend door de totale zoektijden op het blad en in het kairomoongebied op te tellen bij de totale 'handling-time'. De gemiddelde verblijfstijden geven een grote variantie te zien, omdat hierin zowel de verblijfstijden van wespen worden betrokken die een eicluster hebben gevonden en dus langer op het blad gebleven zijn, als de verblijfstijden van wespen die na de initiële zoektijd niets hebben gevonden en weg zijn gegaan. In figuur 3.6 staan deze verblijfstijden weergegeven bij verschillende gastheerdichtheden.

In deze figuur is te zien dat het aantal eieren per cluster uiteraard geen effect heeft op de verblijfstijd van wespen die geen eicluster ontmoet hebben (curve C en D). Als er wel een eicluster is ontdekt, neemt de verblijfstijd toe, in eerste instantie evenredig met het aantal eieren in het eicluster (curve B). Zodra echter de eivoorraad van de parasiet een beperkende faktor wordt ($NrEggs = 20$) stijgt de verblijfstijd niet langer, omdat in het model de wespen met een uitgeputte eivoorraad direct van het blad verdwijnen. De wesp kan bij een groter eicluster sneller haar eieren kwijt, zodat de verblijfstijd zelfs daalt bij een toenemend aantal eieren. De gemiddelde verblijfstijd op het blad neemt eveneens in eerste instantie evenredig toe met de gastheerdichtheid, om vervolgens vrijwel constant te blijven als de eivoorraad een beperkende faktor wordt.

In figuur 3.6 is ook de gemiddelde 'handling-time' aangegeven bij toenemende gastheerdichtheid (curve E). Hieruit blijkt

dat de toenemende verblijfstijd vrijwel geheel veroorzaakt wordt door een toenemende 'handling-time'. De zoektijd (de totale verblijfstijd minus de 'handling-time') blijft aanvankelijk vrijwel konstant, maar neemt af als de eivoorraad beperkend wordt. Bij een groot aantal eieren per eicluster kan de parasiet, na het vinden van een eicluster, namelijk direkt al haar eieren kwijt en is verder zoeken overbodig geworden.

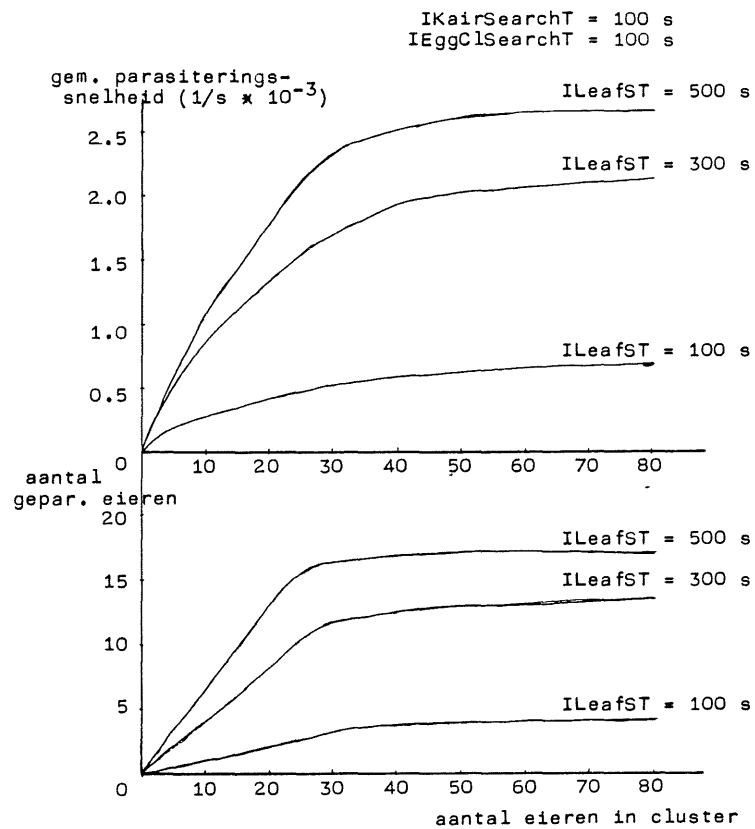


Figuur 3.6. Verblijfstijden op het blad bij verschillende gastheerdichtheden

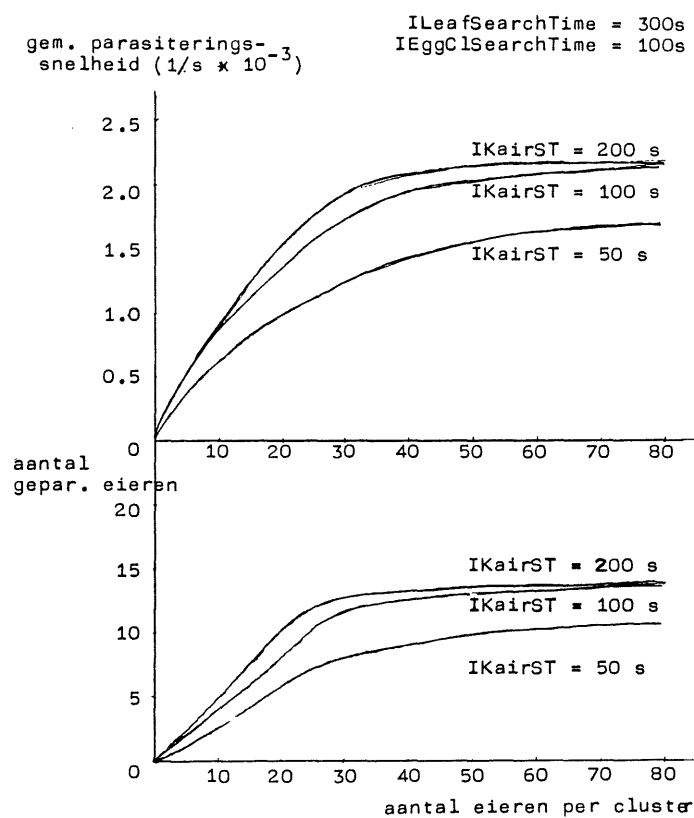
3.5.4 Effect van initiële zoektijden op parasitering

Zoals gezegd in de inleiding, zijn de initiële zoektijden variabel gesteld en zullen in deze paragraaf de resultaten die met de verschillende 'initial searching times' zijn bereikt, worden vergeleken. Dit betreft dan met name het effect op het gemiddelde aantal parasiteringen per wesp en de gemiddelde parasiteringssnelheid. Deze parasiteringssnelheid is gedefinieerd als het totaal aantal parasiteringen gedeeld door de totale verblijfstijd op het blad. Ook de verblijfstijden veranderen uiteraard bij veranderende initiële zoektijden, maar deze zullen niet worden besproken, omdat ze reeds in de parasiteringssnelheid verwerkt zijn en een veelheid aan grafieken niet bijdraagt aan de duidelijkheid.

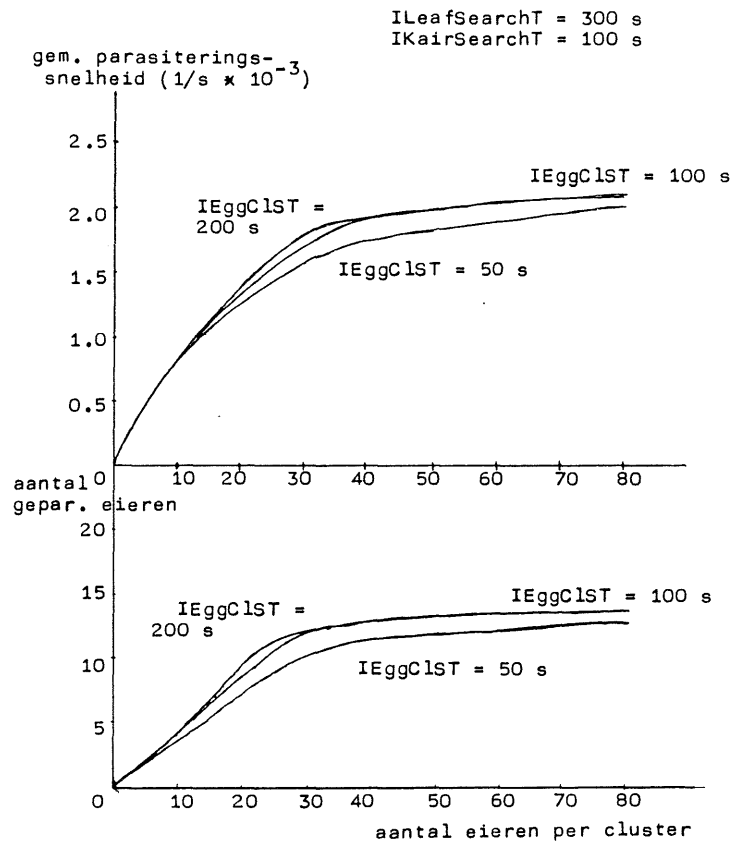
De drie 'initial searching times' die variabel zijn gesteld, zijn de InitialLeafSearchTime (ILeafST), de InitialKairSearchTime (IKairST) en de InitialEggClusterSearchTime (IEggClST). Steeds is een van de drie 'initial searching times' gevarieerd, terwijl de andere konstant gehouden werden. In figuur 3.7, 3.8 en 3.9 staan de resultaten weergegeven.



Figuur 3.7. Effect van de InitialLeafSearchTime (ILeafST) op het aantal parasiteringen en de parasiteringssnelheid



Figuur 3.8. Effect van de InitialKairSearchTime (IKairST) op het aantal parasiteringen en de parasiteringssnelheid



Figuur 3.9 Effect van de InitialEggClusterSearchTime (IEggClST) op het aantal parasiteringen en de parasiteringssnelheid

Allereerst valt op dat zowel het aantal parasiteringen, als de parasiteringssnelheid, het sterkst toenemen bij verhoging van de InitialLeafSearchTime. Toename van de InitialKairSearchTime en de InitialEggClusterSearchTime heeft een veel minder groot effect. Een grotere InitialLeafSearchTime heeft een direkt gevolg voor het aantal kairomoongebieden dat wordt ontdekt, waardoor het gemiddelde aantal parasiteringen stijgt. Verhoging van de InitialKairSearchTime heeft geen effect op het aantal gevonden kairomoongebieden, maar heeft slechts invloed op de kans dat een eicluster wordt gevonden, zodra de wesp een kairomoongebied is binnengetreden.

Een verhoging van de InitialEggClusterSearchTime heeft tot gevolg dat de wesp minder snel een eicluster verlaat en er meer ontmoetingen met geparasiteerde gastheren plaatsvinden, alvorens de wesp besluit te vertrekken. Hierdoor neemt de kans op ontmoeting met een nog ongeparasiteerde gastheer ook toe. Bij de InitialEggClusterSearchTime van 200 s is te zien dat de curve iets stijler loopt dan bij de InitialEggClusterSearchTime van 100 s. Dit is geval bij dichtheden van 10 tot 40 eieren; daarna zijn de parasiteringssnelheden weer gelijk aan elkaar.

Uit deze figuren blijkt dat de parasiteringssnelheid toeneemt als de wesp langer in de verschillende zoekgebieden blijft zoeken. Dit wil echter niet zeggen dat toenemende initiële zoektijden eenzelfde effect hebben op de parasiteringssnelheid in het veld. In dit model is steeds een individuele wesp op een koolblad met gastheereieren beschouwd. Wanneer de wesp echter haar zoektijd over meerdere bladeren moet verdelen, kan het zijn dat een toenemende initiële zoektijd juist een ongunstig effect heeft op de parasiteringssnelheid. De wesp zoekt namelijk niet alleen op bladeren waar zich gastheereieren bevinden, maar ook op 'lege' bladeren. Een toenemende initiële zoektijd betekent dus dat de wesp meer tijd doorbrengt op bladeren waar niets te vinden is, hetgeen een negatief effect heeft op de zoekefficiëntie. Een uitbreiding van het model naar gewasniveau zou het mogelijk maken om het effect van toenemende initiële zoektijden op de parasiteringssnelheid in het veld door te rekenen.

3.5.5 Eerder opgedane ervaringen en beschikbare zoektijden

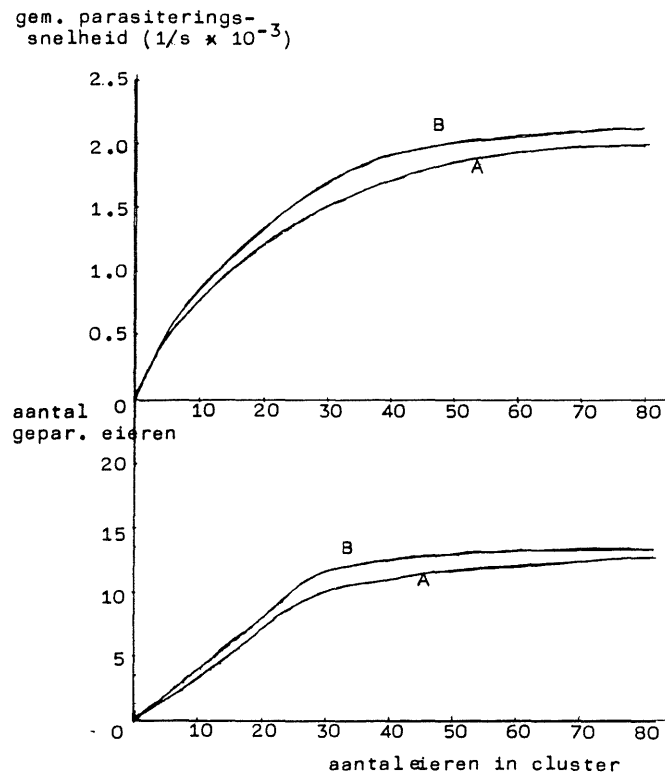
Tot nu toe zijn de resultaten weergegeven van het model dat gebaseerd is op het zogenaamde 'threshold rate' model (zie par. 2.4). Dit wil zeggen dat een parasiet de gastheerpatch verlaat, als de tijd na de laatste ovipositie een bepaalde vaste drempelwaarde overschrijdt: de 'giving-up-time' (in het model de 'available searching times' genoemd).

In paragraaf 3.4.5 is aangegeven dat deze 'available searching times' en ook de 'initial searching times' mogelijk kunnen veranderen onder invloed van opgedane ervaringen, zoals het aantal ontmoetingen met reeds geparasiteerde gastheren en het aantal (on)succesvolle ontmoetingen met kairomoongebieden. In deze paragraaf worden de resultaten van het model besproken als rekening wordt gehouden met deze eerder opgedane ervaringen. De relaties die mogelijk een rol kunnen spelen en die zijn beschreven in paragraaf 3.4.5, zullen afzonderlijk worden vergeleken met het 'threshold rate' model voor wat betreft hun effect op de parasiteringssnelheid en het gemiddeld aantal parasiteringen per wesp.

In figuur 3.10 tot en met 3.13 staan deze vergelijkingen weergegeven. Bij de berekening is met de volgende waarden gewerkt:

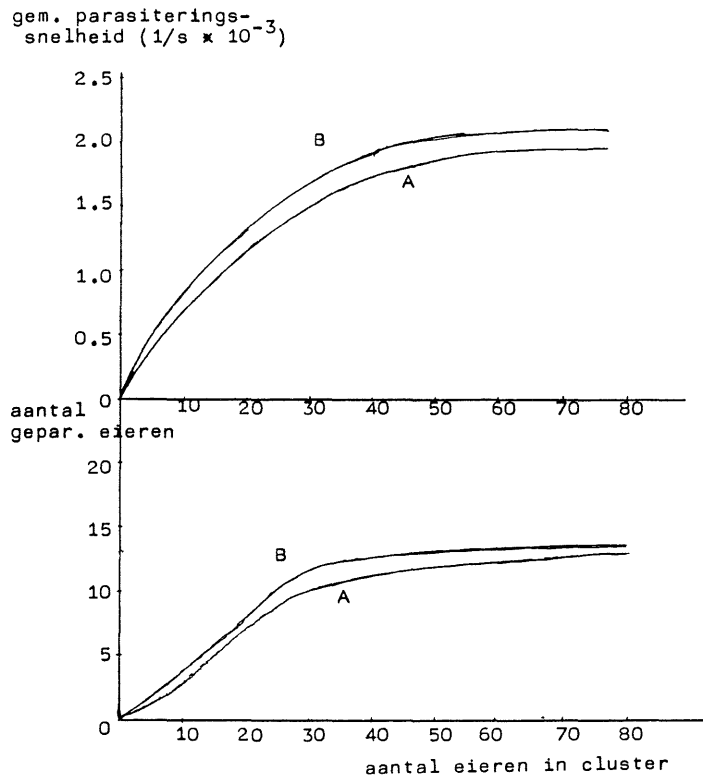
InitialLeafSearchTime	= 300 s
InitialKairSearchTime (of StartKairSearchTime)	= 100 s
InitialEggClusterSearchTime	= 100 s

A: $\text{AvailLeafSearchTime} = \text{InitialLeafST} \times e^{-0.2 \times \text{NrNoKairSucces}} \times \ln(e + 0.5 \times \text{NrKairSucces})$
 B: 'threshold-rate' model



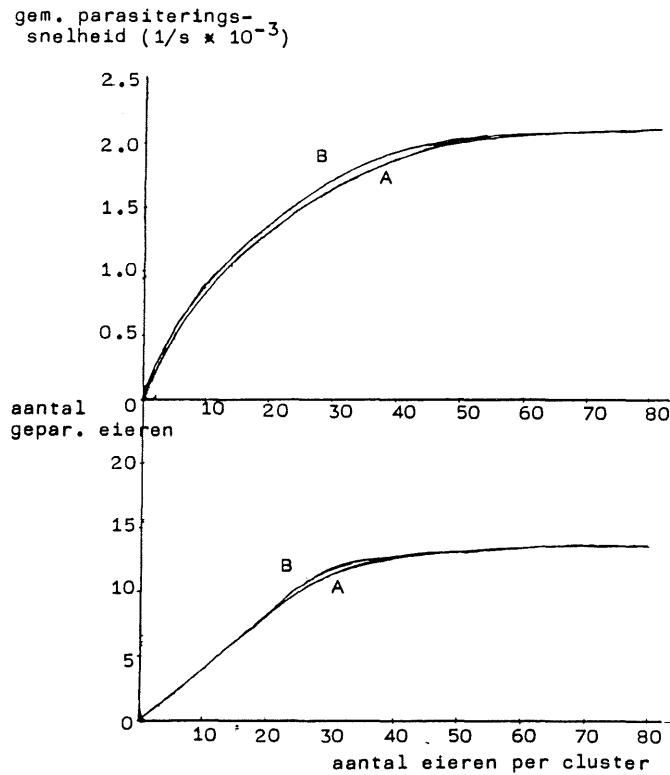
Figuur 3.10. Effect van veranderende AvailLeafSearchTime op het aantal parasiteringen en de parasiteringssnelheid. A: de AvailLeafSearchTime is afhankelijk van het aantal (on)succesvolle ontmoetingen met een kairomoongebied; B: de AvailLeafSearchTime is konstant volgens het 'threshold rate' model

A: $\text{InitialKairSearchTime} = \text{StartKairST} \times e^{-0.2 \times \text{NrNoKairSucces}} \times \ln(e + 0.5 \times \text{NrKairSucces})$
 B: 'threshold-rate' model



Figuur 3.11. Effect van veranderende InitialKairSearchTime op het aantal parasiteringen en de parasiteringssnelheid. A: De InitialKairSearchTime is afhankelijk van het aantal (on)succesvolle ontmoetingen met een kairomoongebied; B: De InitialKairSearchTime is konstant volgens het 'threshold rate' model

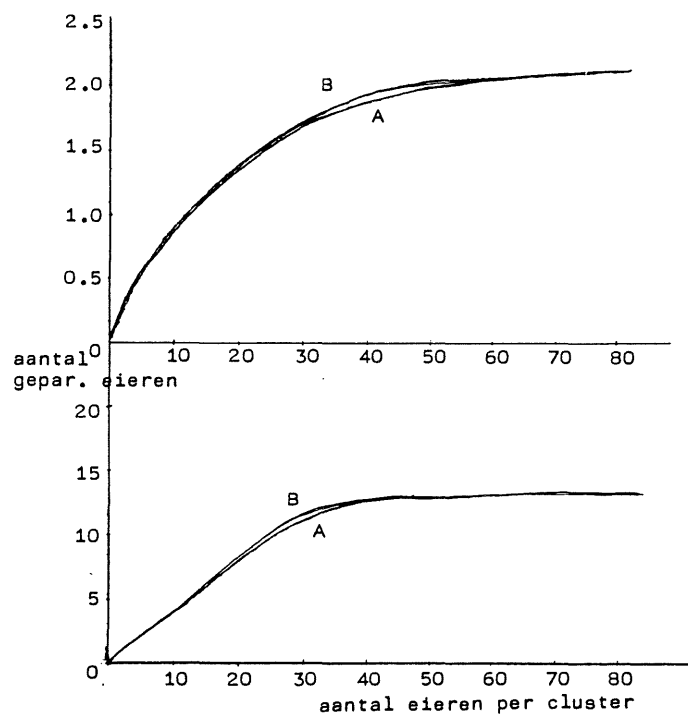
A: $\text{AvailKairSearchTime} = \text{InitialKairST} \times e^{-0.2 \times \text{NrParEggEnc}} \times \ln(e + \text{NrUnParEggEnc})$
 B: 'threshold-rate' model



Figuur 3.12. Effect van veranderende AvailKairSearchTime op het aantal parasiteringen en de parasiteringssnelheid. A: De AvailKairSearchTime is afhankelijk van het aantal ontmoetingen met (on)geparasiteerde eieren; B: De AvailKairSearchTime is konstant volgens het 'threshold rate' model

A: AvailEggClusterSearchTime = InitialEggClST *
 $e^{-0.2 * NrParEggEnc}$ *
 $\ln(e + NrUnParEggEnc)$
 B: 'threshold-rate' model

gem. parasiterings-
 snelheid ($1/s \times 10^{-3}$)



Figuur 3.13. Effect van veranderinge AvailEggClusterSearchTime op het aantal parasiteringen en de parasiteringssnelheid. A: De AvailEggClusterSearchTime is afhankelijk van het aantal ontmoetingen met (on)geparasiteerde eieren; B: De AvailEggClusterSearchTime is konstant volgens het 'threshold rate' model

In figuur 3.10 is het verband verwerkt tussen het aantal (on)succesvolle ontmoetingen met kairomoongebieden en de beschikbare zoektijd op het blad (`AvailLeafSearchTime`). Er is vanuit gegaan dat de parasiet bij een succesvolle ontmoeting met een kairomoongebied (d.w.z. dat er een succesvolle parasitering heeft plaatsgevonden) langer blijft zoeken op de rest van het blad. Het blad wordt daarentegen eerder verlaten als een bezoek aan een kairomoongebied niets heeft opgeleverd. Een eerste ontmoeting met een kairomoongebied wordt in dit geval als een succesvolle ontmoeting beschouwd.

Uit de grafiek blijkt dat de gemiddelde parasiteringssnelheid en het gemiddelde aantal parasiteringen lager uitkomen dan bij het 'threshold rate' model. Er worden aanvankelijk evenveel kairomoongebieden ontdekt, omdat de initiële zoektijd gelijk is. Bij het 'threshold rate' model worden echter meer kairomoongebieden herontdekt als eerdere bezoeken niets opgeleverd hebben. De totale zoektijd in een kairomoongebied wordt groter, zodat de kans op een ontmoeting met gastheereieren ook groter is geworden.

In figuur 3.11 is te zien dat eenzelfde effect valt te konstaten bij verandering van de `InitialKairSearchTime`. Als de parasiet, na een eerste ontmoeting met een kairomoongebied, geen gastheren vindt, besteedt zij bij de volgende ontmoeting minder tijd aan het doorzoeken van het kairomoongebied. Dit heeft tot gevolg dat de parasiet minder kans heeft om, bij een tweede bezoek aan een kairomoongebied, het eicluster te vinden.

In figuur 3.12 en 3.13 tenslotte, is te zien dat het verband tussen de `AvailKairSearchTime` en de `AvailEggClusterSearchTime` enerzijds en het aantal ontmoetingen met (on)geparasiteerde gastheren anderzijds, weinig effect heeft op de parasiteringssnelheid en het aantal parasiteringen. Het aantal ontmoetingen met reeds geparasiteerde gastheren neemt echter wel af, omdat de wesp eerder besluit om de gastheerpatch te verlaten bij een toenemend aantal ontmoetingen met geparasiteerde gastheren. Het aantal ontmoetingen met ongeparasiteerde gastheren daalt hierdoor echter ook enigszins, waardoor de uiteindelijke parasiteringssnelheid gelijk blijft.

De conclusies ten aanzien van deze resultaten moeten met dezelfde reserves worden getrokken als de conclusies uit de vorige paragraaf. Het 'threshold rate' model lijkt een hogere parasiteringssnelheid op te leveren bij het zoeken op een koolblad met gastheereieren. Deze conclusie geldt echter niet automatisch voor de parasiteringssnelheid in het veld. In een gewas is het voor de zoekefficiëntie van de wesp van belang dat er niet te veel tijd wordt doorgebracht op bladeren of in gastheerpatches waar geen geschikte gastheren zijn te vinden. In zo'n geval kan het zijn dat de invloed van opgedane ervaringen op de zoektijden juist wel de parasiteringssnelheid verhogen. De efficiëntie van het zoekgedrag kan pas goed beoordeeld worden, als de parasiet de keus heeft uit gastheerpatches van verschillende gastheerdichtheden. Deze keuze werd in dit individu-model niet geboden, zodat voor een betere beoordeling uitbreiding van het model naar gewasniveau noodzakelijk is.

Hoofdstuk 4 VERIFIKATIE VAN EEN GEDEELTE VAN HET MODEL

4.1 Inleiding

Uit hoofdstuk 3 is gebleken dat de zogenaamde 'initiële zoektijden' doorgebracht op het blad en in het kairomoongebied een groot effect hebben op de uitkomsten van het model. Deze tijden zijn nauwelijks bekend en vormen dus een onzekere faktor in het model. Een tweede belangrijk punt is de aanname dat Trichogramma een random zoekgedrag vertoont op het blad en in het kairomoongebied. De in het model gebruikte ontmoetingssnelheden, berekend via de formules van Skellam, zijn op deze aanname gebaseerd.

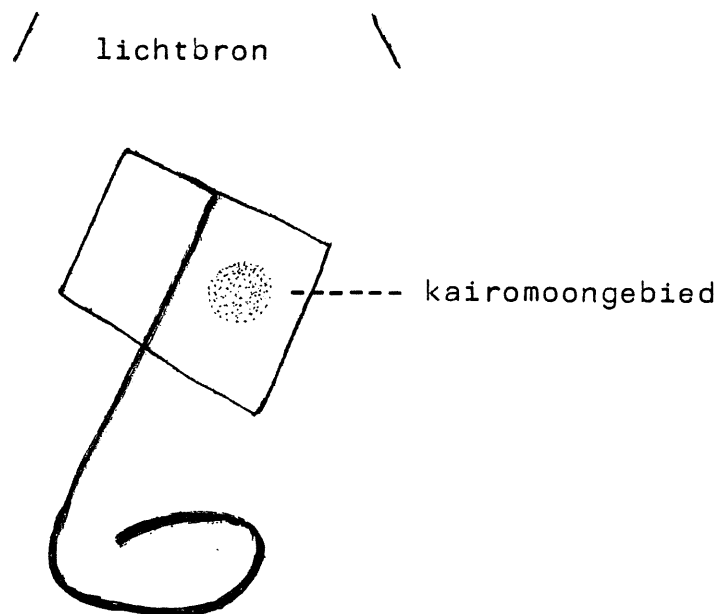
Om de initiële zoektijden op een blad en in een kairomoongebied beter te kunnen schatten en om na te gaan of de Skellam-formule een goede weergave is van de werkelijke ontmoetingskansen, zijn er een aantal experimenten opgezet. De experimenten zijn verricht met verschillende kairomoon- en bladoppervlakten. In dit verslag zullen echter alleen de experimenten met de verschillende kairomoonoppervlakten worden beschreven. Voor de resultaten van de proeven met de verschillende bladoppervlakten wordt verwezen naar het doctoraalverslag van Ine Geuijen (1988).

4.2 Materiaal en methoden

Bij de experimenten werd gebruik gemaakt van een Trichogramma maidis-stam, namelijk stam 34 (Pak & Van Heiningen, 1985). De wespen werden gekweekt op Ephestia kuehniella-eieren. Deze eieren werden hiervoor op vochtige papieren strips aangebracht, droog geblazen en vervolgens voor een periode van twee uur aan parasitering blootgesteld. Daarna werden de strips met de geparasiteerde eieren in een reageerbuis weggezet bij 25°C, 70% RL en bij een licht/donker-regime van 16:8. Een dag voor uitkomst (na ongeveer 9 dagen) werden de reageerbuizen voorzien van een druppel honing als voedsel voor de uitkomende wespen.

Voor de experimenten werden vrouwtjes gebruikt van 1 à 2 dagen oud, die minstens één uur voor aanvang van de experimenten bij 20°C werden gebracht. Voor elke observatie werden de wespen eerst een half tot anderhalf uur geïsoleerd in gelatine-capsules, omdat wespen afkomstig uit een volle reageerbuis in eerste instantie een wegvliegrespons kunnen vertonen.

Om de initiële zoektijden in een kairomoongebied en op een blad te kunnen meten, werd gebruik gemaakt van een kunstmatig gevormd blad, met daarop aangebracht vleugelschubben van Mamestra brassicae. Het blad bestond uit een stevig stuk ijzerdraad, dat als middennerf fungeerde en tevens als standaard diende, en een stuk wit, zelfklevend, glad papier (zie fig. 4.1). De bladsteel werd met hetzelfde papier omwikkeld. De afmetingen van het blad waren 105 mm x 72 mm (oppervlakte 7560 mm²).



Figuur 4.1. Het bij de experimenten gebruikte modelblad

Op de bovenkant van het blad werden met behulp van een sjabloon en een vochtig penseeltje de vleugelschubben aangebracht, afwisselend links en rechts van de middennerf. Op deze

manier werd een cirkelvormig kairomoongebied gekreëerd met verschillende doorsneden.

Het blad stond in een hoek van 45 graden en werd van boven verlicht door een sterke lichtbron (lichtintensiteit op het blad: 50.000 lux). De wespen werden op het blad gebracht door de gelatine-capsule tegen de bladsteel te houden, met de opening naar het licht. Hierdoor liepen de wespen op het steeltje en vervolgens naar het blad. De observaties begonnen zodra het bladoppervlak betreden werd.

Per observatie werden, met behulp van een event-recorder, de volgende zaken geregistreerd:

- looptijd op de bovenkant van het blad
- rusttijd op de bovenkant van het blad
- looptijd op de onderkant van het blad
- rusttijd op de onderkant van het blad
- looptijd in het kairomoongebied
- rusttijd in het kairomoongebied
- aantal wegvlieg pogingen

De observatie werd beëindigd zodra de wesp (1) het blad verliet (lopend of vliegend), (2) langer dan 5 minuten achter elkaar stilzat of (3) langer dan een uur op het blad verbleef. Zodra een wesp langer dan 5 minuten stilzat, werd aangenomen dat deze niet langer gemotiveerd was om verder te zoeken. Deze tijd is, evenals de maximum verblijfstijd van 1 uur, arbitrair gekozen.

In totaal zijn er drie experimenten verricht: twee met kairomoongebieden van respectievelijk 1 en 3 cm doorsnede (exp. 1 en 2) en een blanco-proef zonder vleugelschubben (exp. 3).

De experimenten werden uitgevoerd in een klimaatcel bij een temperatuur van 20°C en een relatieve luchtvochtigheid van 60%.

4.3 Resultaten

Bij de verwerking van de gegevens viel allereerst de enorme variatie in de verkregen resultaten op. Sommige wespen vlogen na een korte zoekactie bijna onmiddellijk weg, terwijl andere geruime tijd bleven zoeken, om vervolgens een bepaalde tijd stil te blijven zitten. De zoekmotivatie van de wespen leek dus sterk uiteen te lopen.

Bij de analyse van de gegevens is getracht de variantie terug te brengen door de wespen die een lage zoekmotivatie vertoonden, niet in de verdere verwerking mee te nemen. Als maat voor de motivatie is de totale looptijd op de onder- en bovenkant van het blad genomen: wanneer de wesp minder dan 60 seconden gelopen had tussen het begin en het einde van de observatie, werd die observatie niet meegenomen in de analyse. Deze 60-secondengrens is arbitrair gekozen.

Uit tabel 4.1 blijkt dat dit motivatie-kriterium vooral bij experiment 1 (kairomoondiameter van 3 cm) aanleiding gaf tot veel uitvallers, omdat veel wespen bijna direct wegvlogen na aankomst op het blad. Het is niet duidelijk wat hier de oorzaak van is. Van de observaties die wel in de verdere verwerking zijn betrokken, is het merendeel beëindigd doordat de wesp langer dan 5 minuten stilzat. Vooral bij de experimenten 2 en 3 was dit het geval. Bij experiment 1 was het aantal 'wegvliegers' ongeveer even groot als het aantal 'stilzitters' (zie tabel 4.2).

In de rest van de paragraaf worden alleen de resultaten van de 'gemotiveerde' wespen besproken.

Tabel 4.1. Aantal gemotiveerde en niet gemotiveerde wespen per experiment

	niet gemotiveerd	wel gemotiveerd
Exp. 1	22	27
Exp. 2	7	23
Exp. 3	7	22

Tabel 4.2. Aantal 'wegvliegers' en 'stilzitters' per experiment

	van blad weggevlogen	langer dan 5 minuten stil
Exp. 1	11	16
Exp. 2	5	18
Exp. 3	5	17

Het zoekgedrag van de 'gemotiveerde' wespen vertoonde doorgaans hetzelfde patroon. Zodra het blad via de bladsteel was bereikt, liep de wesp verder naar boven, richting lichtbron. Hierna werd vervolgens de bovenste rand van het blad afgezocht, afgewisseld met korte zoekacties naar het midden van het blad. De wesp verplaatste zich veel langs de randen van het blad en langs de middennerf. Wanneer de wesp van het blad wegvloog, werd dit meestal voorafgegaan door enkele 'wegvlieg pogingen', waarbij de vleugels heen en weer bewogen werden. De wesp vloog bijna altijd vanaf de bovenste rand van het blad weg. Zodra een wesp langere tijd stilzat, bleek dit meestal aan de onderkant van het blad te zijn.

Niet alle wespen die op een blad met vleugelschubben werden gezet, kwamen in kontakt met deze schubben. De zoektijd op een blad was meestal niet voldoende om het gehele blad af te zoeken, zodat het een kwestie van toeval leek of een kairomoongebied ontdekt werd of niet.

Uit de observaties bleek duidelijk dat Trichogramma een terugkeerreactie naar het kairomoongebied vertoonde, zodra dat kairomoongebied werd verlaten (zie ook paragraaf 2.2). De zoektijd die aan een kairomoongebied besteed wordt, is daarom niet alleen de tijd die binnen het kairomoongebied wordt doorgebracht, maar ook de tijd die besteed wordt aan het doorzoeken van de oppervlakte rondom het kairomoongebied. Bij de verwerking van de gegevens is verondersteld dat er sprake is van één ontmoeting met een kairomoongebied, als de tijd tussen de verschillende kontakten met dat gebied kleiner was dan 30 seconden. Wanneer de tijd tussen twee kontakten groter was dan 30 seconden, is het tweede

bezoek als een nieuwe ontmoeting beschouwd. Uit de observaties bleek dat de 30 seconden-grens een goed criterium was om de verschillende ontmoetingen van elkaar te onderscheiden.

In tabel 4.3 staat de tijd doorgebracht in en rond het kairomoongebied per ontmoeting weergegeven. Zoals te verwachten viel is er een verschil te konstaten tussen de eerste verblijfstijd in en rond het kairomoongebied van 3 cm en die in en rond het kairomoongebied van 1 cm doorsnede ($p = 0.004$; Wilcoxon).

Gardner en Van Lenteren vonden dat de tijd die binnen een kairomoongebied werd doorgebracht, korter werd bij opeenvolgende ontmoetingen met een kairomoongebied, als er geen gastheren werden gevonden. In dit experiment is echter geen significant verschil aan te tonen tussen de verblijfstijden bij opeenvolgende ontmoetingen. Dit is voornamelijk te wijten aan de grote variatie in de gegevens en het geringe aantal herhalingen.

Verder valt in tabel 4.3 op, dat bij experiment 1 (kairomoon-diameter = 3 cm) het aantal wespen dat in kontakt is geweest met vleugelschubben, hoger ligt dan bij experiment 2 (kairomoon-diameter = 1 cm), respectievelijk 14 van de 27 en 8 van de 23. Dit is ook logisch, omdat een groter kairomoongebied een grotere kans op ontmoeting heeft.

Tabel 4.3. Verblijfstijden (in sec) in en rond het kairomoongebied bij verschillende ontmoetingen en kairomoondiameters (gemiddelde waarden $\pm$ stand. afw.)

	Ontmoeting nr.			
	1	2	3	4
Kair. diam.				
3 cm	49,8 $\pm$ 29,3 ^a (n = 14)	43,7 $\pm$ 35,9 ^a (n = 8)	66,0 $\pm$ 95,4 ^a (n = 4)	9,16 ⁻ (n = 1)
1 cm	18,6 $\pm$ 17,0 ^b (n = 8)	3,9 $\pm$ 0,3 ⁻ (n = 2)	4,29 ⁻ (n = 1)	

Getallen in dezelfde rij of kolom, die worden gevolgd door verschillende letters, verschillen significant van elkaar (Wilcoxon $p < 0.05$). Getallen aangegeven met - zijn niet in de statistische verwerking meegenomen.

De waarden in tabel 4.3 geven een indicatie voor de 'initial giving-up-time' in het kairomoongebied (InitialKairSearch-Time). Bij een kairomoongebied van 3 cm doorsnede, bedraagt deze ± 50 s; bij een kairomoongebied van 1 cm bijna 20 s. De zoektijden lijken evenredig te zijn met de kairomoondiameters, maar slechts twee gemiddelde waarden, die ook nog een grote variantie vertonen, zijn onvoldoende om tot een dergelijke conclusie te komen.

Een ontmoeting met sporen van de gastheer kan leiden tot een langere zoektijd op het blad. In hoeverre contact met vleugelschubben invloed heeft op de totale zoektijd op boven- en onderkant van het blad, valt af te lezen uit tabel 4.4.

Tabel 4.4. Verblifstijden (in sec) op boven- en onderkant van het blad als er wel of geen kontakt met vleugelschubben heeft plaatsgevonden (gemiddelde waarden $\pm$ stand. afw.)

	exp. 1		exp. 2		exp. 3
	kair.diam.= 3 cm		kair.diam.= 1cm		blanko
	wel	geen	wel	geen	geen
	kontakt	kontakt	kontakt	kontakt	kontakt
Totale tijd	639,8 ^a	213,7 ^b	564,6 ^a	185,6 ^b	258,5 ^b
bovenkant blad	$\pm 335,5$	$\pm 226,7$	$\pm 426,3$	$\pm 157,1$	$\pm 330,1$
Totale tijd	162,7 ^b	162,7 ^b	265,2 ^{a,b}	147,6 ^b	153,1 ^b
onderkant blad	$\pm 265,7$	$\pm 190,8$	$\pm 440,2$	$\pm 179,5$	$\pm 215,0$
	(n = 14)(n = 13)		(n = 8)	(n = 15)	(n = 22)

Getallen in dezelfde rij of kolom, die worden gevolgd door verschillende letters, verschillen significant van elkaar (Wilcoxon $p < 0.05$)

Uit deze tabel blijkt dat de zoektijd op de bovenkant van het blad langer wordt als een Trichogramma-vrouwtje in kontakt is geweest met vleugelschubben. Dit geldt zowel voor experiment 1 ($p < 0.0002$; Wilcoxon) als voor experiment 2 ($p = 0.017$; Wilcoxon). De grootte van de kairomoongebieden heeft geen invloed op de zoektijd op het blad. Verder is te zien dat het effect van de vleugelschubben zich beperkt tot de bovenkant van het blad, namelijk daar waar de vleugelschubben ook waren aangebracht. Voor experiment 1 is het verschil tussen de zoektijd aan de boven- en onderkant significant, als er kontakt is geweest met vleugelschubben ($p = 0.0051$; Wilcoxon); voor experiment 2 is dit ver-

schil minder duidelijk ($p = 0.054$; Wilcoxon). Als er geen contact met vleugelschubben heeft plaatsgevonden is er geen aantoonbaar verschil tussen zoektijd aan de bovenkant en aan de onderkant van het blad.

De wespen die het blad hebben verlaten zonder vleugelschubben te ontdekken, geven een aanwijzing voor de 'initial giving-up-time' op het blad, de InitialLeafSearchTime. Uit tabel 4.4 blijkt dat deze InitialLeafSearchTime niet veel verschilt bij de verschillende experimenten: 376,4 s bij experiment 1, 333,2 s bij experiment 2 en 411,6 s bij experiment 3, de blanco proef. De gemiddelde InitialLeafSearchTime = ± 380 s.

Er is ook nog nagegaan of de langere zoektijd op een blad met kairomonen wordt veroorzaakt door de tijd die in en rond het kairomoongebied wordt doorgebracht, of dat de wesp na het vinden van een kairomoongebied ook langer op de rest van het blad blijft zoeken.

De tijd die een wesp doorbrengt op het blad zonder een kairomoongebied te hebben gevonden is de 'initial leaf searching time' genoemd. Als er wel een kairomoongebied is ontdekt, kan dit betekenen dat de wesp gestimuleerd wordt om langer op het blad te blijven zoeken. In tabel 4.5 worden de verschillende zoektijden op het blad met elkaar vergeleken.

Tabel 4.5. Zoektijden (in sec) op het blad na verschillend aantal kairomoonontmoetingen (gemiddelde waarden $\pm$ stand. afw.)

Exp. 1	
initial leaf searching time 376,5 $\pm$ 259,2 ^a (n = 13)	tijd tot 1 ^e kair.ont. 218,8 $\pm$ 263,5 ^b (n = 14)
tijd tussen 1 ^e ont. en verlaten blad 548,2 $\pm$ 354,9 ^a (n = 6)	tijd tussen 1 ^e en 2 ^e ont. 281,5 $\pm$ 182,9 ^b (n = 8)
tijd tussen 2 ^e ont. en verlaten blad 276,6 $\pm$ 105,12 ^a (n = 4)	tijd tussen 2 ^e en 3 ^e ont. 175,1 $\pm$ 147,9 ^{a,b} (n = 4)
tijd tussen 3 ^e ont. en verlaten blad 230,5 $\pm$ 23,5 ^a (n = 3)	tijd tussen 3 ^e en 4 ^e ont. 138,1 ⁻ (n = 1)
tijd tussen 4 ^e ont. en verlaten blad 313,4 ⁻ (n = 1)	

Exp. 2	
initial leaf searching time 333,3 $\pm$ 240,5 ^a (n = 15)	tijd tot 1 ^e kair.ont. 290,6 $\pm$ 399,7 ^a (n = 8)
tijd tussen 1 ^e ont. en verlaten blad 389,8 $\pm$ 238,9 ^a (n = 6)	tijd tussen 1 ^e en 2 ^e ont. 95,8 $\pm$ 6,37 ^a (n = 2)
tijd tussen 2 ^e ont. en verlaten blad 1022,9 ⁻ (n = 1)	tijd tussen 2 ^e en 3 ^e ont. 180,3 ⁻ (n = 1)
tijd tussen 3 ^e ont. en verlaten blad 580,0 ⁻ (n = 1)	

Per experiment geldt dat getallen in dezelfde rij of kolom, die worden gevolgd door verschillende letters, significant van elkaar verschillen (Wilcoxon, $p < 0.05$). Getallen aangegeven met - zijn niet in de statistische verwerking meegenomen.

Als gesteld wordt dat de wesp na de 'initial leaf searching time' het blad verlaat, moet de tijd tot de eerste ontmoeting met een kairomoongebied kleiner zijn dan of gelijk zijn aan deze 'initial leaf searching time'. Analooch hieraan zou de tijd tussen de eerste en de tweede ontmoeting met het kairomoongebied eveneens kleiner dan of gelijk moeten zijn aan de zoektijd op het blad na de eerste kairomoonontmoeting. Dit blijkt op te gaan voor zowel experiment 1 als experiment 2;

De wespen die een kairomoongebied gevonden hebben, lijken vervolgens langer te blijven zoeken op de rest van het blad. Vooral bij experiment 1 bestaat er een aanzienlijk verschil tussen de 'initial leaf searching time' en de zoektijd op het blad tussen de eerste kairomoonontmoeting en het verlaten van het blad, hoewel dit verschil niet significant is. Bij experiment 2 is het verschil minder groot. Van de zoektijden na meer dan één ontmoeting valt niet veel te zeggen, omdat het aantal wespen dat twee of meer kairomoongebieden ontdekte, gering is.

Samenvattend kan gesteld worden dat een langere verblijfstijd op een blad met kairomonen, mogelijk niet alleen wordt veroorzaakt door een langere zoektijd in en rond het kairomoongebied, maar dat er, als gevolg van een kairomoonontmoeting, ook meer zoektijd aan de rest van het blad wordt besteed.

4.4 Toetsing van de formule van Skellam

Naast het bepalen van de 'initial search times', was een tweede belangrijk doel van het experiment na te gaan of de formule van Skellam, zoals die in het model is gebruikt, een betrouwbare weergave is van de werkelijke ontmoetingskans. Omdat er bij het experiment alleen gebruik is gemaakt van bladeren met daarop een kairomoongebied, kan alleen de RateKairEnc uitgerekend worden en wel via de volgende formule (zie hoofdstuk 3):

$$\text{RateKairEnc} = (\text{DiamPar} + \text{DiamKair}) * \text{VelocityOnLeaf} * \\ \text{ActivityOnLeaf} * \text{NrKairSpots}/\text{LeafArea}$$

De diameter van het kairomoongebied (DiamKair) is bekend, evenals het aantal kairomoongebieden (NrKairSpots) en de bladoppervlakte (LeafArea). De diameter van de parasiet (DiamPar) en de loopsnelheid (VelocityOnLeaf) zijn gebaseerd op gegevens uit de literatuur en zijn hetzelfde als in het model. De activiteit van de wesp op het blad is experimenteel bepaald en de waarden die zijn gevonden staan weergegeven in tabel 4.6.

Tabel 4.6. Aktiviteit op verschillende delen van het blad (gemiddelde waarden $\pm$ stand. afw.)

	exp. 1	exp. 2	exp. 3
Bovenkant blad	0.58 $\pm$ 0.21	0.63 $\pm$ 0.27	0.65 $\pm$ 0.29
Onderkant blad	0.61 $\pm$ 0.33	0.66 $\pm$ 0.29	0.57 $\pm$ 0.29
Kairomoongebied	0.71 $\pm$ 0.11	0.70 $\pm$ 0.21	n.v.t.

De waarden uit tabel 4.6 geven een ander beeld te zien van de diverse activiteiten dan uit de literatuur bekend is. Vooral de activiteit op het blad is aanmerkelijk lager dan de waarde die in het model is gebruikt en die gebaseerd was op gegevens van Gardner & Van Lenteren (1986). Een mogelijk verklaring is de tijdsduur van de observatie. Bij deze experimenten is de activiteit na afloop van een observatie berekend en gedefinieerd als de looptijd op het blad, gedeeld door de totale verblijfstijd op het blad. Aangezien de wesp tijdens het zoeken regelmatig rustpauzes nam van een minuut of langer, maken deze rustpauzes een belangrijk deel uit van de totale verblijfstijd op een blad. Ze beïnvloeden daardoor de uiteindelijke activiteit, waardoor deze activiteit lager uitkomt dan bij kortstondige observaties. Een andere

mogelijke verklaring kan ook liggen in het feit dat Gardner en Van Lenteren (1986) een andere Trichogramma-stam hebben gebruikt, die ook een andere aktiviteit vertoont dan de stam die in deze experimenten is gebruikt. Bij de toetsing van de Skellam-formule is gebruik gemaakt van de in de experimenten gevonden aktiviteiten.

De RateKairEnc krijgt met behulp van deze gegevens de volgende waarde:

$$\text{RateKairEnc} = (1.2 + \text{DiamKair}) * 3 * \text{ActivityOnLeaf} * 1/15120 =$$

$$(\text{exp. 1}) = 31.2 * 3 * 0.60 * 1/15120 = 3.71 * 10^{-3}$$

$$(\text{exp. 2}) = 11.2 * 3 * 0.65 * 1/15120 = 1.44 * 10^{-3}$$

Voor het toetsen van de Skellam-formule is gebruik gemaakt van de formule die in het model wordt gebruikt om de kans op een kairomoonontmoeting te berekenen (ProbabilityKairEnc) (zie par. 3.3), namelijk:

$$\text{ProbabilityKairEnc} = 1 - (1 - \text{RateKairEnc}) **$$

$$\text{InitialLeafSearchTime}$$

Het verschil met de formule in het model is dat in deze formule geen tijdstap DELT is gebruikt, maar direkt wordt gerekend met de initiële zoektijd op het blad, die gesteld is op 380 s.

In tabel 4.7 worden de berekende waarden vergeleken met de gevonden waarden uit het experiment.

Tabel 4.7. Berekende waarden volgens de Skellam-formule vergeleken met de gevonden waarden in de experimenten

	Berekende waarde	Gevonden waarde
Exp. 1	0.76	0.52
Exp. 2	0.42	0.35

Uit deze tabel blijkt dat de berekende ontmoetingskansen hoger liggen dan de gevonden waarden. Dit duidt erop dat de Skellam-formule geen goede weergave is van de werkelijke ontmoetingskansen. De vergelijking tussen de gevonden en de berekende waarden is echter erg ruw. Op de eerste plaats zijn bepaalde variabelen in de Skellam-formule niet experimenteel bepaald, maar overgenomen uit de literatuur, zoals de loopsnelheid en de waarnemingsdiameter van de parasiet. Kleine veranderingen in deze variabelen, met name de loopsnelheid, kunnen de resultaten aanzienlijk veranderen. Op de tweede plaats zijn de experimentele waarden berekend door de observaties die tot ontmoeting met een kairomoongebied hebben geleid, te delen door het totaal aantal observaties. Gezien het geringe aantal herhalingen kan de vergelijking met de berekende waarden echter niet erg nauwkeurig zijn.

Een sterker argument om te gaan twijfelen aan de toepasbaarheid van de Skellam-formule, is het geobserveerde gedrag van de sluipwesp zelf. Zoals gezegd speelden de rand en de nerf van het modelblad een duidelijke rol bij het zoekgedrag van de parasiet en werd er relatief meer tijd op de randen en nerven doorgebracht dan op het midden van het blad. De kairomoongebieden lagen elke keer in het centrum van de linker of rechter bladhelft. Hierdoor werden ze minder vaak ontdekt dan op grond van de Skellam-formule verwacht mocht worden. In hoofdstuk 5 zal hier verder op teruggekomen worden.

Hoofdstuk 5 DISKUSSIE

5.1 Inleiding

In dit laatste hoofdstuk zullen de resultaten van het onderzoek aan een kritische beschouwing onderworpen worden. Hierbij wordt vooral ingegaan op de mogelijkheden van het gebruikte model met betrekking tot het doel van het onderzoek, namelijk een betere vergelijking van de verschillende Trichogramma-stammen.

In paragraaf 5.2 komt de gekozen opzet van het model aan de orde, waarbij de aannames die aan het model ten grondslag liggen, nogmaals worden besproken. In paragraaf 5.3 worden de mogelijkheden voor verifikatie besproken en wordt ingegaan op de experimenten die zijn verricht om een deel van het model te toetsen. Tenslotte wordt in paragraaf 5.4 aangegeven wat de verdere mogelijkheden zijn voor een Trichogramma-zoekmodel en aan welke aspecten nader aandacht geschonken zal moeten worden.

5.2 Opzet van het model

In hoofdstuk 3 is, naar aanleiding van het in hoofdstuk 2 beschreven zoekgedrag van Trichogramma, de structuur en opzet van het model aangegeven. Er is begonnen met een simulatiemodel op individu-niveau, waarbij het zoekgedrag van een individuele Trichogramma-sluipwesp op een blad is beschouwd.

Het in het model verwerkte zoekgedrag is gebaseerd op drie aannames:

- 1) Gastheereieren zijn altijd omgeven door sporen van de gastheer (kairomonen), die een effect hebben op het zoekgedrag van Trichogramma.
- 2) Een Trichogramma-vrouwtje zoekt op een blad 'at random' naar eieren of gastheersporen en binnen een kairomoongebied 'at random' naar gastheereieren.
- 3) Er is sprake van '(initial) giving-up-times' bij het zoeken op een blad en in een kairomoongebied, zodat in de meeste geval-

len de wesp een zoekgebied verlaat, voordat het betreffende gebied geheel is doorzocht.

In deze paragraaf wordt getracht om aan te geven in hoeverre deze aannames ter discussie staan en met name of het nog gerechtvaardigd is om ze als basis voor het model te gebruiken.

Ad 1.

In de literatuur wordt contact met kairomonen van een gastheer beschouwd als een faktor die de zoekefficiëntie van Trichogramma mogelijk verhoogt (o.a. Beevers et al., 1981; Gardner & Van Lenteren, 1986). In laboratoriumproeven is de reactie van Trichogramma op kontaktkairomonen uitgebreid onderzocht, waardoor deze hypothese onder bepaalde omstandigheden gerechtvaardigd lijkt te zijn.

Gaandeweg het onderzoek is mij echter duidelijk geworden dat er nog weinig bekend is over de rol die kontaktkairomonen spelen bij het zoekgedrag van Trichogramma in het veld. De aanname dat een gastheer bij het leggen van eieren op een koolblad, vleugelschubben met kontaktkairomoonwerking verliest en dat deze schubben altijd rond de eieren terecht komen, lijkt te simpel gesteld. Het ovipositiegedrag van twee gastheren van Trichogramma, namelijk Pieris brassicae en Mamestra brassicae, geeft aanleiding tot het in twijfel trekken van deze veronderstelling.

Een P. brassicae-vrouwtje zit bij de ovipositie aan de bovenkant, aan de rand van het blad. Zij kromt bij het leggen van de eieren de ovipositor om de rand heen en legt haar eieren aan de onderkant van het blad (Feltwell, 1982). Vrijgekomen vleugelschubben liggen dus niet direkt naast de eieren, maar aan de bovenkant van het blad. Uit de experimenten is niet gebleken dat een Trichogramma-vrouwtje bij het vinden van vleugelschubben op de bovenkant van het blad, een verhoogde zoekactiviteit op de onderkant van het blad vertoont.

Een M. brassicae-vrouwtje legt haar eieren eveneens aan de onderkant van het blad, maar bevindt zich ook aan de onderkant bij de ovipositie. Een gedeelte van de vleugelschubben kan rond

de eieren terecht komen, maar het is waarschijnlijk dat een gedeelte ook op het blad valt direkt onder het blad waar de eieren gelegd zijn. Hierdoor wordt de wesp door kontakt met de vleugelschubben niet altijd naar de gastheereieren geleid, maar wordt juist veel tijd verspild met het zoeken op bladeren waar toch geen eieren te vinden zijn.

De functie van kontaktkairomonen bij het zoekgedrag van Trichogramma is dus minder duidelijk dan aanvankelijk verondersteld werd. Vleugelschubben kunnen zich rond de eieren bevinden, maar het is net zo waarschijnlijk dat deze ook op andere plaatsen terecht komen. De reactie van Trichogramma op deze kairomonen vergroot dus niet altijd de kans op een ontmoeting met een gastheer en lijkt niet in alle gevallen adaptief voordelig voor de parasiet. Hierdoor staat de structuur van het gehanteerde model ter discussie.

Ad 2.

De gebruikte Skellam-formule is een benadering voor de ontmoetingssnelheden tussen een random bewegend voorwerp en stilstaande, random verdeelde objecten. In het model is steeds gebruik gemaakt van één individuele wesp, die op het blad zoekt naar één kairomoongebied van een bepaalde omvang en binnen een kairomoongebied naar één eicluster. De ontmoetingssnelheden zijn dus in het model niet zozeer afhankelijk van het aantal stilstaande objecten (dichtheid), maar worden meer bepaald door de omvang van deze objecten.

Het is de vraag of de Skellam-formule geldig is, als er op deze manier gebruik van wordt gemaakt. De formule is namelijk in eerste instantie ontwikkeld om de ontmoetingssnelheden tussen objecten met een geringe diameter te bepalen. Zodra er slechts sprake is van twee objecten, waarvan de één een relatief grote diameter heeft ten opzichte van het zoekoppervlak, wijkt de werkelijke ontmoetingssnelheid af van de berekende waarden. Dit is het duidelijkst te illustreren aan de hand van tabel 5.1. Hierin staan de ontmoetingssnelheden berekend volgens de Skellam-formule bij verschillende kairomoondiameters en verschillende

aantallen kairomoongebieden. Duidelijk is dat de ontmoetingssnelheid groter wordt bij toenemende kairomoondiameter en bij toenemend aantal kairomoongebieden. Er valt echter ook te konstaten dat de ontmoetingssnelheid bij toenemende kairomoondiameter slechts langzaam toeneemt. Als het kairomoongebied bijna het gehele zoekoppervlak bestrijkt ($KairDiam = 100 \text{ mm}$), is de ontmoetingssnelheid 0.03036 s^{-1} en als het kairomoongebied zelfs even groot wordt als het zoekoppervlak is de ontmoetingssnelheid slechts 0.03421 s^{-1} . De ontmoetingssnelheden stijgen daarentegen veel sneller als het aantal kairomoongebieden toeneemt, ook al is het totale oppervlak dat met kairomonen bedekt is geringer.

Hieruit valt af te leiden dat de Skellam-formule de werkelijke ontmoetingssnelheid onderschat bij grote kairomoondiameter.

Tabel 5.1. De ontmoetingssnelheden ($RateKairEnc$) bij verschillende kairomoondiameters ($KairDiam$) en verschillende aantallen kairomoongebieden ($NrKair$). De totale oppervlakte is het gebied dat door kairomonen bedekt is.

$NrKair = 1$			$DiamKair = 10 \text{ mm}$		
$DiamKair$	Totaal opp.	$RateKairEnc$	$NrKair$	Totaal opp.	$RateKairEnc$
(mm)	(mm^2)	(s^{-1})		(mm^2)	(s^{-1})
1	0.78	0.00066	1	78.54	0.00336
5	19.63	0.00186	2	157.08	0.00672
10	78.54	0.00336	3	235.62	0.01008
20	314.16	0.00636	4	314.16	0.01344
40	1256.64	0.01236	6	471.24	0.02016
60	2827.43	0.01836	8	628.32	0.02688
80	5026.55	0.02436	10	785.40	0.03360
100	7853.98	0.03036	15	1178.10	0.05040
112.84	10000.00	0.03421	20	1570.80	0.06720

$$RateKairEnc = (1.2 + DiamKair) * 3 * 1 * NrKair / 10000$$

Een tweede belangrijke voorwaarde voor de Skellam-formule is de aanname dat Trichogramma op een blad 'at random' zoekt. Dit is door de experimenten niet bevestigd. De randen van het blad speelden een duidelijke rol bij het zoekgedrag en werden frequenter bezocht dan de rest van het blad. Ook de nerven kunnen mogelijk een rol spelen, omdat deze vaak aanleiding geven tot een verandering van de looprichting van de sluipwesp, zodat deze in plaats van over de nerf te lopen langs de nerf verder zoekt.

Als randen en nerven inderdaad een rol spelen bij het zoekgedrag op een blad, is het niet meer gerechtvaardigd om uit te gaan van een volledig random zoekgedrag. Het gedrag ten opzichte van randen en nerven zal dan in het model moeten worden ingebouwd. Als tevens blijkt dat kontaktkairomonen en eieren van de gastheer niet random over een blad verdeeld zijn, maar zich eveneens vaker langs de rand of nerven van het blad bevinden, heeft dit grote invloed op de diverse ontmoetingskansen.

Konkluderend kan gesteld worden dat er aan de geldigheid van de Skellam-formule getwijfeld mag worden. Een nauwkeuriger weergave van het zoekgedrag is met de Skellam-formule niet mogelijk, zodat er gezocht zal moeten worden naar een andere manier om het zoekgedrag te beschrijven

Ad 3.

De tijd die een Trichogramma-sluipwesp in een zoekgebied doorbrengt, is bepalend voor de ontmoetingskans met gastheereieren: hoe langer een blad doorzocht wordt, hoe groter de kans op een ontmoeting met een gastheer. Echter niet op elk blad bevinden zich gastheren, zodat de sluipwesp haar zoektijd over meerdere bladeren moet verdelen en een bepaald blad niet voor onbeperkte tijd afgezocht kan worden. Als er binnen een bepaalde tijd geen gastheren zijn gevonden, neemt de motivatie om te zoeken af en wordt een volgend blad onderzocht. Deze tijd is in het model de 'initial searching time' genoemd. Hetzelfde geldt voor het doorzoeken van een kairomoongebied.

De tijd die doorgebracht wordt per gastheerpatch is afhankelijk van een groot aantal factoren, die verband houden met de

grootte en kwaliteit van de gastheerpatch, ontmoetingen met ongeparasiteerde of reeds geparasiteerde gastheren, ervaringen voorafgaand aan binnentreding van de gastheerpatch etc. Het precieze effect van deze factoren op de zoektijd is nog erg onduidelijk.

De theorie dat de parasiet een vaste initiële zoektijd per blad doorbrengt, alvorens het blad te verlaten, wordt door de gedane experimenten niet eenduidig bevestigd, omdat de variatie in verblijfstijden groot was. Toch lijkt deze aanname een werkbare basis te vormen voor het model. De invloed van ervaringen voorafgaand aan de aankomst op het blad zijn niet bekend, maar kunnen wel degelijk een rol spelen.

Moeilijker wordt het om de 'giving-up-time' te bepalen, als er een ontmoeting met gastheren of gastheersporen heeft plaatsgevonden. Het is met name onduidelijk hoe de beschikbare zoektijd wordt beïnvloed door deze ontmoetingen. Een succesvolle ontmoeting met een gastheer kan de tijd die besteed wordt aan het doorzoeken van de rest van het blad vergroten. Andersom kan een ontmoeting met een geparasiteerde gastheer de wesp eerder doen besluiten het blad te verlaten. De verbanden tussen opgedane ervaringen en de 'giving-up-time' zijn niet bekend en berusten voornamelijk op bepaalde theorieën die trachten de verdeling van zoektijd over de verschillende gastheerpatches te verklaren. De in het model gebruikte relaties zijn dan ook slechts te beschouwen als een van de vele mogelijkheden die er zijn om het verband tussen (on)succesvolle ontmoetingen met gastheren en de 'giving-up-time' weer te geven.

Een andere relatie die nog onduidelijk is, is het verband tussen de grootte van het blad of kairomoongebied en de tijd die aan zoeken besteed wordt. Is de zoektijd evenredig met het oppervlakte van het zoekgebied of is er sprake van een maximale zoektijd, als de oppervlakte van het zoekgebied een bepaalde waarde overschrijdt?

Samenvattend blijkt dat het in eerste instantie belangrijk is, om het zoekgedrag van Trichogramma op de plant of op het blad goed te kunnen beschrijven, voordat het mogelijk wordt om dit

zoekgedrag te simuleren. Kennis over de rol van kairomonen bij dit zoekgedrag is een eerste vereiste om tot een juiste structuur van het model te kunnen komen. Als het zoekgedrag kwalitatief is beschreven, wordt het belangrijk om de factoren die invloed hebben op de zoekefficiëntie, kwantitatief weer te kunnen geven. Dit betreft dan met name de '(initial) giving-up-times', maar ook de invloed van bijvoorbeeld de eivoorraad op de aktiviteit en loopsnelheid en de invloed van eerder opgedane ervaringen op de verblijfstijden.

5.3 Verifikatie van het model

Zoals gebleken is uit hoofdstuk 4, vertoonden de resultaten van de experimenten een grote variatie. De gebruikte wespen hadden dezelfde voorgeschiedenis, maar varieerden desondanks in hun zoekmotivatie. De vraag is nu of deze variatie ook in het veld aanwezig is, of dat deze veroorzaakt wordt door de omstandigheden waaronder de proef is gedaan. De wespen werden welliswaar een half uur geïsoleerd alvorens ze voor de experimenten werden gebruikt, maar misschien dat de kweekmethode en de behandeling van de wespen daarna toch invloed heeft gehad op het gedrag van de wesp op het blad. Een tweede mogelijkheid is dat het gebruikte papieren modelblad voor de wesp te weinig overeenkomsten vertoonde met een echt koolblad en onvoldoende prikkels gaf om te gaan zoeken.

Bij de verwerking van de resultaten is getracht om de variatie terug te dringen door de wespen die niet 'gemotiveerd' waren, niet bij de verdere verwerking te betrekken. Welke wespen wel of niet gemotiveerd zijn om te zoeken, blijft echter moeilijk te bepalen. In dit experiment is getracht een objektieve indicator voor motivatie te vinden en is gemotiveerd zoeken gedefinieerd als minstens 60 s lopen op het blad. In werkelijkheid is de scheiding tussen gemotiveerde en ongemotiveerde wespen echter een subjektief begrip, niet alleen afhankelijk van de tijd die aan zoeken wordt besteed, maar ook afhankelijk van het zoekgedrag

van de wesp op het blad. Bij de verwerking van de gegevens is het echter eenvoudiger om met een objektieve indikator te werken, dan met een subjektief onderscheid tussen gemotiveerde en ongemotiveerde wespen.

Een tweede punt is dat bij de verwerking van de resultaten een observatie is gestopt, nadat de wesp 5 minuten op het blad had stilgezeten. Uit paragraaf 4.3 bleek dat een groot aantal observaties na overschrijding van dit criterium zijn gestopt, hetgeen in feite een kunstmatige beëindiging van de observatie betekent. Dit geeft wellicht een vertekend beeld van de werkelijke verblijfstijden op een blad. Het is niet duidelijk of deze lange rustpauzes te wijten zijn aan de opzet van het experiment of dat deze ook in het veld voorkomen.

Het model is stochastisch van opzet, waardoor de resultaten van het model, evenals die van de experimenten, een grote variatie vertonen. Er wordt namelijk een gemiddelde waarde genomen van wespen die niets op een blad vinden, en wespen die het eicluster vinden en de gastheren parasiteren. De verifikatie van het model wordt hierdoor bemoeilijkt, omdat de experimentele gegevens en de resultaten uit het model statistisch gezien bijna altijd identiek zijn. Door de grote variatie wordt het namelijk onmogelijk om een significant verschil aan te tonen tussen experimentele en modelresultaten en moet dus automatisch gekonkludeerd worden dat deze aan elkaar gelijk zijn. Dit wil echter nog niet zeggen dat de resultaten van het model de experimentele gegevens bevestigen.

Konkluderend blijken er aan de verifikatie van het gebruikte simulatiemodel nogal wat haken en ogen te zitten. Hooguit is het mogelijk om onderdelen van het model afzonderlijk te toetsen, zodat de variatie voor een groot deel teruggebracht wordt. In feite is er dan echter geen sprake meer van een toetsing van het model, maar van een betere kwantitatieve invulling van het zoeken en parasiteringsgedrag.

5.4 Mogelijkheden en beperkingen van het model

Zoals in hoofdstuk 3 is beschreven is er bij het begin van het onderzoek gekozen voor een benadering op individu-niveau, waarbij allereerst gewerkt is aan een model dat het zoekgedrag van Trichogramma op het blad beschrijft. Er is uitgegaan van de veronderstelling dat de structuur van het model voor elke Trichogramma-stam gelijk is en dat voor een onderlinge vergelijking alleen de input-variabelen per stam gevarieerd hoeven te worden, zoals de reactie op temperatuur en de gastheerselektie. Deze twee input-variabelen zijn tevens twee belangrijke selectiekriteria bij de evaluatie van Trichogramma-stammen.

In dit onderzoek is een begin gemaakt met een algemeen Trichogramma-zoekmodel. De aannames en onzekerheden die daarmee gepaard zijn gegaan, zijn in paragraaf 5.2 reeds besproken. In principe zou het vrij eenvoudig zijn om de invloed van de temperatuur op de parasiteringsactiviteit in het model te verwerken, evenals de mate waarin gastheren geaccepteerd dan wel verworpen worden. Dit is echter in dit stadium nog niet zinvol, omdat het algemene zoekmodel nog ter discussie staat. Bovendien zijn reactie op temperatuur en gastheerselektie niet de enige factoren waarop Trichogramma-stammen zich van elkaar kunnen onderscheiden. In het model hebben vooral de zoektijden op het blad een groot effect op de ontmoetingskans met gastheereieren en daarmee op de efficiëntie van de parasiet.

Het is zeer wel mogelijk dat verschillende Trichogramma-stammen in zoekstrategie van elkaar verschillen en dat de ene stam langer en intensiever bladeren afzoekt dan een andere stam. Gegevens over deze verschillende zoektijden zijn echter niet bekend, zodat het ook nog niet mogelijk is om Trichogramma-stammen op dit punt met elkaar te vergelijken.

In paragraaf 3.5 is reeds geopperd dat een uitbreiding van het model naar gewasniveau noodzakelijk is om de zoekefficiëntie van een bepaalde Trichogramma-stam te kunnen bepalen. In het huidige model zoekt de wesp op een blad waarop zich gastheereieren bevinden, en vertrekt als een bepaalde zoektijd is overschre-

den of als de eivoorraad uitgeput is. Hierdoor kan er wel een uitspraak worden gedaan over de zoekefficiëntie op een blad, maar niet over de zoekefficiëntie in een gewas. In een model op gewas-niveau zoekt de parasiet in een gewas en ontmoet een aantal koolbladeren, met of zonder gastheren, die gedurende kortere of langere tijd worden onderzocht. De gastheerdichtheid in het gewas kan hierbij variëren. Op deze manier kan nagegaan worden, hoe de parasiet haar tijd over verschillende gastheerpatches verdeelt en kan de parasiteringsefficiëntie worden berekend bij verschillende gastheerdichtheden. Als er tevens een uitspraak moet worden gedaan over de effectiviteit van een bepaalde Trichogramma-stam als biologische bestrijder, is niet alleen een uitbreiding naar gewasniveau noodzakelijk, maar zal de Trichogramma-populatie in zijn geheel moeten worden beschouwd.

Een ander punt is dat de Skellam-formule het zoekgedrag op een blad niet goed genoeg weergeeft. Een betere beschrijving van dit zoekgedrag is allereerst noodzakelijk, met name de invloed van de randen en nerven van het blad op het zoekgedrag en de precieze rol van kairomonen. In het model zullen deze invloeden eveneens moeten worden betrokken. Dit betekent een verdere detaillering van het model, waarbij niet meer met ontmoetingskansen gewerkt kan worden, maar waarbij het looppatroon van een individuele sluipwesp zal moeten worden weergegeven.

In feite is er voor een verbetering van het model zowel een uitbreiding nodig naar gewas en/of populatieniveau, als een verdere uitwerking van het individu-niveau. Deze twee mogelijkheden zijn eigenlijk strijdig met elkaar. Het is niet goed mogelijk om een gedetailleerd zoekmodel klakkeloos uit te breiden naar gewas en/of populatieniveau, vanwege een te hoge aanslag op de reken- en geheugencapaciteit van de computer. In een populatiemodel zal daarom altijd een versimpeling van het zoekgedrag op moeten treden, om de rekentijd binnen aanvaardbare grenzen te houden.

Een tweede probleem is dat de initiële zoektijden, die invloed hebben op de zoekefficiëntie en die per Trichogramma-stam kunnen verschillen, niet goed bekend zijn. Een onderlinge vergelijking van Trichogramma-stammen met behulp van het model, is

onmogelijk als deze initiële zoektijden niet van tevoren per Trichogramma-stam zijn bepaald. Dit betekent echter dat de laboratorium-experimenten verder uitgebreid moeten worden. Het is de vraag of het in dat geval nog steeds tijd bespaart als Trichogramma-stammen eerst met behulp van laboratorium-experimenten worden geëvalueerd, alvorens ze in het veld worden getest.

Samenvattend kom ik tot de volgende aanbevelingen:

1. Het zoekgedrag op een koolblad zal in het model nauwkeuriger beschreven moeten worden, waarbij de invloed van bladrand en nerf op dat zoekgedrag betrokken moet worden.
2. Het zoekgedrag van Trichogramma op de koolplant en in het gewas is nog slecht bekend. Met name de rol die kairomonen hierbij spelen vereist opheldering. Onderzoek naar dit zoekgedrag is belangrijk om tot een goede structuur van het simulatiemodel te komen.
3. Zodra het zoekgedrag op het blad beter is uitgewerkt, is uitbreiding van het model naar gewasniveau noodzakelijk om meer te kunnen zeggen van de efficiëntie van Trichogramma-stammen.
4. Als tenslotte het algemene zoekmodel naar bevrediging funktioneert, kunnen de andere variabelen, zoals temperatuur en gastheerselektie, in het model verwerkt worden.

LITERATUUR

- Alebeek, F.A.N. van, G.A. Pak, S.A. Hassan, J.C. van Lenteren (1986). Experimental releases of Trichogramma spp. against Lepidopteran pests in an cabbage field crop in the Netherlands in 1985. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent, 51/3a: 1017-1028.
- Altieri, M.A., W.J. Lewis, D.A. Nordlund, R.C. Gueldner, J.W. Todd (1981). Chemical interactions between plants and Trichogramma wasps in Georgia soybean fields. Protection Ecology, 3: 259-263.
- Barclay, H.J., J.S. Otvos, A.J. Thomson (1985). Models of periodic inundation of parasitoids for pest control. The Canadian Entomologist 117: 705-716.
- Beevers, M., W.J. Lewis, H.R. Gross, D.A. Nordlund (1981). Kairomones and their use for management of entomophagous insects. X. Laboratory studies on manipulation of host-finding behaviour of Trichogramma pretiosum Riley with a kairomone extracted from Heliothis zea (Boddie) moth scales. J. Chem. Ecol. 7: 635-648.
- Biever, K.D. (1972). Effect of temperatures on the rate of search by Trichogramma and its potential application in field releases. Environ. Entomol. 1: 194-197.
- Boldt, P.E. (1974). Temperature, humidity and host: effect on rate of search of Trichogramma evanescens and T. minutum auctt. (not Riley, 1871). Annals of the Entomol. Soc. of Am. 67: 706-708.
- Brand, A.M., M.J. van Dijken, M. Kole, J.C. van Lenteren (1984). Host-age and host-species selection of three strains of Trichogramma evanescens Westwood, an eggparasite of several Lepidopteran species. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent 49/3a: 839-847.
- Dijken, M.J. van, M. Kole, J.C. van Lenteren, A.M. Brand (1986). Host-preference studies with Trichogramma evanescens Westwood (Hym. Trichogrammatidae) for Mamestra brassicae, Pieris brassicae and P. rapae. J. Appl. Ent. 101: 64-85.
- Feltwell, J. (1982). Large white butterfly. The biology, biochemistry and physiology of Pieris brassicae (Linnaeus). Series Entomologica 18, Dr. W. Junk Publishers, Den Haag, 535 pp.
- Gardner, S.M., J.C. van Lenteren (1986). Characterisation of the arrestment responses of Trichogramma evanescens. Oecologia (Berlin) 68: 265-270.
- Gardner, S.M., M. Dissevelt, J.C. van Lenteren (1986). Behavioural adaptations in host finding by Trichogramma evanescens (Westwood): the influence of oviposition experience on response to host contact kairomones (submitted).
- Geuijen, I. (1988). Doctoraalverslag Entomologie/Theoretische Productie Ecologie.
- Goodenough, J.L., J.A. Witz (1985). Modeling augmentative releases of Trichogramma pretiosum. The Southw. Entomol. suppl. no. 8: 169-189.
- Hassell, M.P. (1982). Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments. Ecol. Entomol. 7: 365-377.
- Hassell, M.P., T.R.E. Southwood (1978). Foraging strategies of insects. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 75-98.

- Jones, R.L., W.J. Lewis, M. Beroza, B.A. Bierl, A.N. Sparks (1973). Host seeking stimulants (kairomones) for the egg parasite Trichogramma evanescens. *Environ. Entomol.* 2: 593-596.
- Jong, E.J. de, G.A. Pak (1984). Factors determining differential host egg recognition of two host species by different Trichogramma spp.. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent* 49/3a: 815-825.
- Keller, M.A., R.L. Rabb, W.J. Lewis, R.E. Stinner (1985). Biological and practical significance of movement by Trichogramma species: a review. *The Southwestern Entomologist* suppl. no 8: 138-155.
- Knipling, E.F., J.U. McGuire (1968). Population models to appraise the limitations and potentialities of Trichogramma in managing host insect populations. *USDA Techn. Bull. No. 1387*, 44 pp.
- Kot, J. (1979). Analysis of factors affecting the phytophage reduction by Trichogramma Westw. species. *Pol. Ecol. Stud.* 5: 5-59.
- Krebs, J.R. (1978). Optimal foraging: decision rules for predators. In: *Behavioural ecology* (J.R. Krebs & N.B. Davies, eds.). Blackwell, Oxford, 494 pp.
- Laing, J. (1937). Host finding by insects parasites. 1. Observations on the finding of hosts by Alysia manducator, Mormoniella vitripennis and Trichogramma evanescens. *J. Anim. Ecol.* 6: 298-317.
- Lenteren, J.C. van (1986). Evaluation, mass production, quality control and release of entomophagous insects. *Fortschritte der Zoologie*, Bd 32, Franz Biological and Health Protection, Fischer Verlag Stuttgart.
- Lewis, W.J., R.L. Jones, A.N. Sparks (1972). A host seeking stimulant for the egg parasite Trichogramma evanescens: Its source and a demonstration of its laboratory and field activity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65: 1087-1089.
- Morrison, G. (1986). "Searching time aggregation" and density dependent parasitism in a laboratory host-parasitoid interaction. *Oecologia* (Berlin) 68: 298-303.
- Morrison, G., W.J. Lewis (1981). The allocation of searching time by Trichogramma pretiosum in host-containing patches. *Ent. exp. & appl.* 30: 31-39.
- Morrison, G., D.R. Strong (1981). Spatial variations in egg density and the intensity of parasitism in an neotropical chrysomelid (Cephaloleia consanguinea). *Ecol. Entomol* 6: 55-61.
- Noldus, L.P.J.J., J.C. van Lenteren (1983). Kairomonal effects on searching for eggs of Pieris brassicae, Pieris rapae and Mamestra brassicae of the parasite Trichogramma evanescens. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent* 48/2: 183-194.
- Noldus, L.P.J.J., J.C. van Lenteren (1985). Kairomones for the egg parasite Trichogramma evanescens Westwood II. Effect of contact chemicals produced by two of its hosts, Pieris brassicae L. and Pieris rapae L.. *J. Chem. Ecol.* 11: 793-800.
- Nordlund, D.A. (1981). Semiochemicals: a review of terminology. In: *Semiochemicals, their role in pest control* (D.A. Nordlund, R.L. Jones & W.J. Lewis, eds.): 13-28. Wiley, New York.

- Pak, G.A., E.R. Oatman (1982). Comparative lifetable, behaviour and competition studies of Trichogramma brevicapilleum and T. pretiosum. Ent. exp. & appl. 32: 68-79.
- Pak, G.A., J.C. van Lenteren (1984). Selection of a candidate Trichogramma sp. strain for inundative releases against Lepidopterous pest of cabbage in the Netherlands. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent 49/3a: 827-837.
- Pak, G.A., I. van Halder, R. Lindeboom, J.J.G. Stroet (1985). Ovarian egg supply, female age and plant spacing as factors influencing searching activity in the egg parasite Trichogramma sp.. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent 50/2a: 369-378.
- Pak, G.A., T.G. van Heiningen (1985). Behavioural variations among strains of Trichogramma spp.: Adaptability to field-temperature conditions. Ent. exp. & appl. 38: 3-13.
- Pak, G.A., H.C.E.M. Buis, I.C.C. Heck, M.L.G. Hermans (1986). Behavioural variations among strains of Trichogramma spp.: Host-age selection. Ent. exp. & appl. 40: 247-258.
- Pyke, G.H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 523-575.
- Rogers, D. (1972). Random search and insect population models. J. Anim. Ecol. 41: 369-383.
- Sabelis, M.W. (1981). Biological control of two-spotted spider mites using phytoseiid predators, part 1. Agricultural Research Reports 910, Pudoc, Wageningen, 242 pp.
- Schaaf, D.A. van der, J.W.M. Kaskens, M. Kole, L.P.J.J. Noldus, G.A. Pak (1984). Experimental releases of two strains of Trichogramma spp. against Lepidopteran pests in a Brussels sprouts field crop in the Netherlands. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent 49/3: 803-813.
- Skellam, J.G. (1958). The mathematical foundations underlying line transects in animal ecology. Biometrics 14: 385-400.
- Smits, P.H. (1982). The influence of kairomones of Mamestra brassicae on the searching behaviour of Trichogramma evanescens. Les Trichogrammes, Antibes, Les Colloques de l'INRA 9: 139-150.
- Vinson, S.B. (1976). Host selection by insect parasitoids. Ann. Rev. Entomol. 21: 109-133.
- Waage, J.K. (1979). Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid Nemeritis canescens (Grav.). J. Anim. Ecol. 48: 353-371.
- Yano, E. (1978). A simulation model of searching behaviour of a parasite. Res. Popul. Ecol. 20: 105-122.

BIJLAGE 1 LISTING VAN HET PROGRAMMA

```

(*****)
(* Programma: TRICHOGRAMMA *)
(* Functie : Dit programma beschrijft het gedrag van een Tricho- *)
(*          gramma sluipwesp op een blad. De wesp zoekt op een *)
(*          blad gedurende een bepaalde tijd naar sporen van de *)
(*          gastheer (kairomonen). Deze tijd heet de Available- *)
(*          LeafSearchTime. *)
(*          Zodra zo'n kairomoongebied gevonden is zoekt de wesp *)
(*          binnen het kairomoongebied naar ei(clusters) *)
(*          gedurende een bepaalde tijd: de AvailableKair- *)
(*          SearchTime. Deze tijd wordt weer maximaal als er *)
(*          een succesvolle ontmoeting met een ongeparasiteerd ei *)
(*          heeft plaatsgevonden. *)
(*          Wanneer een ontmoeting met een ei(cluster) heeft *)
(*          plaatsgevonden, gaat de wesp de omgeving van het *)
(*          ei(cluster) doorzoeken gedurende een bepaalde tijd: *)
(*          de AvailableEggClusterSearchTime. *)
(*          De diverse 'rate of encounters' worden via de formule *)
(*          van Skellam berekend. *)
(*          De eivoorraad wordt ook betrokken bij de duur van de *)
(*          verblijfstijd. Als het maximum aantal eitjes is ge- *)
(*          legd besluit de wesp te vertrekken. *)
(*          Zodra er een ontmoeting met een ei plaatsvindt, wordt *)
(*          de random-generator in werking gezet om te bepalen of *)
(*          het ontmoette ei geparasiteerd dan wel ongeparasi- *)
(*          teerd is. *)
(*          Het programma wordt N keer doorlopen, om de resul- *)
(*          taten die met de randomgenerator bereikt zijn te mid- *)
(*          delen. Uiteindelijk wordt het gemiddelde en de stan- *)
(*          daardafwijking berekend. *)
(* Interface: De invoergegevens komen van een input-file, de *)
(*          resultaten worden geschreven naar een output-file. *)
(*          De dichtheid aan eieren wordt ingelezen via de ter- *)
(*          minal, evenals het aantal runs. *)
(* Auteur   : Joost Reus *)
(* Datum    : juni 1987 *)
(*****)
PROGRAM TRICHOGRAMMA (INPUT, OUTPUT, INFILE, OUTFILE);
CONST
    DiamPar          = 1.2;  (* Perceptie van de wesp in mm *)
    DiamEgg          = 0.61; (* Diameter van een ei in mm *)
    HandlingTParEgg   = 20;   (* Handling-time geparasiteerd ei *)
                        (* in sec *)
    HandlingTUnParEgg = 300;  (* Handling-time ongeparasiteerd ei *)
                        (* in sec. *)

    PI                = 3.1415927;
    E                  = 2.7182818;

TYPE
    STAT_AR           = ARRAY [1..15,1..2] OF REAL;

```

```

VAR
    STATISKAIR,          (* Array om de resultaten van de ver- *)
                        (* schillende runs in op te slaan *)
    STATISEGG,           (* Array om de resultaten van de ver- *)
                        (* schillende runs in op te slaan *)
    STATISALL : STAT_AR; (* Array om de resultaten van alle *)
                        (* runs in op te slaan *)

    (*****
    (* Variabelen die de toestand van het systeem beschrijven bij *)
    (* het begin van de simulatie en die gedurende de simulatie niet *)
    (* veranderen *)
    (*****

    LeafArea,            (* Oppervlakte blad *)
    DiamKair,            (* Diameter van het kairomoongebied *)
    NrKairSpots,         (* Aantal kairomoongebieden op het blad *)
    NrEggClusters,      (* Aantal ei-clusters in kairomoonplek *)
    NrEggs,              (* Aantal eieren in eicluster *)
    InitialNrParEggs,    (* Aantal reeds geparasiteerde eieren *)
                        (* in het kairomoongebied bij het begin *)
                        (* van de simulatie *)
    InitialEggSupply,    (* Beschikbare ei voorraad bij begin van *)
                        (* de simulatie *)
    NumberEggsPerHost,   (* Aantal eieren wat per gastheer ge- *)
                        (* legd wordt *)

    (*****
    (* Toestandsvariabelen die gedurende de simulatie van waarde *)
    (* kunnen veranderen *)
    (*****

    NrParEggs,           (* Aantal geparasiteerde eieren *)
    NrUnParEggs,         (* Aantal ongeparasiteerde eieren *)
    NrParEggEnc,         (* Aantal ontmoetingen met geparasi- *)
                        (* teerde eieren binnen kairomoonplek *)
    NrUnParEggEnc,       (* Aantal succesvolle ontmoetingen met *)
                        (* ongeparasiteerde eieren binnen *)
                        (* kairomoonplek *)
    EggSupply,           (* Beschikbare ei voorraad *)

    (*****
    (* De 'initial giving-up-times *)
    (*****

    InitialLeafSearchT,  (* Beschikbare zoektijd bij aankomst *)
                        (* op het blad *)
    StartKairSearchT,    (* Beschikbare zoektijd in kairomoon- *)
                        (* gebied bij begin van simulatie *)
    InitialEggClusterSearchT, (* Beschikbare zoektijd bij binnenkomst *)
                        (* van ei-gebied *)

```

```

(*****
(* Totale waarden van een aantal variabelen *)
(*****)

```

```

TotalUnParEggEnc,      (* Totaal aantal ontmoetingen met *)
                        (* ongeparasiteerde eieren *)
TotalParEggEnc,        (* Totaal aantal ontmoetingen met *)
                        (* geparasiteerde eieren *)
TotalKairEnc,          (* Totaal aantal ontmoetingen met *)
                        (* kairomoongebieden *)
TotalEggClusterEnc,    (* Totaal aantal ontmoetingen met *)
                        (* ei-clusters *)
TotalHandlingT,        (* Totale handling-time *)

```

```

(*****
(* Variabelen en tellers die voor de structuur van het programma *)
(* noodzakelijk zijn *)
(*****)

```

```

MinNrEggs,             (* Minimaal aantal eieren waar programma *)
                        (* mee moet rekenen *)
MaxNrEggs,             (* Maximaal aantal eieren waar programma *)
                        (* mee moet rekenen *)
NrKairSucces,          (* Aantal keren dat een kairomoonontmoe- *)
                        (* ting plaatsvindt en een ontmoeting *)
                        (* met een ongeparasiteerd ei *)
NrNoKairSucces,        (* Aantal keren dat een kairomoon- *)
                        (* ontmoeting plaatsvindt, zonder *)
                        (* dat er een ongeparasiteerd gastheerei *)
                        (* gevonden wordt *)
NrKairRuns,            (* Aantal runs dat er een ontmoeting *)
                        (* met een kairomoongebied heeft *)
                        (* plaatsgevonden *)
NrEggRuns,             (* Aantal runs dat er een *)
                        (* ontmoeting met een eicluster heeft *)
                        (* plaatsgevonden *)
X, Y, Z,               (* Getallen om de randomgenerator te *)
                        (* initieren *)
LE, KA, EC, ES,        (* Aantal keren dat LeafSearchT, *)
                        (* KairSearchT, EggClusterSearchT *)
                        (* resp. EggSupply beperkend *)
                        (* zijn bij beëindiging van N runs *)
DELT,                  (* Tijdstap waarmee het programma *)
                        (* rekent *)
I, J, N:               (* Tellers en aantal runs *)
                        INTEGER;

```

```

(*****
(* Variabelen die de toestand van het systeem beschrijven bij *)
(* het begin van de simulatie en die gedurende de simulatie niet *)
(* veranderen *)
(*****)

```

```

DiamEggCluster,        (* Diameter van de ei-cluster *)
KairSearchArea,        (* Oppervlakte kairomoonzoekgebied *)

```

```
(*****)
(* De beschikbare zoektijden, werkelijke zoektijden, 'rate of      *)
(* encounters' en de vindkansen                                     *)
(*****)
```

```
InitialKairSearchT,      (* Beschikbare zoektijd bij binnenkomst *)
                        (* van kairomoonplek                               *)
AvailLeafSearchT,       (* Beschikbare zoektijd op blad          *)
AvailEggClusterSearchT, (* Beschikbare zoektijd in ei-gebied     *)
AvailKairSearchT,       (* Beschikbare zoektijd in               *)
                        (* kairomoonplek                               *)
LeafSearchT,            (* Werkelijke zoektijd op blad           *)
KairSearchT,            (* Werkelijke zoektijd in kairomoonplek  *)
EggClusterSearchT,      (* Werkelijke zoektijd in eicluster-     *)
                        (* gebied                               *)
ActivityOnLeaf,         (* Aktiviteit op het blad                *)
ActivityInKair,         (* Aktiviteit in het kairomoengebied     *)
VelocityOnLeaf,         (* Loopsnelheid op het blad (mm/s)       *)
VelocityInKair,         (* Loopsnelheid in kairomoengebied (mm/s)*)
RateKairEnc,            (* Snelheid waarmee kairomoengebied     *)
                        (* ontdekt wordt                               *)
RateEggClusterEnc,      (* Snelheid waarmee eicluster            *)
                        (* ontdekt wordt                               *)
ProbabilityKairEnc,     (* Vindkans kairomoengebied              *)
ProbabilityEggClusterEnc,(* Vindkans eicluster                    *)
```

```
(*****)
(* De totale zoek- en verblijfstijden                               *)
(*****)
```

```
TotalLeafSearchT,      (* Totale zoektijd op het blad           *)
TotalKairSearchT,      (* Totale zoektijd binnen kairomoonplek  *)
TotalLeafT,            (* Totale tijd op het blad                *)
TotalKairT,            (* Totale tijd binnen kairomoonplek      *)
```

```
(*****)
(* Parasiteringspercentage en -snelheid na N runs                  *)
(*****)
```

```
PercentageParasitized, (* Parasiteringspercentage               *)
ParasitizingRate,      (* Parasiteringssnelheid                  *)
```

```
(*****)
(* Gemiddelden en varianties na bewerking van array STATIS        *)
(*****)
```

```
MEANKAIR,              (* Gemiddelde van aantal runs            *)
MEANEGG,               (* Gemiddelde van aantal runs            *)
MEANALL,               (* Gemiddelde van alle runs              *)
VARIANTIE_KAIR,        (* Variantie na aantal runs              *)
VARIANTIE_EGG,         (* Variantie na aantal runs              *)
VARIANTIEALL,          (* Variantie na alle runs                 *)
ST_DEV_KAIR,           (* Standaardafwijking na aantal runs     *)
ST_DEV_EGG,            (* Standaardafwijking na aantal runs     *)
```

```

ST_DEV_ALL,          (* Standaardafwijking na alle runs      *)

GETAL:               (* 'Random' getal                        *)
                    REAL;

INFILE, OUTFILE:     TEXT;

(*****
(* Functie   :  RANDOM                                         *)
(*           Deze functie geeft waarden die gelijk verdeeld   *)
(*           zijn tussen 0 en 1.                               *)
(* Interface: De random-generator wordt geïnitialiseerd door een *)
(*           getal afkomstig van het aanroepende programma.   *)
(* Oorsprong: Appl. Statist. (1982) vol. 31, no. 2.           *)
*****)
FUNCTION RANDOM (VAR IX, IY, IZ: INTEGER): REAL;
VAR
    CONCEPT_RANDOM: REAL;

BEGIN
    IX := 171 * (IX MOD 177) - 2 * (IX DIV 177);
    IY := 172 * (IY MOD 176) - 35 * (IY DIV 176);
    IZ := 170 * (IZ MOD 178) - 63 * (IZ DIV 178);

    IF IX < 0 THEN
        IX := IX + 30269;
    IF IY < 0 THEN
        IY := IY + 30307;
    IF IZ < 0 THEN
        IZ := IZ + 30323;

    CONCEPT_RANDOM := IX/30269.0 + IY/30307.0 + IZ/30323.0;

    WHILE CONCEPT_RANDOM > 1.0 DO
    BEGIN
        CONCEPT_RANDOM := CONCEPT_RANDOM - 1.0;
    END;

    RANDOM := CONCEPT_RANDOM;

END; (* FUNCTION *)

```

```

(*****)
(* Procedure: EGGPASITIZING *)
(* Deze procedure bepaalt of een ontmoet ei geparasi- *)
(* teerd dan wel ongeparasiteerd is *)
(*****)
PROCEDURE EGGPASITIZING;
  BEGIN
    (* Bepaal of het gevonden ei geparasiteerd dan wel *)
    (* ongeparasiteerd is *)

    GETAL := RANDOM (X, Y, Z);
    IF GETAL < NrUnParEggs/NrEggs THEN
      BEGIN
        (* Aantal ontmoetingen met ongeparasiteerde eieren *)
        (* neemt toe met 1 *)

        NrUnParEggEnc := NrUnParEggEnc + 1;
        TotalUnParEggEnc := TotalUnParEggEnc + 1;

        (* Aantal ongeparasiteerde eieren neemt af met 1, het *)
        (* aantal geparasiteerde eieren neemt toe met 1, de *)
        (* eivoorraad neemt af met een bepaalde hoeveelheid, *)
        (* afhankelijk van de gastheersoort *)

        NrUnParEggs := NrUnParEggs - 1;
        NrParEggs := NrParEggs + 1;
        EggSupply := EggSupply - NumberEggsPerHost;

        (* De totale 'handling-time' neemt toe *)

        TotalHandlingT := TotalHandlingT + HandlingTUnParEgg;

        (* De zoektijd in het eicluster wordt weer op 0 gesteld *)

        EggClusterSearchT := 0;
      END
    ELSE
      BEGIN
        (* Aantal ontmoetingen met geparasiteerde eieren neemt *)
        (* toe met 1 *)

        NrParEggEnc := NrParEggEnc + 1;
        TotalParEggEnc := TotalParEggEnc + 1;

        (* Het geparasiteerde ei wordt onderzocht *)

        TotalHandlingT := TotalHandlingT + HandlingTParEgg;
        EggClusterSearchT := EggClusterSearchT +
          HandlingTParEgg;
      END
    END;
  END; (* EGGPASITIZING *)

```

```

(*****)
(* H O O F D P R O G R A M M A *)
(*****)

BEGIN (* 1 *)
    (* Bepaal de dichtheden aan eieren waarmee het programma moet *)
    (* rekenen *)

    WRITELN (OUTPUT, 'Wat is de minimale hoeveelheid eieren?');
    READ (INPUT, MinNrEggs);
    WRITELN (OUTPUT, 'Wat is de maximale hoeveelheid eieren?');
    READ (INPUT, MaxNrEggs);
    NrEggs := MinNrEggs;
    WRITELN (OUTPUT, 'Hoeveel runs moet het programma doorlopen?');
    READ (INPUT, N);

    (* Zolang de maximale dichtheid niet overschreden wordt begint *)
    (* het programma te rekenen *)

    WHILE NrEggs <= MaxNrEggs DO
    BEGIN (* 2 *)
        (* Lees de waarde van de verschillende variabelen in van de *)
        (* input-file *)

        OPEN (INFILE, 'DATA.DAT', OLD);
        RESET (INFILE);
        READLN (INFILE, InitialLeafSearchT);
        READLN (INFILE, StartKairSearchT);
        READLN (INFILE, InitialEggClusterSearchT);
        READLN (INFILE, NrKairSpots);
        READLN (INFILE, NrEggClusters);
        READLN (INFILE, LeafArea);
        READLN (INFILE, DiamKair);
        READLN (INFILE, InitialNrParEggs);
        READLN (INFILE, InitialEggSupply);
        READLN (INFILE, NumberEggsPerHost);
        READLN (INFILE, DELT);
        CLOSE (INFILE);

        (* Initieer de random-generator *)

        X := 2316; (* Dit is het zaad *)
        Y := 4836; (* om de randomgenerator *)
        Z := 10248; (* te initieren *)

        (* Initieer de statistische arrays STATISKAIR, STATISEGG *)
        (* en STATISALL. *)
        FOR I := 1 TO 15 DO
            FOR J := 1 TO 2 DO
                BEGIN
                    STATISKAIR [I,J] := 0.0;
                    STATISEGG [I,J] := 0.0;
                    STATISALL [I,J] := 0.0;
                END;
            END;
        END;
    END;
END;

```

```

(* Initieer de variabelen LE, KA, EC, ES, NrKairRuns, NrEggRuns *)

LE := 0;
KA := 0;
EC := 0;
ES := 0;
NrKairRuns := 0;
NrEggRuns := 0;

FOR I := 1 TO N DO
BEGIN (* 3 *)
    (* Initieer de variabelen die voor elke run weer opnieuw *)
    (* geïnitieerd moeten worden *)

    LeafSearchT := 0;
    KairSearchT := 0;
    EggClusterSearchT := 0;
    NrParEggEnc := 0;
    NrUnParEggEnc := 0;
    TotalUnParEggEnc := 0;
    TotalParEggEnc := 0;
    TotalHandlingT := 0;
    TotalKairEnc := 0;
    TotalEggClusterEnc := 0;
    TotalLeafSearchT := 0;
    TotalKairSearchT := 0;
    TotalLeafT := 0;
    TotalKairT := 0;
    InitialKairSearchT := StartKairSearchT;
    EggSupply := InitialEggSupply;
    NrParEggs := InitialNrParEggs;
    NrUnParEggs := NrEggs - InitialNrParEggs;
    NrNoKairSucces := 0;
    NrKairSucces := 0;

    (* Bepaal de oppervlakte van de eicluster. *)
    DiamEggCluster := (NrEggs**0.55) * DiamEgg;

    (* Bepaal het kairomoon-zoek-gebied *)
    KairSearchArea := PI/4 * (DiamKair + 10)**2;

    (* Wesp begint met zoeken op het blad zolang de zoektijd klein- *)
    (* er is dan de beschikbare zoektijd en de eivoorraad groter is *)
    (* dan 0. *)

    AvailLeafSearchT := InitialLeafSearchT;

    WHILE (LeafSearchT < AvailLeafSearchT) AND (EggSupply > 0) DO
    BEGIN (* 4 *)

        (* Bepaal de snelheid waarmee een kairomoongebied gevonden *)
        (* wordt *)

        ActivityOnLeaf := 0.2 * EggSupply/InitialEggSupply + 0.75;
        VelocityOnLeaf := 1.5 * EggSupply/InitialEggSupply + 1.50;

```

```

RateKairEnc := (DiamPar + DiamKair) * VelocityOnLeaf *
                ActivityOnLeaf * NrKairSpots/LeafArea;

LeafSearchT := LeafSearchT + DELT;
TotalLeafSearchT := TotalLeafSearchT + DELT;

ProbabilityKairEnc := 1 - (1 - RateKairEnc) ** DELT;

GETAL := RANDOM (X, Y, Z);

(* Als een kairomoongebied gevonden wordt binnen de 'Available-*)
(* LeafSearchTime' dan begint het onderzoek van het kairomoon- *)
(* gebied en de direkte omgeving daarvan, zoniet dan verlaat *)
(* de wesp het blad. *)

IF GETAL <= ProbabilityKairEnc THEN
BEGIN (* 5 *)

    (* Het totaal aantal ontmoetingen met kairomoongebieden wordt *)
    (* met 1 verhoogd *)

    TotalKairEnc := TotalKairEnc + 1;

    (* De KairSearchT is 0 bij binnenkomst van het kairomoon- *)
    (* gebied, evenals het aantal ontmoetingen met geparasiteerde *)
    (* en ongeparasiteerde gastheren *)
    (* De LeafSearchT wordt weer op 0 gesteld *)

    KairSearchT := 0;
    NrUnParEggEnc := 0;
    NrParEggEnc := 0;
    LeafSearchT := 0;

    (* Wesp begint met zoeken binnen de kairomoonplek zolang de *)
    (* zoektijd kleiner is dan de beschikbare zoektijd en de ei- *)
    (* voorraad groter is dan 0. *)

    AvailKairSearchT := InitialKairSearchT;

    WHILE (KairSearchT < AvailKairSearchT) AND (EggSupply > 0) DO
    BEGIN (* 6 *)

        (* Bepaal de snelheid waarmee een eicluster gevonden wordt. *)

        ActivityInKair := 0.20 * EggSupply/InitialEggSupply + 0.45;
        VelocityInKair := 0.75 * EggSupply/InitialEggSupply + 0.75;

        RateEggClusterEnc := (DiamPar + DiamEggCluster) *
                                VelocityInKair * ActivityInKair *
                                NrEggClusters/KairSearchArea;

        KairSearchT := KairSearchT + DELT;
        TotalKairSearchT := TotalKairSearchT + DELT;

```

```

ProbabilityEggClusterEnc :=
    1 - (1 - RateEggClusterEnc) ** DELT;

GETAL := RANDOM (X, Y, Z);

(* Als een eicluster ontdekt wordt binnen de 'Available- *)
(* KairSearchTime' dan begint het onderzoek van het ei en *)
(* de direkte omgeving van het ei, zoniet dan verlaat de *)
(* wesp het kairomoongebied *)

IF GETAL <= ProbabilityEggClusterEnc THEN
BEGIN (* 7 *)

    (* Het totaal aantal ontmoetingen met eiclusters wordt *)
    (* met 1 verhoogd *)

    TotalEggClusterEnc := TotalEggClusterEnc + 1;

    (* De EggClusterSearchTime is 0 bij binnenkomst van het *)
    (* eicluster; de KairSearchT wordt weer 0 gesteld *)

    EggClusterSearchT := 0;
    KairSearchT := 0;
    AvailEggClusterSearchT := InitialEggClusterSearchT;

    WHILE (EggClusterSearchT < AvailEggClusterSearchT) AND
        (EggSupply > 0) DO
    BEGIN (* 8 *)

        (* De wesp zoekt in het eigebied naar ongeparasi- *)
        (* teerde gastheereieren gedurende de AvailableEgg- *)
        (* ClusterTime. Aangenomen wordt dat de eieren zo *)
        (* dicht bij elkaar liggen dat de tijd tussen twee *)
        (* ei-ontmoetingen 0 is *)

        EGGPASITIZING; (* procedure wordt aangeroepen *)

        AvailEggClusterSearchT := InitialEggClusterSearchT *
            EXP(-0.2 * NrParEggEnc) *
            LN(E + NrUnParEggEnc);

    END; (* WHILE *) (* 8 *)

    (* De AvailKairSearchT wordt bij het verlaten van het ei- *)
    (* cluster bijgesteld, afhankelijk van het aantal ontmoe- *)
    (* tingen met geparasiteerde en ongeparasiteerde eieren *)

    AvailKairSearchT := InitialKairSearchT *
        EXP(-0.2 * NrParEggEnc) *
        LN(E + NrUnParEggEnc);

END (* 7 *)
ELSE

```

```

BEGIN (* 7 *)

    (* De wesp vindt geen eicluster in het kairomoongebied *)

    END; (* IF - ELSE *) (* 7 *)
END; (* WHILE *) (* 6 *)

(* Bij het verlaten van het kairomoongebied wordt gekeken of *)
(* de ontmoeting succesvol is geweest en aan de hand daarvan *)
(* worden de AvailLeafSearchT en de InitialLeafSearchT bij- *)
(* gesteld *)

IF NrUnParEggEnc >= 1 THEN
    NrKairSucces := NrKairSucces + 1
ELSE
    NrNoKairSucces := NrNoKairSucces + 1;

    InitialKairSearchT := StartKairSearchT *
        EXP(-0.2 * NrNoKairSucces) *
        LN(E + (0.5 * NrKairSucces));

    AvailLeafSearchT := InitialLeafSearchT *
        EXP(-0.2 * NrNoKairSucces) *
        LN(E + (0.5 * NrKairSucces));

END (* 5 *)
ELSE
BEGIN (* 5 *)

    (* De wesp vindt geen kairomoon op het blad *)

    END; (* IF-ELSE *) (* 5 *)

END; (* WHILE *) (* 4 *)

(* Reken de totale verblijfstijd in de kairomoonplek uit. *)

TotalKairT := TotalKairSearchT + TotalHandlingT;

(* Reken de totale verblijfstijd op het blad uit *)

TotalLeafT := TotalLeafSearchT + TotalKairT;

(* Reken het parasiteringspercentage en de *)
(* parasiteringssnelheid uit (* 1000) *)

IF NrEggs > 0 THEN
    PercentageParasitized := (NrParEggs - InitialNrParEggs)/NrEggs
        * 100
ELSE
    PercentageParasitized := 0;

ParasitizingRate := (NrParEggs - InitialNrParEggs)/TotalLeafT
    * 1000;

```

```

(* Als er een ontmoeting met een kairomoongebied heeft *)
(* plaatsgevonden worden de gegevens opgeslagen in de array *)
(* STATISKAIR *)

```

```

IF (TotalKairEnc > 0) THEN
BEGIN

```

```

    NrKairRuns := NrKairRuns + 1;

```

```

    (* Verwerk de resultaten van deze run in de array *)
    (* STATISKAIR *)
    STATISKAIR [1,1] := STATISKAIR [1,1] + TotalLeafT;
    STATISKAIR [1,2] := STATISKAIR [1,2] + SQR(TotalLeafT);
    STATISKAIR [2,1] := STATISKAIR [2,1] + TotalLeafSearchT;
    STATISKAIR [2,2] := STATISKAIR [2,2] + SQR(TotalLeafSearchT);
    STATISKAIR [3,1] := STATISKAIR [3,1] + TotalKairT;
    STATISKAIR [3,2] := STATISKAIR [3,2] + SQR(TotalKairT);
    STATISKAIR [4,1] := STATISKAIR [4,1] + TotalKairSearchT;
    STATISKAIR [4,2] := STATISKAIR [4,2] + SQR(TotalKairSearchT);
    STATISKAIR [6,1] := STATISKAIR [6,1] + TotalHandlingT;
    STATISKAIR [6,2] := STATISKAIR [6,2] + SQR(TotalHandlingT);
    STATISKAIR [7,1] := STATISKAIR [7,1] + TotalKairEnc;
    STATISKAIR [7,2] := STATISKAIR [7,2] + SQR(TotalKairEnc);
    STATISKAIR [8,1] := STATISKAIR [8,1] + TotalEggClusterEnc;
    STATISKAIR [8,2] := STATISKAIR [8,2] + SQR(TotalEggClusterEnc);
    STATISKAIR [9,1] := STATISKAIR [9,1] + TotalUnParEggEnc;
    STATISKAIR [9,2] := STATISKAIR [9,2] + SQR(TotalUnParEggEnc);
    STATISKAIR [10,1] := STATISKAIR [10,1] + TotalParEggEnc;
    STATISKAIR [10,2] := STATISKAIR [10,2] + SQR(TotalParEggEnc);
    STATISKAIR [11,1] := STATISKAIR [11,1] + NrParEggs;
    STATISKAIR [11,2] := STATISKAIR [11,2] + SQR(NrParEggs);
    STATISKAIR [12,1] := STATISKAIR [12,1] + NrUnParEggs;
    STATISKAIR [12,2] := STATISKAIR [12,2] + SQR(NrUnParEggs);
    STATISKAIR [13,1] := STATISKAIR [13,1] + EggSupply;
    STATISKAIR [13,2] := STATISKAIR [13,2] + SQR(EggSupply);
    STATISKAIR [14,1] := STATISKAIR [14,1] + PercentageParasitized;
    STATISKAIR [14,2] := STATISKAIR [14,2] + SQR(PercentageParasitized);
    STATISKAIR [15,1] := STATISKAIR [15,1] + ParasitizingRate;
    STATISKAIR [15,2] := STATISKAIR [15,2] + SQR(ParasitizingRate);

```

```

END;

```

```

(* Als er een ontmoeting met een eicluster heeft *)
(* plaatsgevonden worden de gegevens opgeslagen in de array *)
(* STATISEGG *)

```

```

IF TotalEggClusterEnc > 0 THEN
BEGIN

```

```

    NrEggRuns := NrEggRuns + 1;

```

```

(* Verwerk de resultaten van deze run in de array STATISEGG *)
STATISEGG [1,1] := STATISEGG [1,1] + TotalLeafT;
STATISEGG [1,2] := STATISEGG [1,2] + SQR(TotalLeafT);
STATISEGG [2,1] := STATISEGG [2,1] + TotalLeafSearchT;
STATISEGG [2,2] := STATISEGG [2,2] + SQR(TotalLeafSearchT);
STATISEGG [3,1] := STATISEGG [3,1] + TotalKairT;
STATISEGG [3,2] := STATISEGG [3,2] + SQR(TotalKairT);
STATISEGG [4,1] := STATISEGG [4,1] + TotalKairSearchT;
STATISEGG [4,2] := STATISEGG [4,2] + SQR(TotalKairSearchT);
STATISEGG [6,1] := STATISEGG [6,1] + TotalHandlingT;
STATISEGG [6,2] := STATISEGG [6,2] + SQR(TotalHandlingT);
STATISEGG [7,1] := STATISEGG [7,1] + TotalKairEnc;
STATISEGG [7,2] := STATISEGG [7,2] + SQR(TotalKairEnc);
STATISEGG [8,1] := STATISEGG [8,1] + TotalEggClusterEnc;
STATISEGG [8,2] := STATISEGG [8,2] + SQR(TotalEggClusterEnc);
STATISEGG [9,1] := STATISEGG [9,1] + TotalUnParEggEnc;
STATISEGG [9,2] := STATISEGG [9,2] + SQR(TotalUnParEggEnc);
STATISEGG [10,1] := STATISEGG [10,1] + TotalParEggEnc;
STATISEGG [10,2] := STATISEGG [10,2] + SQR(TotalParEggEnc);
STATISEGG [11,1] := STATISEGG [11,1] + NrParEggs;
STATISEGG [11,2] := STATISEGG [11,2] + SQR(NrParEggs);
STATISEGG [12,1] := STATISEGG [12,1] + NrUnParEggs;
STATISEGG [12,2] := STATISEGG [12,2] + SQR(NrUnParEggs);
STATISEGG [13,1] := STATISEGG [13,1] + EggSupply;
STATISEGG [13,2] := STATISEGG [13,2] + SQR(EggSupply);
STATISEGG [14,1] := STATISEGG [14,1] + PercentageParasitized;
STATISEGG [14,2] := STATISEGG [14,2] + SQR(PercentageParasitized);
STATISEGG [15,1] := STATISEGG [15,1] + ParasitizingRate;
STATISEGG [15,2] := STATISEGG [15,2] + SQR(ParasitizingRate);

```

END;

```

(* Verwerk alle resultaten in de array STATISALL *)

STATISALL [1,1] := STATISALL [1,1] + TotalLeafT;
STATISALL [1,2] := STATISALL [1,2] + SQR(TotalLeafT);
STATISALL [2,1] := STATISALL [2,1] + TotalLeafSearchT;
STATISALL [2,2] := STATISALL [2,2] + SQR(TotalLeafSearchT);
STATISALL [3,1] := STATISALL [3,1] + TotalKairT;
STATISALL [3,2] := STATISALL [3,2] + SQR(TotalKairT);
STATISALL [4,1] := STATISALL [4,1] + TotalKairSearchT;
STATISALL [4,2] := STATISALL [4,2] + SQR(TotalKairSearchT);
STATISALL [6,1] := STATISALL [6,1] + TotalHandlingT;
STATISALL [6,2] := STATISALL [6,2] + SQR(TotalHandlingT);
STATISALL [7,1] := STATISALL [7,1] + TotalKairEnc;
STATISALL [7,2] := STATISALL [7,2] + SQR(TotalKairEnc);
STATISALL [8,1] := STATISALL [8,1] + TotalEggClusterEnc;
STATISALL [8,2] := STATISALL [8,2] + SQR(TotalEggClusterEnc);
STATISALL [9,1] := STATISALL [9,1] + TotalUnParEggEnc;
STATISALL [9,2] := STATISALL [9,2] + SQR(TotalUnParEggEnc);
STATISALL [10,1] := STATISALL [10,1] + TotalParEggEnc;
STATISALL [10,2] := STATISALL [10,2] + SQR(TotalParEggEnc);
STATISALL [11,1] := STATISALL [11,1] + NrParEggs;
STATISALL [11,2] := STATISALL [11,2] + SQR(NrParEggs);
STATISALL [12,1] := STATISALL [12,1] + NrUnParEggs;

```

```

    STATISALL [12,2] := STATISALL [12,2] + SQR(NrUnParEggs);
    STATISALL [13,1] := STATISALL [13,1] + EggSupply;
    STATISALL [13,2] := STATISALL [13,2] + SQR(EggSupply);
    STATISALL [14,1] := STATISALL [14,1] + PercentageParasitized;
    STATISALL [14,2] := STATISALL [14,2] + SQR(PercentageParasitized);
    STATISALL [15,1] := STATISALL [15,1] + ParasitizingRate;
    STATISALL [15,2] := STATISALL [15,2] + SQR(ParasitizingRate);

    IF LeafSearchT >= AvailLeafSearchT THEN LE := LE + 1;
    IF KairSearchT >= AvailKairSearchT THEN KA := KA + 1;
    IF EggClusterSearchT >= AvailEggClusterSearchT THEN EC := EC + 1;
    IF EggSupply <= 0 THEN ES := ES + 1;

END; (* FOR *) (* 3 *)

(* Schrijf de waarden van de verschillende variabelen naar de *)
(* output-file. *)

OPEN (OUTFILE, 'RES.DAT', NEW);
REWRITE (OUTFILE);
WRITE (OUTFILE, ' ');
WRITE (OUTFILE, ' MEANEGG SD.EGG MEANKAIR ');
WRITE (OUTFILE, 'SD.KAIR MEANALL SD.ALL');
FOR I := 1 TO 15 DO
BEGIN
    CASE I OF
        1: WRITE (OUTFILE, 'Totale verblijfstijd blad in sec. ');
        2: WRITE (OUTFILE, 'Zoektijd blad in sec. ');
        3: WRITE (OUTFILE, 'Totale verblijfstijd in kairomoonplek in sec. ');
        4: WRITE (OUTFILE, 'Zoektijd in kairomoonplek in sec. ');
        5: WRITE (OUTFILE, '!!!!!!!!!!!!!!VERVALLEN!!!!!!!!!!!!!! ');
        6: WRITE (OUTFILE, 'Totale handling-time in sec. ');
        7: WRITE (OUTFILE, 'Totaal aantal ontmoetingen met kairomoon ');
        8: WRITE (OUTFILE, 'Totaal aantal ontmoetingen met ei-clusters ');
        9: WRITE (OUTFILE, 'Totaal aantal ontmoetingen met ongepar. eieren');
        10: WRITE (OUTFILE, 'Totaal aantal ontmoetingen met gepar. eieren ');
        11: WRITE (OUTFILE, 'Aantal geparasiteerde eieren ');
        12: WRITE (OUTFILE, 'Aantal ongeparasiteerde eieren ');
        13: WRITE (OUTFILE, 'De eivoorraad is gelijk aan ');
        14: WRITE (OUTFILE, 'Het parasiteringspercentage is ');
        15: WRITE (OUTFILE, 'De parasiteringssnelheid is (* 1000) ');
    END; (* CASE *)

CASE NrKairRuns OF
    0: BEGIN
        MEANKAIR := 0;
        ST_DEV_KAIR := 0;
        END;

    1: BEGIN
        MEANKAIR := STATISALL [I,1];
        ST_DEV_KAIR := 0;
        END;

```

```

    OTHERWISE
        MEANKAIR := STATISKAIR [I,1]/NrKairRuns;
        VARIANTIE_KAIR := (STATISKAIR [I,2] - NrKairRuns * SQR(MEANKAIR))/
                                (NrKairRuns-1);
        IF VARIANTIE_KAIR < 0.0 THEN VARIANTIE_KAIR := 0.0;
        ST_DEV_KAIR := SQR( VARIANTIE_KAIR);
END; (* CASE *)

CASE NrEggRuns OF
    0: BEGIN
        MEANEGG := 0;
        ST_DEV_EGG := 0;
    END;

    1: BEGIN
        MEANEGG := STATISEGG [I,1];
        ST_DEV_EGG := 0;
    END;

    OTHERWISE
        MEANEGG := STATISEGG [I,1]/NrEggRuns;
        VARIANTIE_EGG := (STATISEGG [I,2] - NrEggRuns * SQR(MEANEGG) )/
                                (NrEggRuns-1);
        IF VARIANTIE_EGG < 0.0 THEN VARIANTIE_EGG := 0.0;
        ST_DEV_EGG := SQR(VARIANTIE_EGG);
END; (* CASE *)

MEANALL := STATISALL [I,1]/N;
VARIANTIEALL := (STATISALL [I,2] - N * SQR(MEANALL) )/(N-1);
IF VARIANTIEALL < 0.0 THEN VARIANTIEALL := 0.0;
ST_DEV_ALL := SQR(VARIANTIEALL);

WRITELN (OUTFILE, MEANEGG:10:2, ST_DEV_EGG:10:2, MEANKAIR:10:2,
        ST_DEV_KAIR:10:2, MEANALL:10:2, ST_DEV_ALL:10:2);
END; (* FOR *)

WRITELN (OUTFILE, ' ');
IF NrEggRuns > 0 THEN
    BEGIN
        WRITELN (OUTFILE, 'De totale zoektijd is                :',
            ((STATISEGG [2,1] + STATISEGG [4,1] + STATISEGG [5,1])/
            NrEggRuns):10:2, ' ',
            ((STATISKAIR [2,1] + STATISKAIR [4,1] + STATISKAIR [5,1])/
            NrKairRuns):10:2, ' ',
            ((STATISALL [2,1] + STATISALL [4,1] + STATISALL [5,1])/N):10:2);
    END;
WRITELN (OUTFILE, ' ');
WRITE (OUTFILE, 'De Leaf Searching Time was ', LE:3, ' keer de');
WRITELN (OUTFILE, ' beperkende faktor');
WRITE (OUTFILE, 'De Kairomone Searching Time was ', KA:3, ' keer de');
WRITELN (OUTFILE, ' beperkende faktor');
WRITE (OUTFILE, 'De Eggcluster Searching Time was ', EC:3, ' keer');
WRITELN (OUTFILE, ' de beperkende faktor');
WRITELN (OUTFILE, 'De EggSupply was ', ES:3, ' keer de beperkende faktor');
WRITELN (OUTFILE, ' ');

```

```

WRITE (OUTFILE, 'Aantal keer dat er geen kairomoongebied werd gevonden: ');
WRITELN (OUTFILE, (N-NrKairRuns):3);
WRITE (OUTFILE, 'Aantal keer dat er geen eicluster werd gevonden      : ');
WRITELN (OUTFILE, (N-NrEggRuns):3);
CLOSE (OUTFILE);

(* Vermeerder dichtheid van de eieren met vijf en laat het      *)
(* programma nogmaals lopen                                     *)
NrEggs := NrEggs + 5;

END; (* WHILE *) (* 2 *)

END. (* PROGRAM *)

```