

LANDPISSEBEDDEN VAN DE OOIJPOLDER: DEEL I. VERSPREIDING (CRUSTACEA: ISOPODA: ONISCIDEA)

Hay Wijnhoven

Landpissebedden staan, na jaren van schromelijke veronachtzaming, weer meer in de belangstelling. Door de activiteiten van de EIS-werkgroep Terrestrische Isopoda zijn vanaf 1990 veel faunistische gegevens verzameld die hebben geleid tot betere inzichten in de verspreiding van de inheemse soorten. Onlangs verscheen ook een determinatietabel, waarmee de Nederlandse soorten eenvoudig op naam gebracht kunnen worden. In totaal zijn er nu 30 soorten uit ons land bekend, exclusief zeven soorten die uitsluitend in plantenkassen voorkomen.

Van 1991 tot 1998 heeft de auteur de Ooijpolder, ten oosten van Nijmegen onderzocht op het voorkomen van landpissebedden. De gedetailleerde schaal waarop dat gedaan is (hokken van 100 x 100 meter) mag uniek worden genoemd. In totaal werden 1464 hectarehokken onderzocht, meer dan een kwart van het totale onderzoeksgebied. Per monsterpunt werden biotoopkenmerken gestandaardiseerd genoteerd. Hierdoor wordt zichtbaar dat elke soort specifieke eisen stelt aan haar leefgebied.

In dit eerste deel wordt van elk van de 17 gevonden soorten de verspreiding, biotoop, biologie en ecologie behandeld. Het tweede deel van dit artikel wordt in een volgend nummer van de Nederlandse Faunistische Mededelingen gepubliceerd. Daarin worden de gegevens in hun samenhang besproken.

INLEIDING

Over de verspreiding van landpissebedden in Nederland is veel nog onbekend. De publicatie van Holthuis (1956) geeft een gedegen referentiekader en uit dit werk wordt hier dan ook met regelmaat dankbaar geput. De laatste jaren is een hernieuwde belangstelling voor landpissebedden ontstaan. In 1990 werd de EIS-werkgroep opgericht, die veel nieuwe gegevens heeft verzameld. Er zijn diverse nieuwe soorten voor ons land gevonden en sommige soorten blijken veel algemener dan werd aangenomen. Andere blijken veel zeldzamer dan gedacht. Deze informatie is samengevat in een voorlopige atlas (Berg 1996). De getoonde verspreidingskaarten maken echter ook duidelijk dat er nog veel werk te doen valt. Recentelijk verscheen een geheel vernieuwde determinatietabel waarmee alle Nederlandse, en enkele te verwachten, soorten op naam kunnen worden gebracht (Berg & Wijnhoven 1997).

Hopelijk zal deze publicatie meer mensen enthousiast maken voor deze interessante dieren en een bijdrage leveren aan het in kaart brengen van de Nederlandse pissebedden.

In dit artikel worden de resultaten gepresenteerd van een gedetailleerd onderzoek naar het voorkomen van landpissebedden in de Ooijpolder (in de volksmond ook wel kortweg 'de Ooij' genoemd), ten oosten van Nijmegen. Voor aanvang van dit onderzoek waren van dit gebied slechts enkele waarnemingen bekend, van algemene soorten *Porcellio scaber*, *Philoscia muscorum*, *Oniscus asellus* en *Armadillidium vulgare*. De eerste doelstelling van dit onderzoek is geweest te achterhalen welke landpissebedden in het onderzoeksgebied voorkomen en hoe zij over het gebied verdeeld zijn. Er is daarom als inventarisatie-eenheid gekozen voor de relatief kleine schaal van een hectare (100 x 100m) om uitspraken te kunnen over de biotoopeisen.



Figuur 1

Dit uitzicht geeft een doorsnede van het onderzoeksgebied van zuid naar noord: de beboste hellingen van de stuwwal, het komkleigebied en de polder. Foto Hay Wijnhoven.

Figure 1

This panoramic view shows a cross-section of the monitored area directed north: the wooded slopes of the lateral moraine, the grasslands on heavy clay soils and the polder. Photo Hay Wijnhoven.

Om dezelfde redenen is het te onderzoeken terrein zodanig afgebakend dat er heel verschillende landschapstypen in aaneensluiten: uiterwaarden, binnendijkse poldergebieden en een deel van de Nijmeegse heuvelrug. De gevonden verspreidingspatronen zijn gerelateerd aan bodemtype en hoogteligging, en in verband gebracht met bodemgebruik, waterhuishouding en vegetatie. Daarnaast is gemeend te moeten inspelen op vragen die direct uit de veldwaarnemingen voortvloeiden, door middel van aanvullende waarnemingen en literatuurstudie. Het gaat om een breed scala aan onderwerpen, onder meer broedbiologie, epidemiologie, parasitisme, morfologie, migratie, fenologie, groei en ontwikkeling. Veel van deze gegevens worden in het tweede deel van dit artikel opgenomen.

De nadruk ligt op soorten waarover weinig bekend is (met name *Hyloniscus riparius*, waarvan de vondsten van 1991 in de Ooij de eerste voor Nederland in het vrije veld waren, en de kleine bodembewoners *Trichoniscoides helveticus* en *Haplophthalmus mengii*), terwijl ik de vrijheid genomen heb om aan goed bestudeerde soorten minder aandacht te schenken. Sommige van de verzamelde gegevens worden elders gepubliceerd en zijn hier alleen samenvattend behandeld.

ONDERZOEKSGBIED

Ligging

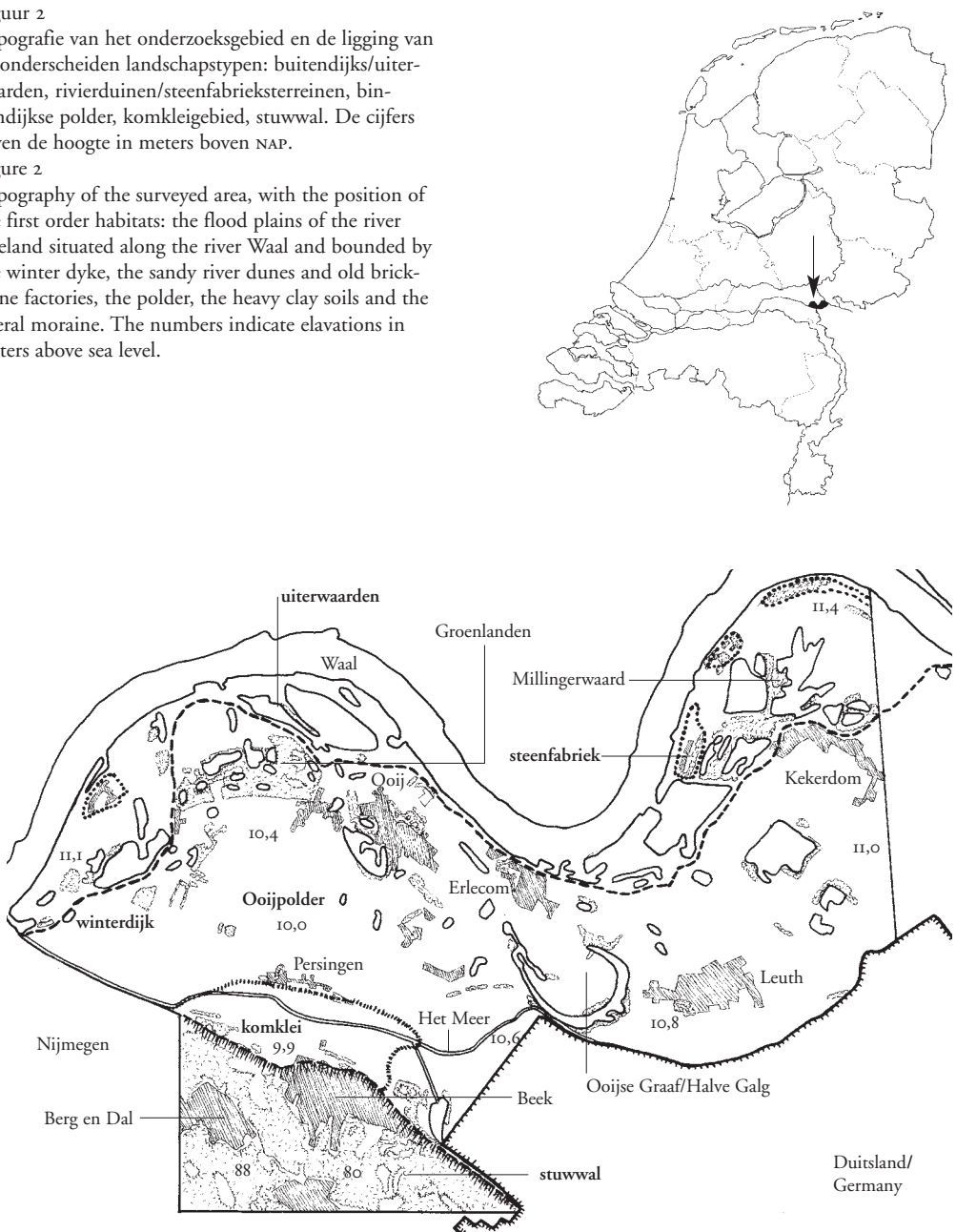
Het geïnventariseerde gebied ligt ten oosten van Nijmegen in de provincie Gelderland (fig. 1). Vanaf de brug bij Nijmegen oostwaarts gaande

Figuur 2

Topografie van het onderzoeksgebied en de ligging van de onderscheiden landschapstypen: buitendijks/uitervwaarden, rivierduinen/steenfabrieksterreinen, binnendijkse polder, komkleigebied, stuwwal. De cijfers geven de hoogte in meters boven NAP.

Figure 2

Topography of the surveyed area, with the position of the first order habitats: the flood plains of the river foreland situated along the river Waal and bounded by the winter dyke, the sandy river dunes and old brickstone factories, the polder, the heavy clay soils and the lateral moraine. The numbers indicate elevations in meters above sea level.





Figuur 3
Een uitzicht naar het noordwesten vanaf het komkleigebied. Op de achtergrond verheft zich de stuwwal.
Foto Hay Wijnhoven.

Figure 3
A view directed north-west showing the heavy clay grasslands. In the background the lateral moraine rises up. Photo Hay Wijnhoven.

vormt de zuidoever van de Waal de noordgrens van het onderzochte gebied. In het oosten wordt het afgebakend door de y -coördinaat KC95 (UTM), in het zuiden achtereenvolgens door de Nederlands-Duitse grens, de x -coördinaat 45, de y -coördinaat G700 en de provinciale weg N325 Nijmegen-Kleve (fig. 2).

Aldus liggen drie 100x100-kmhokken in het omsloten gebied: FT, GT en KC; de laatste twee worden op deze breedtegraad afgesneden door de centrale 6° meridiaan en zijn hier ieder slechts ongeveer 6,5 kilometer breed.

Landschap

In het onderzochte gebied liggen drie landschapstypen (fig. 2, 3):

– De uiterwaarden van de Waal

Dit buitendijkse landschap bestaat vooral uit grasland, enkele populierenaanplanten, zachte oobossen (met voornamelijk wilg) en drie hoger gelegen steenfabrieken die niet meer in bedrijf zijn. De bodem is samengesteld uit zand en lichte tot vrij zware kalkrijke klei. Door inundatie en kwel is dit een voor landpissebedden dynamisch milieu.

– Het binnendijkse landschap

Dit betreft gras- en bouwlanden op voornamelijk kalkrijke lichte tot zware jonge rivierkleigronden, met kilometers bermen, greppels en afwateringsloten, met bossen, wallen, hagen en plassen, boerderijen en kleine dorpskernen (Ooij, Persingen, Erlecom, Kekerdom en Leuth). Tussen het dorpje Persingen en de stuwwal liggen de zwaarste komkleigronden. Deze zijn kalkarm en slecht ontwaterd. Door het hele gebied loopt een breed afwateringskanaal 'Het Meer' dat het polderwater via het Hollands/Duits gemaal loost in de Waal.

– De stuwwal

Deze verheft zich tot ongeveer 75 meter boven de Ooijpolder en bestaat hoofdzakelijk uit lemige, grofzandige, zandige en grindhoudende glaciale en eolische afzettingen, met loof-, naald- en gemengd bos, van droog tot nat, vooral kalkarm en matig voedselarm. Op de stuwwal liggen de dorpen Berg en Dal, Ubbergen en Beek en veel verspreide bebouwing.

Een klein gebied in het westen behoort tot de gemeente Nijmegen, het oostelijk grondgebied hoort bij de gemeente Millingen aan de Rijn; het overgrote deel van het onderzoeksgebied valt onder de gemeente Beek-Ubbergen.

Voor een beschrijving van dit bekende gebied (ontstaan, geschiedenis, bodemgebruik, natuurwaarden) wordt hier verwezen naar het prachtige boek 'De Ooij' (Bullinga & Offermans 1993).

1991		1995	
juli	10, 12, 15, 24, 26, 27	januari	17, 26
augustus	9, 14, 31	februari	26
september	27	maart	-
oktober	-	april	1, 8, 14
november	-	mei	13, 28, 30
december	-	juni	10, 20, 27
1992		juli	10, 16
januari	16, 28	augustus	31
februari	7, 9, 20, 28	september	2, 9, 15, 23, 28
maart	2, 6, 18, 26	oktober	4, 31
april	10	november	12, 28
mei	-	december	19, 23
juni	-	1996	
juli	-	januari	9, 13, 20
augustus	20	februari	25
september	-	maart	17, 24
oktober	-	april	13
november	-	mei	21, 26
december	24	juni	13, 28
1993		juli	6, 14, 18, 19, 21, 25, 26, 28
januari	-	augustus	24
februari	-	september	15, 21, 28
maart	9, 17, 20, 26, 28	oktober	3, 6, 7, 12
april	1, 3, 5, 8, 17, 23	november	1, 10
mei	8, 12, 22, 29	december	20
juni	17, 21	1997	
juli	6, 12	januari	-
augustus	16, 20, 21, 24, 26	februari	6, 8, 14
september	5, 6, 18, 26, 28	maart	1, 15, 21, 29
oktober	8, 16	april	8, 19
november	6	mei	24
december	3, 12, 19, 28	juni	29
1994		juli	4, 12, 14, 19
januari	4, 9, 14, 29	augustus	8, 12, 15, 16, 23, 27
februari	11, 18, 27	september	6, 25
maart	18, 26, 31	oktober	11, 12
april	16, 22, 24	november	8, 22, 28
mei	23, 28	december	1, 6, 26
juni	4, 11, 15, 18	1998	
juli	2, 7, 23, 30	januari	2, 18, 30
augustus	5, 15, 25, 27	februari	8, 14
september	4, 11, 18, 26	maart	20, 26
oktober	10, 16, 22, 29	april	2
november	5, 12, 19, 26, 28		
december	4		

Tabel 1
 Overzicht van inventarisatiedata.
 Table 1
 List of recording days.

Landschapstype

1. Bu = buitendijks, uiterwaarden
2. Du = rivierduinen, drie steenfabrieksterreinen
3. Bi = binnendijkse polder
4. Ko = komkleigebied
5. St = stuwwal

Biotopen

1. Dij = winterdijk, vloedmerken
2. Cul = cultuur: boerderijen, huizen en tuinen
3. Dui = duikers, bruggen, tunnels
4. Ber = bermen, akkers, open terreinen, graslanden
5. Gre = greppels
6. Slo = sloot- en kanaalkanten, oevers
7. Rui = ruigten, rietkragen, hagen
8. Bos = bossen

First order habitats (types of landscape)

1. River foreland, bounded by a winterdyke
2. River dunes in river foreland with three old brick-stone factories
3. The Ooijpolder, drained sandy to heavy river clays
4. Very heavy, ill-drained clay soils
5. Lateral moraine

Second order habitats

1. Winterdyke, flood patch (only for first order habitat nr. 3)
2. Domestic, buildings, gardens, farms, urban
3. Bridges, ditch cuttings, tunnels
4. Roadside verges, waste ground, arable fields, grasslands
5. Dry ditches
6. Water edges of ponds, wet ditches, canals
7. Shrubs, hedges
8. Woodland

Tabel 2

Lijst van onderscheiden landschapstypen en biotopen.

Table 2

List of first and second order habitats.

MATERIAAL EN METHODEN

Werkwijze

Het gebied is per fiets bezocht. De inventarisatie is uitgevoerd op basis van 100x100-meterhokken (hectarehokken) van het internationale UTM-coördinatensysteem (van Nieukerken 1991; UTM-grid volgens de Europese vereffening ED 50). Met behulp van een topografische kaart (schaal 1:50.000) is het kilometerhok bepaald. Een transparant overlegvel is gebruikt om de ligging van het hectarehok te bepalen.

Per hectarehok zijn drie tot acht plekken bekeken op de aanwezigheid van pissebedden, afhankelijk van de heterogeniteit van het landschap binnen het hectarehok. Sommige hokken zijn vaker bezocht. De inventarisatiedagen zijn over alle maanden van het jaar verdeeld. In totaal is het gebied 198 keer bezocht, tussen juli 1991 en mei

1998 (tabel 1). In de beginperiode zijn kleine aantallen landpissebedden verzameld om de verschillende soorten van deze diergroep te leren kennen. Vanaf januari 1993 is een begin gemaakt met de eigenlijke inventarisatie, waarbij de eerdere waarnemingen alsnog verwerkt zijn. Aan elk hectarehok is op formulieren een codering toegekend voor het karakteriseren van het biotoop. Er werden vijf landschapstypen, met daarbinnen acht biotopen, onderscheiden (tabel 2).

Zichtwaarnemingen

Alle vangsten en waarnemingen zijn met de hand verricht door, gewapend met een troffel, strooisel en bodem (tot ± 15 cm diepte) na te zoeken. Deze eenvoudige inventarisatiemethode blijkt voor landpissebedden zeer geschikt. Men kan zoeken

onder stenen, stukken hout en ander dood organisch materiaal, achter schors, aan de voet van bomen, tussen mos en graswortelmatten, in bladstrooisel, en ook onder afval, zoals plastic of papier. Om het leefgebied van de dieren niet te veel te verstoren, werd steeds het grootste deel van de microbiotopen -vooral schors- ongemoeid gelaten en stenen en hout werden op de oorspronkelijke plek teruggelegd.

Kleine groepjes *Armadillidium vulgare* en *Philoscia muscorum* zitten vaak niet ónder een steen of stuk beton maar langs de randen ervan. Veel soorten blijven, als ze aan daglicht worden blootgesteld een tijdje stil zitten alvorens een ander plekje op te zoeken. Het kan daarom nuttig zijn om bijvoorbeeld een groot stuk hout verscheidene keren rustig helemaal na te zien. Kleine soorten worden makkelijk over het hoofd gezien als men de ogen niet de tijd gunt zich op hun nietige formaat in te stellen.

De kleine bodembewonende soorten zijn goed te vinden door met een troffel, een stevig plamuurmes of een tuinschopje een kluit aarde uit te steken of om te keren. Ook door kluiten met de hand open te breken worden de poriën en holtes waar deze dieren zich ophouden blootgelegd. Met een penseeltje kunnen de kwetsbare diertjes verzameld worden. De rijkste vindplaatsen zijn rulle bodemstructuren en de aarde ónder organisch materiaal.

Bij zichtwaarnemingen bestaat het moeilijk te vermijden risico selectief te werk te gaan. Van *Hyloniscus riparius* bijvoorbeeld zijn naar verhouding veel vrouwtjes verzameld. Dit komt deels doordat deze zich, vanwege het grotere formaat, beter van *Trichoniscus pusillus* laten onderscheiden dan mannetjes.

Een soort wordt, met de hand, eerder en vaker gevangen naarmate zij 1) in hogere dichtheden voorkomt, 2) beter zichtbaar en 3) beter bereikbaar is. De zichtbaarheid is niet alleen afhankelijk van het formaat van het dier. Zo kan een opgerolde *Armadillidium vulgare* gemakkelijk over het hoofd gezien worden in een kluit klei of tussen droog gras, terwijl de witte *Haplophthalmus mengii* scherp afsteekt tegen een humusrijke,

donkere ondergrond. Bij de soortbespreking van *H. mengii* blijkt dat de bereikbaarheid c.q. de diepte waarop de dieren in de grond zitten, percentages van sekseratio en de relatieve aantallen vrouwtjes met broed aanzienlijk beïnvloeden kan.

Het is 's zomers eenvoudiger een steen om te keren dan in grond onder een dichte graszode te zoeken. Hierdoor is bijvoorbeeld *Hyloniscus riparius* op bepaalde plaatsen langs kanaal Het Meer gemist. Bij een bezoek in maart werd de soort er wel gevonden. Wanneer op zicht geïnventariseerd wordt leert men de soorten onder veldomstandigheden goed kennen, zodat het ter identificatie verzamelen van dieren na verloop van tijd tot een minimum beperkt kan blijven. Zelfs de kleinste soorten, als *Metatrachoniscoides leydigii* en *Trichoniscus pygmaeus*, zijn betrouwbaar te herkennen met het blote oog, zeker met een goede loep.

Als men toch dieren verzamelen wil, bijvoorbeeld om absolute zekerheid te krijgen omtrent hun identiteit, is het goed om hiervoor uit een populatie enkele gemiddeld kleinere en slankere exemplaren te kiezen. De kans is groot dat dit mannetjes zijn. Grotere soorten kunnen levend, op het oog of met hulp van een loep, goed worden gesekst en gedetermineerd (Berg & Wijnhoven 1997).

Volledigheid van het onderzoek

Niet elk hectarehok binnen het betreffende gebied is bezocht. In de loop van het onderzoek is op de volgende manier het moment bepaald waarop de inventarisatie als voldoende representatief kon worden beschouwd. Wanneer in bepaalde kilometerhokken in het binnendijkse polderlandschap vijf hectarehokken op de bovenbeschreven wijze waren onderzocht bleken gemiddeld rond de zes soorten te worden waargenomen, bij tien ha/km² acht tot negen soorten, bij 15 ha/km² negen tot tien en bij 20 en meer ha/km² gemiddeld ongeveer tien soorten. Omwille van een redelijke spreiding van de waarnemingen over het gebied is gekozen voor een indeling in kwart-kilometerhokken; voor ieder kwart-kilometerhok is dan een minimum van zes te onderzoeken hectarehokken gehanteerd zodat van elk kilometerhok

Natuurmuseum in Nijmegen is eveneens een referentiecollectie ter beschikking gesteld. Voor het vervaardigen van enkele figuren is een lichtmicroscop met tekenspiegel gebruikt (Reichert 40/100/400). Er zijn maar een paar permanente preparaten vervaardigd, de meeste figuren zijn getekend naar ongekleurde, tijdelijke preparaten in water.

Administratie

Op formulieren (fig. 5) zijn de volgende gegevens in het veld genoteerd: datum, plaats, hectare-coördinaten (UTM), soortnaam van waargenomen en eventueel van verzamelde (en later gedetermineerde) dieren, nummer verzamelpotje (leg.nr.), sekse (facultatief), landschapstype, biotoop, opmerkingen (kleurvormen, iridovirusinfecties, weersomstandigheden, en dergelijke).

Van ieder bezoek zijn dagboek aantekeningen bijgehouden. De formuliergegevens zijn in een database in dBase opgenomen en verder geanalyseerd met het programma Faunist 2.3g (van Veen 1999).

SOORTENLIJST

In het onderzoeksgebied zijn 17 soorten landpissebedden gevonden, behorende tot acht families (nomenclatuur volgens Harding & Sutton 1985, Berg 1997, Melchers et al. 1998):

Orde Isopoda

Onderorde Oniscidea

Familie Ligiidae

Ligidium hypnorum (Cuvier, 1792)

– buispissebed

Familie Trichoniscidae

Haplophthalmus danicus Budde-Lund, 1880

– veenribbel

Haplophthalmus mengii (Zaddach, 1844)

– kleiribbel

Hyloniscus riparius (Koch, 1838)

– oeverpissebed

Metatrichoniscoides leydigii (Weber, 1880)

– blindpissebedje

Trichoniscoides helveticus (Carl, 1908)

– rivierkleipissebedje

Trichoniscoides albidus (Budde-Lund, 1880)

– wijnroodpissebedje

Trichoniscus pusillus pusillus Brandt, 1833*

– paars drieoogje

Trichoniscus pygmaeus Sars, 1898

– wit drieoogje

Familie Oniscidae

Oniscus asellus Linnaeus, 1758

– kelderpissebed

Familie Philosciidae

Philoscia muscorum (Scopoli, 1763)

– mospissebed

Familie Platyarthridae

Platyarthrus hoffmannseggii Brandt, 1833

– mierenpissebed

Familie Armadillidiidae

Armadillidium vulgare (Latreille, 1802)

– gewone oprolpissebed

Familie Porcellionidae

Porcellio scaber Latreille, 1804

– ruwe pissebed

Porcellio spinicornis Say, 1818

– zwartkoppissebed

Porcellionides pruinosus (Brandt, 1833)

– berijpte pissebed

Familie Trachelipodidae

Trachelipus rathkii (Brandt, 1833)

– kleipissebed

* Wanneer in dit artikel *Trichoniscus pusillus* wordt genoemd betreft het steeds de ondersoort *Trichoniscus pusillus pusillus*.

LIJST VAN GEBRUIKTE TERMEN

In figuur 6 wordt een aantal belangrijke lichaams-onderdelen van pissebedden geïllustreerd. In de onderstaande lijst worden de gebruikte vaktermen toegelicht.

antenneflagel = top van de antenne, afhankelijk van de soort bestaande uit twee tot meer dan tien leden; een belangrijk determinatiekenmerk.

basaal = aan de basis gelegen.

basis = eerste pootsegment.

carpus = vierde pootsegment.

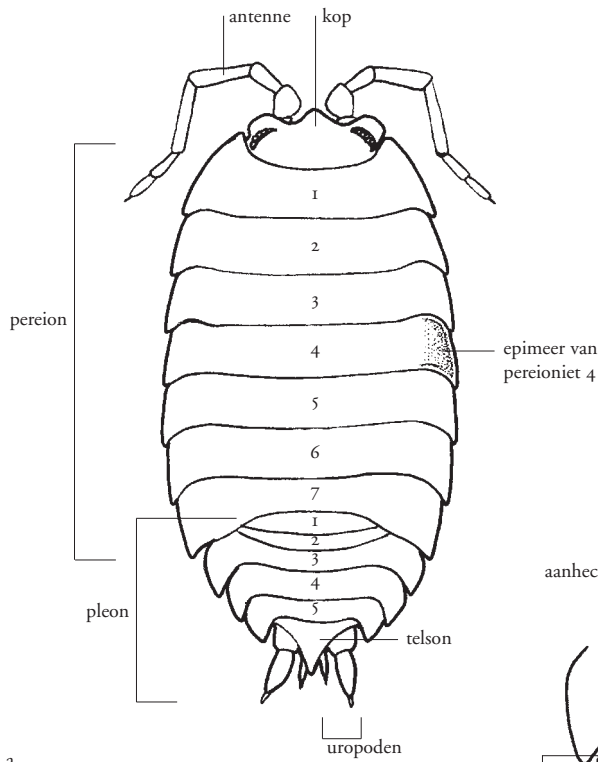
chromatofoor = pigmentdragende celgroep.

Figuur 5
Voorbeeld van een ingevuld inventarisatieformulier.
Figure 5
An example of a filled in recording form.

nummer	aan	manca	dag	soort	caelgint	m	v	va	j	o	v	va	x	UTM	x	y	gebiedplaats	litor	IFI code	top	onder	boven	
01	ZV	//	19	H R / DA	3	0	1	2						67	0	0502	duinval/grasveld	duin					
02				T A / F V													in bke. bij muurze						
03				T A / F V																			
04				T A / F V																			
05				T A / F V																			
06				T A / F V																			
07				H T / E N / G C																			
08				T R / A - H																			
09				L R / Y F N																			
10				P S / C A B																			
11				P S / C A B																			
12				T R / U S L																			
13				T M / E L U	2	0	1	3															
14				T A / O S I																			
15				L M / Y F N																			
16				R M / U S C																			
17				O A / S E L																			
18				O A / S E L																			
19				P S / C A B																			
20				L H / Y F N																			
21				T R / U S L																			
22				P R / U S C																			
23				H R / I DA																			
24				P M / U S C																			
25				P M / U S C																			
26				P M / U S C																			
27				O A / S E L																			
28				P S / C A B																			
29				H M / E N G	3	0	2	1															
30				T R / U S L																			

distaal = aan de top gelegen.
 dorsaal = aan de rugzijde gelegen.
 endopodiet = binnenste tak van de uropoden, kieuwplaten of mannelijke geslachtsorganen.
 epimeer = zijdelings uitstekende hoek van een lichaamssegment.
 exopodiet = buitenste tak van de uropoden, kieuwplaten of mannelijke geslachtsorganen.
 hepatopancreas = een orgaan waarin een groot deel van de stofwisseling plaatsvindt, bestaande uit vier lobben die tegen het darmkanaal liggen.
 ischium = tweede pootsegment.
 manca (meervoud mancas) = pas geboren juveniel vóór de eerste vervelling.
 marsipium = broedbuidel.
 merus = derde pootsegment.
 monogenie = een verschijnsel waarbij de vrouwtjes nakomelingen produceren die of alleen uit vrouwtjes of alleen uit mannetjes bestaan.
 oobos = (ooi = doorwaadbare plaats) in dit artikel wordt alleen het zogenaamde zachthout oobos bedoeld dat vooral uit wilg (*Salix*) bestaat.
 oöstiegiet = broedplaat. De vrouwtjes vormen vier dakvormig over elkaar gelegen paren van broedplaten aan de buikzijde. In de ontstane holte, die met een waterige vloeistof is gevuld, worden de eieren afgezet. De broedplaten ontspringen aan de bases van het tweede tot en met het vijfde poot-

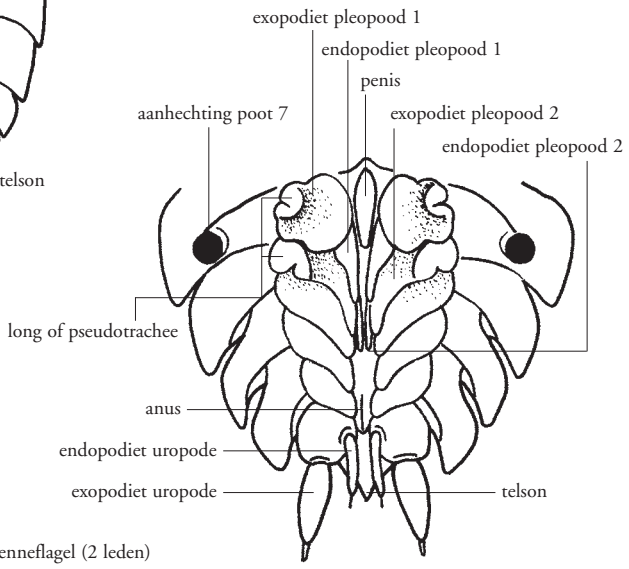
paar. Voor de vorming van de oöstiegieten zijn twee vervellingen nodig. Na de eerste vervelling zijn de broedplaten aangelegd, die dan als kleine knoppen aan de pootbases ontspringen. Tijdens de tweede vervelling worden de broedplaten 'ontvouwen' (zie fig. 37).
 pereion = lichaam tussen kop en pleon, bestaande uit de segmenten een tot en met zeven.
 pereioniet = lichaamssegment van het pereion.
 pereiopood = poot. Landpissebedden hebben zeven paar poten. Bij veel soorten bezitten de mannetjes speciale aanpassingen aan het laatste, zevende pootpaar, waarmee tijdens de paring het vrouwtje in de juiste positie kan worden vastgehouden.
 pleon = achterlijf, bestaande uit vijf segmenten, het telson en de uropoden.
 pleoniet = achterlijfssegment, bij landpissebedden vijf waarvan de eerste twee meestal klein en smal.
 pleopood = buikplaten van het pleon; bevatten de ademhalingsorganen; bij de mannetjes zijn de eerste twee paren omgevormd tot uitwendige geslachtsorganen; belangrijke systematische kenmerken.
 propodus = vijfde pootsegment.
 sekseratio = geslachtsverhouding, het aantal mannetjes gedeeld door het totaal aantal dieren vermenigvuldigd met 100.



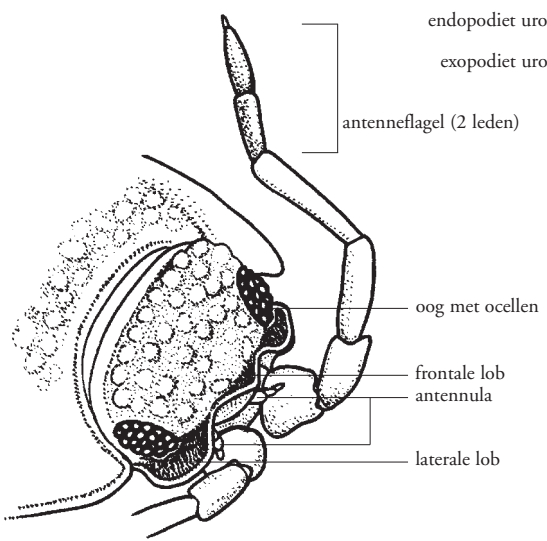
a

Figuur 6
Porcellio scaber, mannetje.
 a. dorsaal aanzicht, b. ventraal aanzicht van het zevende perceoniet en het pleon, c. kop.

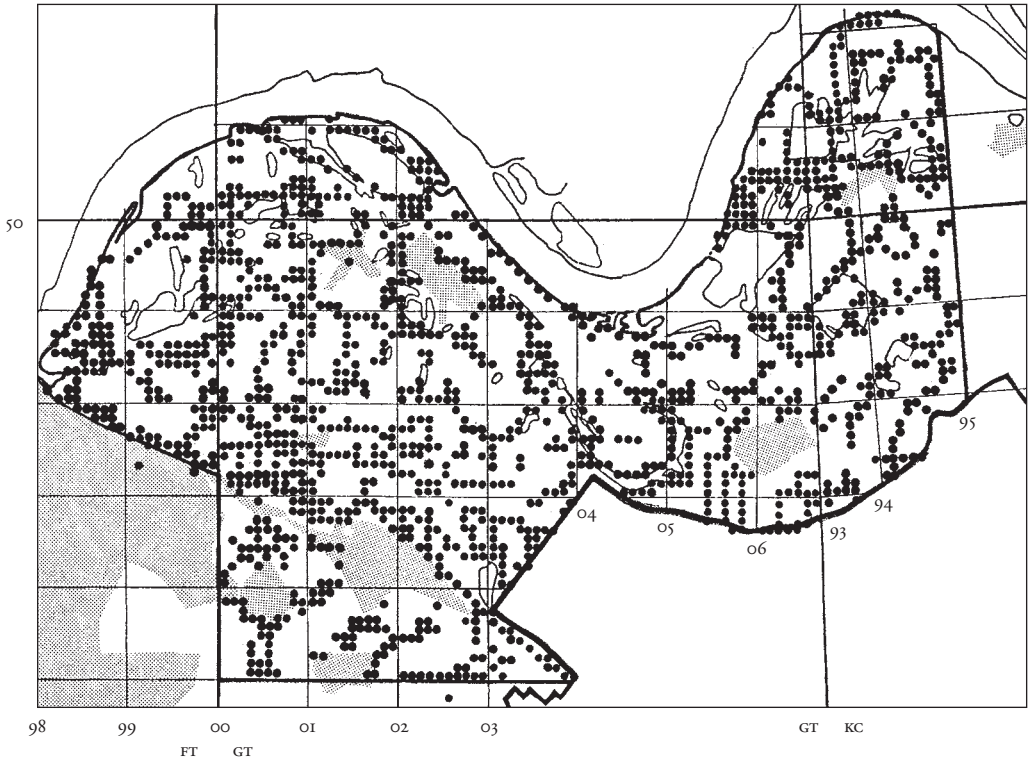
Figure 6
Porcellio scaber, male.
 a. dorsal view of whole animal, b. ventral view of seventh pereonite and pleon, c. head.



b

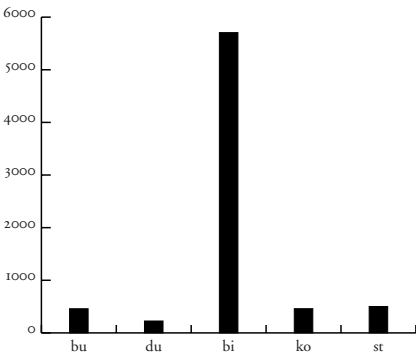


c



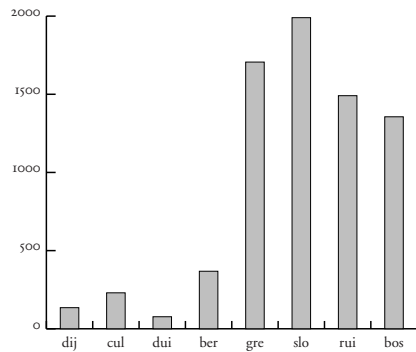
Figuur 7
Kaart met het totale aantal geïnventariseerde hectarehokken.

Figure 7
Map showing all the sampling sites, each dot representing one hectare.



Figuur 8
Totale aantal waarnemingen per landschapstype. Uitleg afkortingen zie tabel 2.

Figure 8
First order habitats with total number of records.
Explanation abbreviations see table 2.



Figuur 9
Totale aantal waarnemingen per biotooptype. Uitleg afkortingen zie tabel 2.

Figure 9
Second order habitats with total number of records.
Explanation abbreviations see table 2.

sterniet = buikplaat.

telson = laatste, meestal ongeveer driehoekige, segment van het achterlijf.

tergiet = rugplaat.

uropode = 'staartjes' aan het achterlijf, bestaande uit een protopodiet waarop een endopodiet en een exopodiet staan ingeplant.

ventraal = aan de buikzijde gelegen.

BESPREKING VAN DE SOORTEN

Aan het begin van elke soortbespreking worden de belangrijkste kenmerken genoemd aan de hand waarvan de betreffende soort in het veld onderscheiden kan worden. Soms wordt dieper ingegaan op determinatiekenmerken, met name wanneer het nieuwe of niet eerder gepubliceerde gegevens betreft.

In het kort wordt aangegeven wat bekend is over de verspreiding van de besproken soort in Nederland. Naast literatuurgegevens zijn zeer recente, meest ongepubliceerde waarnemingen verwerkt, afkomstig van M. Berg (coördinator EIS-werkgroep Terrestrische Isopoda). In enkele gevallen betreft het eigen waarnemingen buiten het onderzoeksgebied. Indien voor het Nederlandse gebied slechts een beperkte hoeveelheid biotoopinformatie beschikbaar was, zijn literatuurgegevens genoemd uit de ons omringende landen, met name Denemarken (Meinertz 1950a), Duitsland (Gruner 1966), Groot-Brittannië en Ierland (Harding & Sutton 1985) en Frankrijk (Vandel 1960, 1962). Dan volgen een verspreidingskaart, een analyse en discussie van de waarnemingen uit de Ooijpolder (fig. 7, 8, 9). De landschaps- en biotoopdiagrammen behoeven enige toelichting. De staafjes geven steeds weer hoe vaak de soort percentageel in het betreffende landschap/biotoop is aangetroffen. De getallen boven de staafjes geven het absolute aantal keer dat de soort in dit landschap/biotoop is gevonden. In een aantal gevallen wordt verwezen naar paragrafen van deel 2 van dit artikel. Plantennamen zijn gespeld volgens Van der Meijden (1996).

Ligidium hypnorum – buispissebed

Veld- en determinatiekenmerken

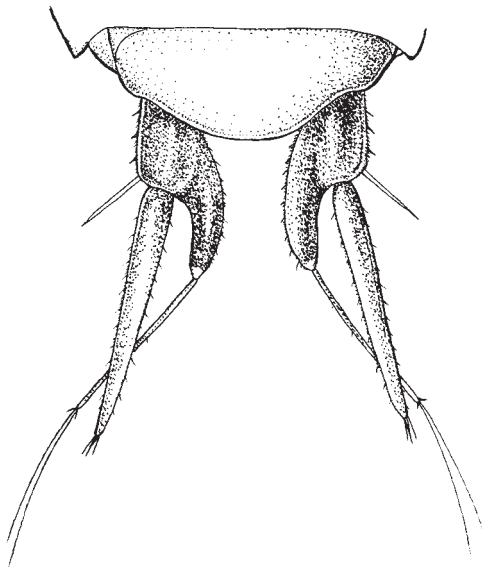
Ligidium hypnorum is goed herkenbaar in het veld. Typerend zijn de lange uropoden, waarvan de exo- en endopodiet vaak gekruist omhoog gericht zijn (fig. 10), de uit meer dan tien leden bestaande antenneflagel (fig. 11), de donkere, glanzende indruk en de zeer snelle voortbeweging. Lichte exemplaren komen geregeld voor en kunnen verward worden met *Philoscia muscorum*, maar de kop van *Ligidium* steekt minder donker af tegen de rest van het lichaam en de pigmentvlekjes zijn niet zo regelmatig in lengtestrepen gerangschikt. De meeste dieren zien er typisch en prachtig gemêleerd uit, met een patchwork van donkerbruine, oker-, geel- en oranjeachtige tinten. Sommige individuen zijn zwart, op een paar onregelmatig verdeelde, lichtgele vlekjes na.

Verspreiding in Nederland

In Nederlandse collecties en gegevensbestanden is *L. hypnorum* lange tijd nogal ondervertegenwoordigd geweest. Holthuis (1956) noemt vindplaatsen in het hele land behalve in Friesland, Groningen en Utrecht. De voorlopige atlas van Berg (1996) geeft duidelijk aan dat *L. hypnorum* een algemene verschijning is, die met uitzondering van Flevoland tegenwoordig uit alle provincies bekend is.

Biotoop

Ligidium hypnorum is gebonden aan zeer vochtige plaatsen (onder meer Gruner 1966) terwijl Hopkin (1991) het een soort noemt die 'gezien haar primitieve uiterlijk, verrassend goed bestand is tegen droge omstandigheden'. Harding & Sutton (1985) vonden dat de soort in Engeland vooral in loofbossen en moerassen leeft. Ook Holthuis (1956) vermoedt dat zij een voorkeur heeft voor loofbossen. Meinertz (1950a) noemt *L. hypnorum* voor het Deense gebied de meest karakteristieke bossoort, met 138 van de 140 vindplaatsen in loofbos. De belangrijkste factoren voor het optreden van de soort lijken een permanent zeer hoge luchtvochtigheid en de aanwezig-

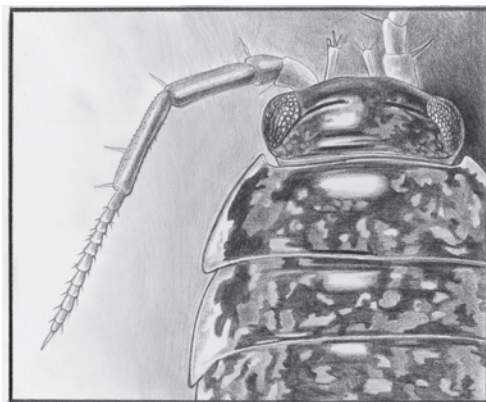


Figuur 10
Uropoden van *Ligidium hypnorum*.
Figure 10
Uropods of *Ligidium hypnorum*.

heid van schuilmogelijkheden. Gruner (1966) noemt de soort van elzebroekbos en andere vochtige loofbossen, oevers van beekjes en plassen en vochtige graslanden. Hij resumeert: 'Der Wohnort muß naß und schattig sein'.

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 12, 13)

In de Ooijpolder is *L. hypnorum* binnendijks te vinden aan kanaaloevers, slootkanten en aan de randen van plassen, en dan vooral in de directe nabijheid van open water. De pissebedden zitten meestal onder de begroeiing, in de zode, in vochtige in de vegetatie uitgevreten gangetjes van veldmuizen, onder detritus enzovoort, tot enkele meters van de waterlijn. Een favoriet biotoop vormt de smalle oeverzone waar zich rottend plantenmateriaal heeft opgehoopt. 's Zomers, wanneer de smallere sloten uitdrogen, trekken de dieren zich terug onder de kruid- en moslaag in de beddingen, in het strooisel van nabijgelegen bossen en op andere schaduwrijke schuilplekken als duikers en tunneltjes, onder struikgewas, rietstro-

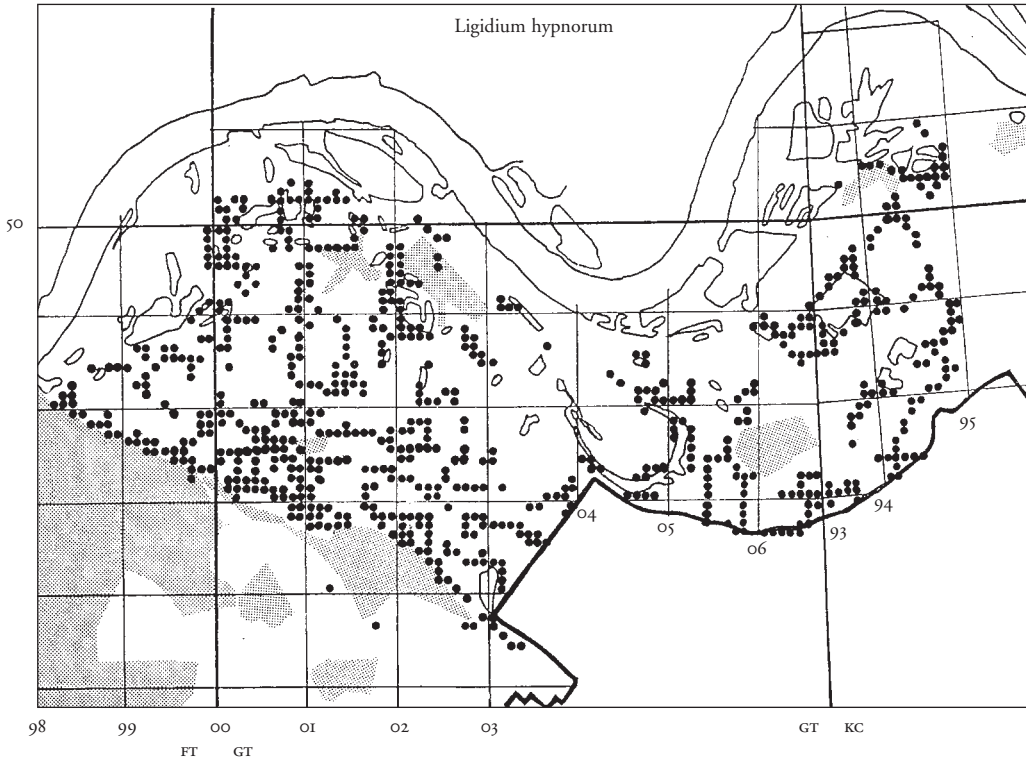


Figuur 11
De flagel van de antenne bestaat bij *Ligidium hypnorum* uit meer dan tien leden. Dit wordt beschouwd als een primitief kenmerk. In de loop van de evolutie is het aantal flagelleden verminderd.

Figure 11
Ligidium hypnorum. The flagellum of the antenna is composed of more than ten segments. This is considered to be a primitive feature. Evolution generally causes a decrease in the number of segments.

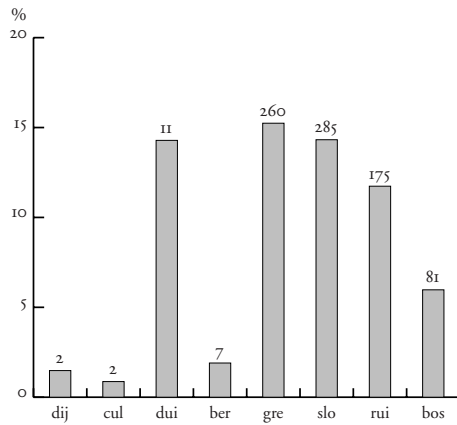
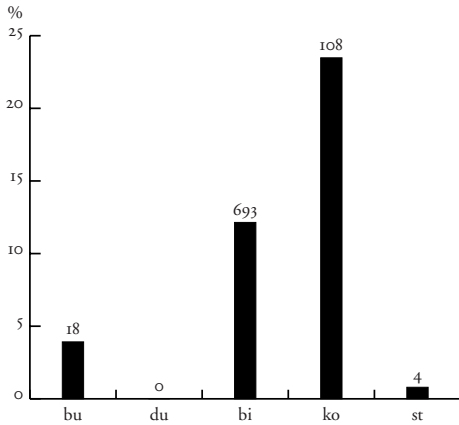
ken, in mollenritten, krimpscheuren en dieper in de bodem. Smallere en ondiepere greppels die ook 's winters nauwelijks of geen water voeren, worden duidelijk gemeden. Op deze drogere plekken wordt de soort vervangen door *P. muscorum*. Ook aan binnendijkse drinkpoelen voor schapen en rundvee, met een vertrapte en afgevreten oevervegetatie, komt de soort niet voor.

Een duidelijke voorkeur voor bossen is in de Ooijpolder niet geconstateerd. In het open Ooijlandschap vormen de vele kleiige greppel- en slootkanten een geschikt biotoop. Wat wel opvalt, wanneer we de verspreiding nauwkeuriger bezien, is dat *L. hypnorum* in de komkleigebieden in het zuiden werkelijk overal present is. Op deze zware kleigronden zakt het grondwater in de zomer nooit dieper dan ongeveer 1,2 meter. Hierdoor zijn alle biotopen het hele jaar door voldoende vochtig zodat *L. hypnorum* er overal kan leven, ook waar geen 'open' water is. Vanwege de hoge grondwaterstanden in de winter (tot op maai-veldniveau) kunnen de dieren zich niet diep in de



Figuur 12
Verspreiding in de Ooij.

Figure 12
Distribution in the Ooij.



Figuur 13
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts). De staafjes geven weer in welk percentage van de gevallen de soort in het landschap of biotoop is aangetroffen. Het cijfer boven de staafjes geeft het absolute aantal waarnemingen weer.

Figure 13
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right). The vertical bars represent the percentage of the total of number of visits in which the species was found in a given habitat. The number above the bars indicates the total number of records.

grond terugtrekken. Dit wijst er op dat *L. hypnorum* lage temperaturen vrij goed verdraagt.

Meer naar het noorden van het gebied, waar de bodem zandiger wordt, komt de soort minder algemeen voor. De soort is hier wél steeds meer afhankelijk van schaduwrijke plaatsen, met name bossen, ruige rietlanden, struwelen, oibossen aan de winterdijk en greppels die aan bosranden grenzen. Dit verspreidingspatroon zal zich naar verwachting ook voordoen op een grotere (landelijke) schaal, in die zin dat de soort op onze zandgronden meer gebonden zal zijn aan loofbossen (pers. obs. Noord-Limburg 1996, 1997).

Buitendijks is *L. hypnorum* opvallend afwezig. Beyer (1964) noemt hem voor Midden-Duitsland 'eine vorwiegend amfibisch lebende Art', die op plaatsen met regelmatig kwel en overstromingen als dominante soort optreedt. Volgens Verhoeff (1920) kan *L. hypnorum* slechts acht dagen onder water overleven (vergelijk: *Trachelipus rathkii* meer dan 66 dagen, *Hyloniscus riparius* minstens 14 dagen). De waterhuishouding van de uiterwaarden is, door periodieke overstroming en kwel, blijkbaar toch te dynamisch, zodat *L. hypnorum* deze gebieden niet kan koloniseren. Heijligers (1962) vond de soort in de Biesbosch buitendijks eveneens uitsluitend op de keetheuvels en hooggelegen kaden, die slechts een geringe invloed van het getij ondergingen.

Dijkbermen en weilanden aan de randen van de overstromingsvlakte bieden ook te weinig schuilmogelijkheden voor *L. hypnorum*. Bovendien kan de zandige grond 's zomers sterk uitdrogen. Alleen waar langs de winterdijken van de Waal oijbos tot ontwikkeling komt treedt *L. hypnorum* op, samen met *H. riparius* en *T. rathkii*.

De stuwwal is voor deze soort te droog. Ze kan tot in enkele beekdalen aan de voet van de wal doordringen, maar is afwezig in de hoger gelegen, drogere bossen, waar *P. muscorum* weer haar plaats inneemt.

Geconcludeerd mag worden dat *L. hypnorum* sterk gebonden is aan permanent vochtige biotopen.

Fenologie

Ligidium hypnorum is het hele jaar door gemakkelijk te vinden (zie Fenologie deel 2). De dieren

van deze soort zijn heel actief, ook overdag.

Zelden vindt men ze in rusthouding, steeds staan ze hoog op hun poten klaar om vliegensvlug weg te kruipen. In de winter, wanneer het niet of licht vriest en de grond niet bevroren is, is de aanwezigheid van *L. hypnorum* eenvoudig te constateren doordat de dieren dan trager lopen of stil blijven zitten. Aan kanaal 'Het Meer', waar *L. hypnorum* voorkomt samen met onder andere *Armadillidium vulgare* vindt men in de wintermaanden van deze twee alleen de eerste soort.

Armadillidium vulgare heeft zich dan teruggetrokken onder kiezelstenen, in spleten en dergelijke, diep in de grond. *Ligidium hypnorum*, zoals gezegd beter bestand tegen lage temperaturen, verraaft hier zijn Pontische herkomst, tegenover de van oorsprong Oost-Mediterrane *A. vulgare* (zie Zoögeografisch overzicht deel 2).

Broedbiologie

In het Ooijpolder-gebied zijn vanaf midden mei dragende vrouwtjes *L. hypnorum* gevonden. De broedperiode bereikt hier normaal midden juli, begin augustus een hoogtepunt. De laatste broedende vrouwtjes zijn gevonden op 28 september. *Ligidium hypnorum* was in 1993 opvallend algemeen en wijdverspreid in het gebied ten opzichte van de voorgaande jaren. Dat jaar is door het natte weer een grotere hoeveelheid biotopen geschikt geworden. Het goede broedsucces en de gunstige groeiomstandigheden voor de jonge dieren heeft bovendien, in het volgende -natte- voorjaar 1994, een vroege en intense broedperiode tot gevolg gehad: eind mei, begin juni 1994 was een groot deel van de eenjarige vrouwtjes al dragend. In het bijzonder natte jaar 1998 is opgemerkt dat deze soort verder doorgedrongen is op de stuwwal. Dergelijke waarnemingen doen denken aan de resultaten van Stachurski (1972), die vond dat onder andere broedtijd en het aantal broedsels per jaar sterk kunnen variëren en voornamelijk bepaald worden door omstandigheden in het voorafgaande jaar.

Het aantal eieren of embryo's in de broedzak is relatief laag en sterk afhankelijk van het formaat van het vrouwtje: zes bij een uitzonderlijk klein

dier van 6,8 mm lengte, 18 bij een vrouwtje van 9,5 mm; het gemiddelde aantal bedraagt 13 (n = 11). Dit is in overeenstemming met bijvoorbeeld Deense broedgegevens (Meinertz 1950b).

Ziekten en parasieten

Er zijn 26 dieren gevonden die aan de onderzijde, sommige ook dorsaal, helder blauwviolet zijn gekleurd. Oorzaak is besmetting met een iridovirus dat in het gebied het meest algemeen bij *T. pusillus* voorkomt. De ziekte steekt vooral de kop op in natte jaren en jaargetijden. Aan de bovenzijde dringt de violette kleur aanvankelijk nauwelijks door het donkere pigment heen. Eén van de besmette dieren was een vrouwtje met een broedbuidel, waaruit het broed was geaborteerd (Wijnhoven & Berg 1999).

Haplophthalmus danicus – veenribbel

Veld- en determinatiekenmerken

Haplophthalmus danicus lijkt veel op *H. mengii*, maar is meestal iets gelater en groter. De gele kleur ontstaat door aanhechting van humusdeeltjes. Pas vervelde individuen zijn volkomen wit. Sommige dieren zijn zwak oranjebruin- of groenachtig gekleurd. De voorkant van de kop is vergeleken met *H. mengii* meer afgerond (fig. 14) en de sculptuur van lengterichels is vlakker. Een duidelijk paar knobbels op het derde achterlijfssegment zoals bij *H. mengii* ontbreekt bij *H. danicus*. Een goed determinatiekenmerk wordt gevormd door een teruggebogen haakvormig stekeltje op de carpus van de zevende poot van het mannetje (fig. 15b), dat overigens alleen bij sterke vergroting goed te zien is. *Haplophthalmus danicus* is plaatselijk zeer massaal in hoge dichtheden aan te treffen, terwijl *H. mengii* meer 'diffuus' optreedt.

Verspreiding in Nederland

Haplophthalmus danicus was tot voor kort van heel weinig locaties uit ons land bekend. Polk (1959) noemt deze soort zeer zeldzaam voor België en Nederland en Holthuis (1956) geeft 11 inlandse vindplaatsen (vondsten in plantenkassen uitgezon-

derd) in de provincies Noord- en Zuid-Holland, Gelderland en Noord-Brabant. Zij is ongetwijfeld algemener dan het lijkt. Inventarisaties in Noord- en Zuid-Holland hebben recent een groot aantal nieuwe vindplaatsen opgeleverd (Berg 1996). De soort is nu bovendien bekend van de Waddeneilanden, Flevoland, Zeeuws-Vlaanderen en Zuid-Limburg. In de veenweidegebieden komt *H. danicus* algemeen voor.

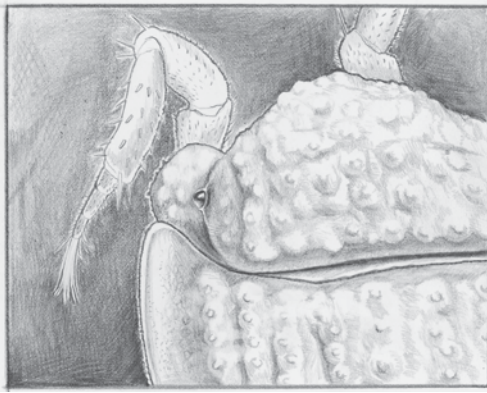
Biotoop

Haplophthalmus danicus kan alleen voorkomen op plekken waar een hoge luchtvochtigheid heerst. Vooral onder rottend hout (Hopkin 1991). In vochtige bossen verbergen de dieren zich onder strooisel, stenen, hout en achter boomschors, in plantenkassen onder bloempotten, planken en stenen (Gruner 1966). Als vindplaatsen noemt Holthuis (1956) voornamelijk landgoederen, tuinen en plantenkassen.

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 16, 17)

In de Ooij is *H. danicus* voor wat betreft het aantal hectarehokken een van de zeldzamere soorten. Hoewel kleine, geïsoleerde vestigingen over het hoofd gezien zullen zijn, geeft de verspreidingskaart waarschijnlijk een goed beeld van de actuele verspreiding. Deze is versnipperd en wijkt nogal af van die van *H. mengii*. De conclusie is dat de soorten, hoewel ze in veel opzichten op elkaar lijken, heel andere eisen aan hun omgeving stellen. Een enorme populatie van *H. danicus* is gevonden in een populierenbos op een voormalige vuilstortplaats (FT9948). In deze aanplant bevindt zich een struiklaag van gewone vlier *Sambucus nigra* en een kruidlaag met vooral grote brandnetel *Urtica dioica*, zodat de zandige bosbodem diep in de schaduw ligt. De grootste aantallen zijn gevonden bij rottende vlierstronken op de grenslaag van molmend hout en grond, onder omgewaaide peppels, organisch afval en gestort maaisel afkomstig van slootkanten.

Bij 'de Halve Galg' (in het noordoosten van kilometerhok GTO447) is een grote populatie gevonden. Dit gebied is ontkleed en met een zandhoudend dek weer bouwrijp gemaakt. *Haplophthalmus*



Figuur 14

Elk oog van *Haplophthalmus danicus* bestaat uit een enkele, zwarte ocel. Vergeleken met *H. mengii* is de kop aan de voorzijde meer afgerond.

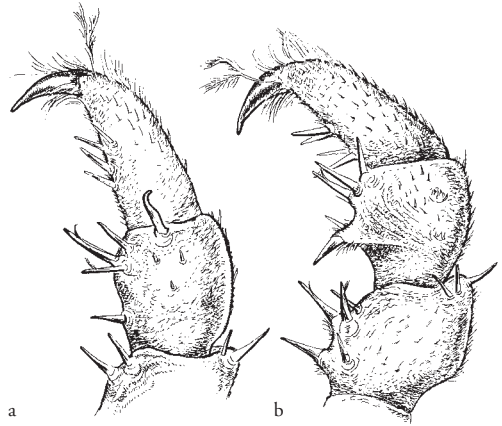
Figure 14

Each eye of *Haplophthalmus danicus* is composed of a single black ocellus. The front of the head is much more rounded in comparison to the very similar species *H. mengii*.

danicus zit er een enkele keer in de bodem samen met *H. mengii*, maar de grootste aantallen zitten onder stukken hout, achter schors van boomstobben e.d., waar laatstgenoemde soort ontbreekt. Verder is *H. danicus* gevonden onder hout in recreatiegebied 'Wylmeer', bij een sluis, aan ontwateringssloten van fruitteeltbedrijven, onder tuinafval in de buurt van een boerderij, en in beekdalen aan de voet van de stuwwal. Alle vindplaatsen zijn zeer humusrijk met grote volumes hout, flinke pakketten bladstrooisel of ander organisch materiaal. Op het niveau van het microbiotoop blijkt bovendien een voorkeur voor grondsoorten met een hogere zandfractie. In de ligging van de kaartstippen is dat mooi terug te vinden. De soort werd gevonden in een zone binnendijks langs de rivier, op vergraven gronden en in de vochtige beekdalen van de stuwwal. De centraal gelegen zwaardere kleigronden worden gemeden.

Geslachtsverhouding

In totaal zijn van *H. danicus* 85 exemplaren verzameld: 32 mannetjes, 37 vrouwtjes, tien vrouwtjes



Figuur 15

Top van de zevende pereopood van het mannetje.

a. *Haplophthalmus mengii*, b. *Haplophthalmus danicus*.

Figure 15

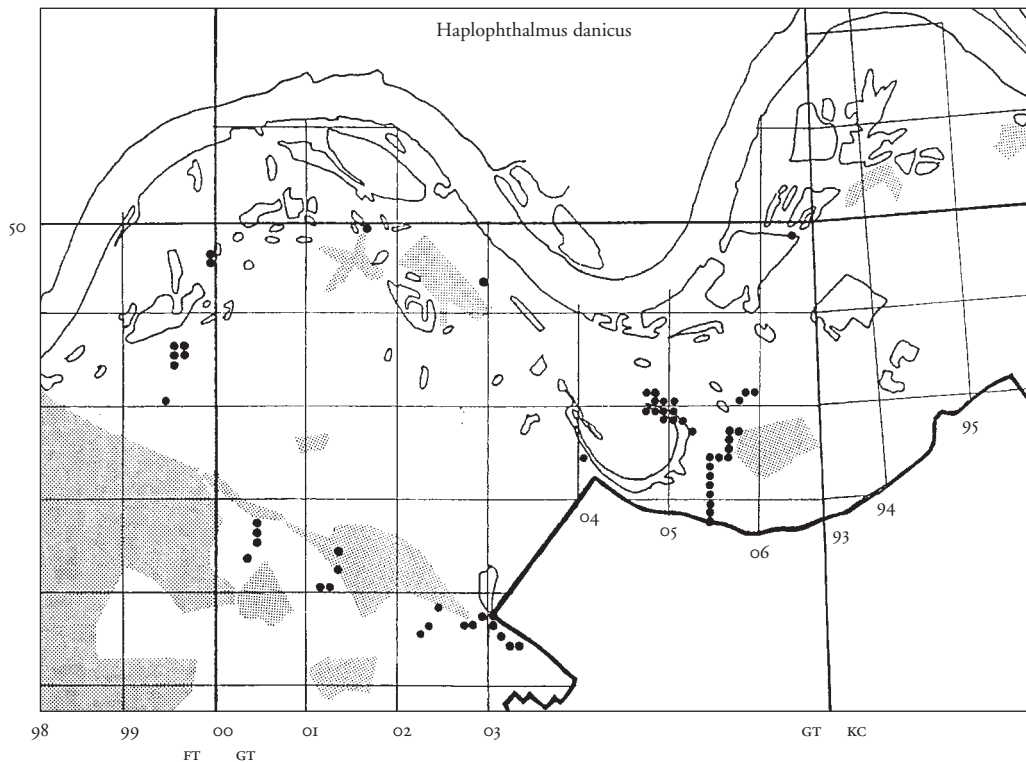
Top of the seventh pereopod of the male.

a. *Haplophthalmus mengii*, b. *Haplophthalmus danicus*.

met aangelegde broedplaten en zes vrouwtjes met broed. De sekseratio bedraagt 38%. Waarschijnlijk kan bij deze soort monogenie optreden, waarbij van bepaalde vrouwtjes alle nakomelingen uit vrouwtjes bestaan. De hogere fractie vrouwtjes is daardoor waarschijnlijk reëel.

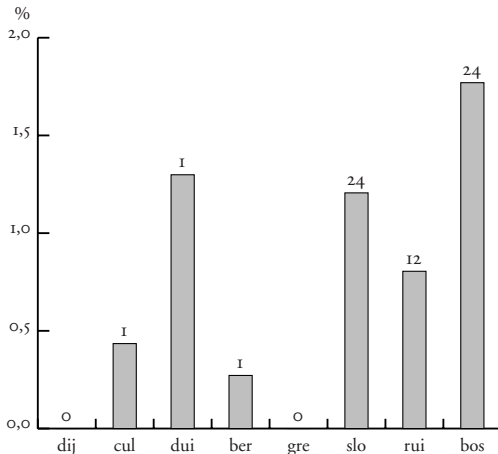
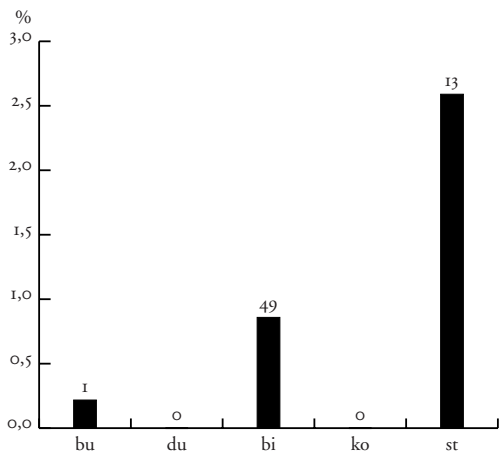
Broedbiologie

Op 18 mei is het eerste vrouwtje met broed gevangen. De broedperiode van *H. danicus* lijkt enkele weken later te beginnen dan die van *H. mengii*. Dit is wellicht een aanwijzing voor de grotere warmtebehoefte van eerstgenoemde soort (zie Opmerkingen). Net als *H. mengii* kunnen dezelfde vrouwtjes die een broedsel in het voorjaar hebben geproduceerd zich in de nazomer nog een keer voortplanten, zodat er een, twee, misschien ook wel drie broedsels per vrouwtje kunnen zijn. Een vrouwtje dat in een bakje met strooisel (in de buitenlucht) werd gehouden, kreeg in het voorjaar een aantal jongen. In de nazomer produceerde het, zonder opnieuw te hebben gepaard, een tweede broedsel. Dit wijst erop dat spermacellen in het lichaam van het



Figuur 16
Verspreiding in de Ooij.

Figure 16
Distribution in the Ooij.



Figuur 17
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 17
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

vrouwje kunnen worden opgeslagen en lang levensvatbaar blijven. Dit fenomeen is van een aantal soorten landpissebedden bekend, maar nog weinig bestudeerd. Het laatste vrouwje met embryo's in de broedzak is gevonden op 3 november. Adulte wijfjes zijn gemiddeld groter dan die van *H. mengii* wat ook tot uiting komt in de gemiddeld grotere broedsels: zes vrouwjes dragen 7,7 (6, 7, 7, 7, 8 en 11) eieren of embryo's.

Juvenielen

De onvolwassen levensfasen van *H. danicus* verlopen identiek aan die van *H. mengii*. De jongen worden met het complete aantal van zeven thoracale segmenten geboren. Enkele vondsten van juvenielen (vervellingsstadium 2) in het vroege voorjaar, vóór aanvang van de broedperiode, wijzen erop dat lage temperaturen de groei en ontwikkeling sterk doen vertragen (Frankel 1979).

Dichtheden

Ofschoon *H. danicus* maar in 14 kilometerhokken blijkt voor te komen, kan de soort, in tegenstelling tot *H. mengii*, plaatselijk in enorme aantallen optreden en dan zeer hoge dichtheden bereiken. In het bovengenoemde populierenbos, op een voorafmalige vuilstortplaats aangeplant, werden onder gestort slootmaaisel enkele tientallen exemplaren gevonden tijdens een warme, droge periode. Ze zaten in de grond onder het afval en onder stukken hout. Na enige dagen met aanhoudende regen kon men op dezelfde plek over een oppervlak van ongeveer 25 m² enorme aantallen *H. danicus* waarnemen: onder en op takken en bladeren, in hoge dichtheden, in de orde van grootte van honderdduizenden exemplaren. Van enige afstand bezien leek de bodem plaatselijk met een dun, fijn sneeuwlaagje bedekt. Deze dieren zijn door zuurstofgebrek naar de oppervlakte gedreven. De mortaliteit door verdrinking en predatie moet bij dergelijke volksverhuizingen enorm zijn. Na droog weer migreerde een groot deel van de populatie naar diepere bodemlagen. Een week later waren de dieren weer op de gebruikelijke plekje in normale aantallen terug te vinden.

Ziekten en parasieten

Op enkele plaatsen zijn exemplaren gevonden die iets opgezwollen zijn en troebel melkachtig wit. Deze dieren zijn waarschijnlijk met een gistachtig pathogeen besmet (Federici 1984). De ziekte is altijd dodelijk. In sommige populaties is het besmettingspercentage opvallend hoog. Incidenteel komen blauwe individuen voor, besmet met een iridovirus.

Opmerkingen

Haplophthalmus danicus zou voor het onderzoeksgebied een bodembewonende soort genoemd kunnen worden van vochtige plaatsen op lemig zand, met een sterke binding aan grote massa's dood hout of ander organisch materiaal. De associatie van *H. danicus* met zandhoudende bodems is opvallend en verrassend, aangezien alle andere Trichoniscidae in het gebied een duidelijke voorkeur tonen voor zwaardere gronden. Waarschijnlijk is deze relatie indirect en komt zij voort uit een grotere warmtebehoefte ten opzichte van *H. mengii*: zandige bodems warmen in het voorjaar sneller op dan zwaardere kleigronden.

Tijdens de tamelijk strenge winters van 1995-1996 en 1996-1997 zijn grote aantallen dieren doodgevroren. In de lente zijn hun gebleekte lijkjes op veel plaatsen nog te vinden, in aggregaties tot honderden individuen. Waarschijnlijk is *H. danicus* gevoeliger voor lage temperaturen dan de meeste andere Trichoniscidae. Ten slotte wijzen ook literatuuropgaven over het veelvuldig voorkomen van *H. danicus* in tuinen, kassen, composthopen en dergelijke sterk antropogene biotopen, op een behoefte aan warmere plaatsen. Fenologische en biogeografische gegevens ondersteunen dit beeld (zie deel 2).

Al deze zaken lijken er op te duiden dat *Haplophthalmus danicus* in de Ooijpolder een geïmporteerde (en ingeburgerde) soort is. Veel vindplaatsen zijn sterk door menselijk handelen beïnvloed (recreatieterrein, fruitteeltbedrijven, hopen tuinafval) of beïnvloed geweest (voormalige vuilstort, ontgronding). Het gezelschap met de ruderaal soorten *Oniscus asellus*, *Porcellio*

scaber en *Armadillidium vulgare* (vergelijk de kaarten) wijst in dezelfde richting.

De natuurlijke vindplaatsen in de beekdalen aan de voet van de stuwwal echter werpen een heel ander licht op de vermoedelijke status van de soort. Waarschijnlijk moet *H. danicus* in essentie beschouwd worden als een inheems faunaelement van vochtige, oude loofbossen (zie Zoögeografisch overzicht deel 2).

Vandel (1960) brengt *H. danicus* onder bij de ecologische soortengroep van de 'Humicoles', soorten typisch voor zeer humusrijke plaatsen. De dieren lijken uitstekend aangepast aan een leven in rottend hout. Als minuscule bulldozers werken ze zich de kleinste spleetjes in. Ze lopen even makkelijk achter- als vooruit en kunnen zich in heel kleine ruimten omdraaien. De dorsale sculptuur van lengterichels en stekeltjes geeft houvast wanneer ze stukjes hout wegduwen. Ze creëren zo na verloop van tijd hun eigen micromilie van gangetjes, brokken molm en faeces. Erg actief zijn ze niet: de grote hoeveelheden excrementen, die in kenmerkende stapelingen zijn opgetast, geven aan dat individuen vaak lang op één en dezelfde plaats leven. Ze lijken voornamelijk rottend hout en (hun eigen) uitwerpselen te eten. Coprophagie is bij pissebedden een algemeen verschijnsel, maar voor *H. danicus* zijn faeces mogelijk een onmisbare voedselbron, vooral voor de juvenielen die op deze manier met de juiste darmflora worden 'geënt'. Bacteriën en schimmels die zich in de uitwerpselen ontwikkelen zorgen bovendien voor een betere afbraak van cellulose.

Vergeleken met *H. danicus* houdt *Trichoniscoides helveticus* er een heel andere strategie op na: deze soort is slanker en gladder. De dieren kunnen zich snel via bestaande gangetjes verplaatsen, maar zijn niet in staat hun micromilie zelf te vormen. Waarschijnlijk komen zowel *H. danicus* als *H. mengii* (zie aldaar), vaker dan *T. helveticus*, voor op bodems met een hogere zandfractie mede omdat ze beter in staat zijn zich in te graven.

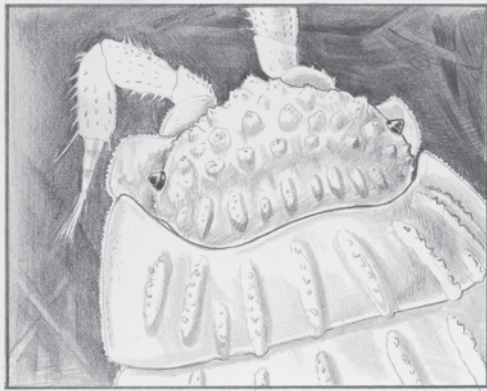
Haplophthalmus mengii – kleiribbel

Veld- en determinatiekenmerken

Haplophthalmus mengii en *H. danicus* zijn in het verleden vaak met elkaar verwisseld. Door onvoldoende consensus aangaande de taxonomische status van verschillende soorten van het genus *Haplophthalmus* en het gebruik van synoniemen is *H. mengii* bovendien lang verward geweest met de niet-inheemse *H. montivagus*. Zo vergelijkt Vandel (1960) bijvoorbeeld abusievelijk de Franse broedgegevens van *H. montivagus* Verhoeff, 1941 - die hij *H. mengei* (Zaddach, 1844) noemt - met het Deense materiaal van *H. mengii* (Meinertz 1950b). Hopkin (1991) pleit voor een revisie van het genus. Met enige ervaring zijn de twee Nederlandse *Haplophthalmus*-soorten met het blote oog of met een loep van elkaar te onderscheiden (fig. 18). *Haplophthalmus mengii* is gemiddeld iets kleiner, slanker en witter dan *H. danicus*. *Haplophthalmus mengii* heeft op het derde pleonsegment altijd twee opvallende knobbeltjes. Deze zijn van opzij of in de lengte over het dier heen kijkend te zien en ontbreken bij *H. danicus* (fig. 19). Ook juvenielen (vanaf vervellingsstadium 3) hebben dit kenmerk al. Het is wenselijk de mannelijke geslachtskenmerken te controleren. Onder het binoculair bleek een betrouwbaar determinatiekenmerk een gekromd stekeltje op de carpus van de zevende poot van het mannetje. Het zit aan de binnenzijde van de top van de carpus (fig. 15a) en is bij een vergroting van 60x net zichtbaar.

Verspreiding in Nederland

Er zijn weinig oude meldingen van *H. mengii* uit ons land, maar deze soort is en wordt ongetwijfeld, evenals de andere bodembewonende pissebedden, veelvuldig over het hoofd gezien. Polk (1959) noemt haar zeldzaam, Holthuis (1956) geeft aan dat zij in Nederland een wijde verspreiding blijkt te hebben en meldt vindplaatsen van Noord-Holland, Noord-Brabant en Zuid-Limburg. In Noord-Holland zijn veel recente waarnemingen van *H. mengii* gedaan en ook in de provincies Zeeland en Groningen komt de soort voor (Berg 1996). In totaal heeft de



Figuur 18

Haplophthalmus mengii heeft, in tegenstelling tot *H. danicus*, heel duidelijke lengterijen, ook op de achterkant van de kop. De voorkant van de kop loopt in het midden spits toe.

Figure 18

Haplophthalmus mengii is, unlike *H. danicus*, ornamented with very pronounced longitudinal ridges, which are present also on the head. The front of the head is much more pointed in shape.

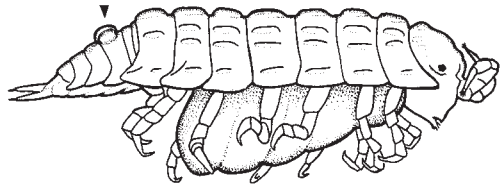
EIS-werkgroep nu gegevens uit ongeveer 60 10x10-kmhokken. Waarschijnlijk is *H. mengii* in Nederland vrij algemeen op de rivier- en zeekleigronden.

Biotoop

Haplophthalmus mengii is onder meer gevonden op zeer vochtige en humusrijke plekken (Gruner 1966), in natte aarde, humus, tussen bladeren, in holle bomen, en onder stenen (Holthuis 1956). Het valt op dat in de spaarzame literatuur over *H. mengii* meestal niet de bodem als biotoop vermeld wordt. Er is vrijwel niets over biologie of ecologie bekend. Veel auteurs noemen de soort in één adem met *H. danicus*, wat tot gevolg heeft gehad dat de verschillen in de biotoopkeuze van deze twee soorten onvoldoende onderkend zijn.

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 20, 21)

In de Ooijpolder is *H. mengii* niet zeldzaam, gezien zijn presentie van ongeveer 30% op het totale aantal geïnventariseerde hokken.



Figuur 19

Zijaanzicht van een vrouwtje van *Haplophthalmus mengii* met broedbuidel. De pijl wijst naar het knobbel-paar op het derde pleonsegment.

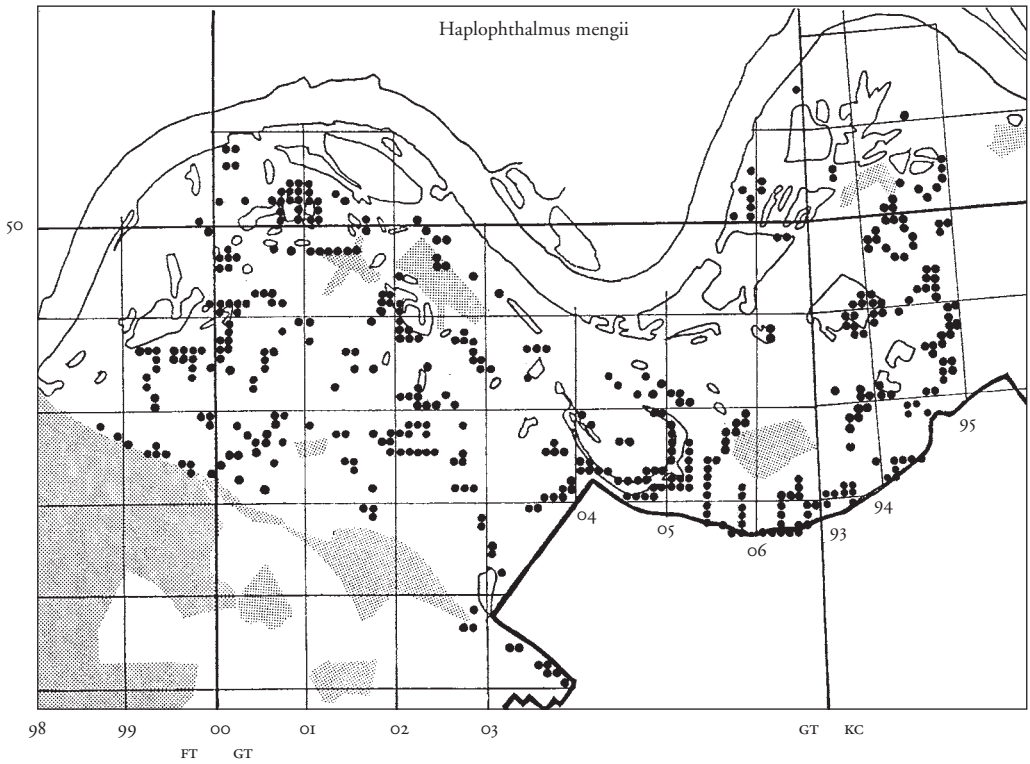
Figure 19

Lateral view of a female *Haplophthalmus mengii* with broodpouch. The arrow indicates the pair of bumps on the third pleonite.

Binnendijks is deze bodembewonende soort op veel plaatsen gevonden, in bossen, aan randen van sloten, greppels en plassen en bij een tuincentrum. *Haplophthalmus mengii* is bij uitstek een soort die in de bodem leeft. Ze kunnen tot zeker 40 cm diepte voorkomen. Vaak ook zitten ze onder rottend hout en stenen, in vochtig dood blad en gras, onder slootmaaisel, nat papier en dergelijke en soms in rottende holle stengels van planten als bereklauw *Heracleum sphondylium*, riet *Phragmites australis* of klis (*Arctium*). Regelmatig worden ze in grond- en koepelnesten van mieren gevonden. *Haplophthalmus mengii* wordt vergeleken met *Trichoniscoides helveticus* vaker op vochtige, zandige bodems aangetroffen. Mogelijk kan *H. mengii* zich door zijn krachtigere bouw en lichaamssculptuur gemakkelijker verplaatsen in deze minder luchtige bodems dan de teer gebouwde *T. helveticus*. Buitendijks zijn vrijwel alleen hoogwatervrije plaatsen, zoals steenfabrieksterreinen bezet. Op de stuwwal ontbreekt de soort, zodat deze te bestem-pelen is als een typisch fauna-element van allerlei kleigronden.

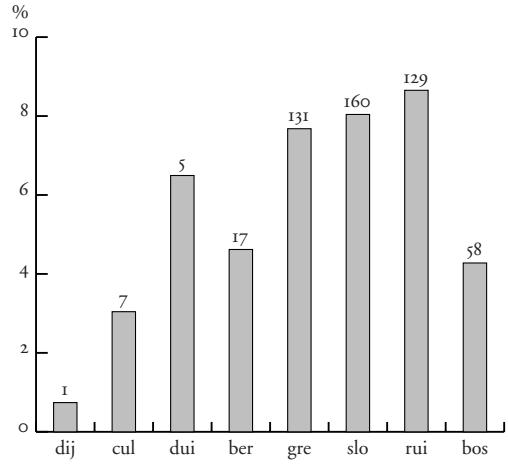
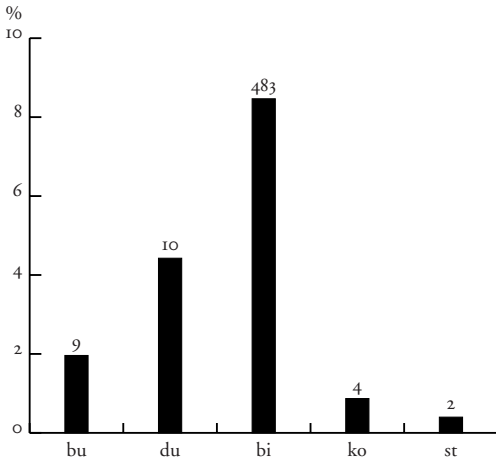
Geslachtsverhouding

Holthuis (1956) vermeldt voor Nederland: op elke drie wijfjes komen hier gemiddeld twee mannetjes voor. Dit geeft een geslachtsverhouding van 40%. Van Meinertz' materiaal (1950 a,b, 1951) bestaat 39,3% (n = 499) uit mannetjes.



Figuur 20
Verspreiding in de Ooij.

Figure 20
Distribution in the Ooij.



Figuur 21
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 21
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

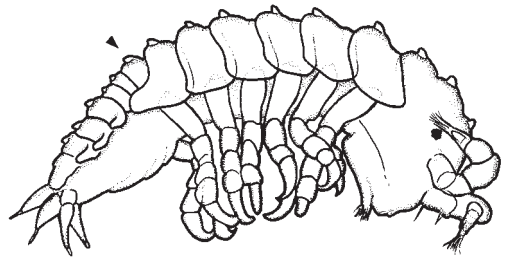
Gemiddeld over het beschikbare materiaal uit de Ooijpolder bestaat 46,3% uit mannetjes ($n = 566$). Elke generatie start met gelijke aantallen van beide seksen. In deel 2 wordt hier dieper op ingegaan.

Broedbiologie

Volgens Gruner (1966) is de duur van de broedperiode onbekend, Meinertz (1950 a,b, 1951) vond vrouwtjes met broed van juni tot augustus.

In het onderzoeksgebied is op 16 april het eerste dragende vrouwtje gevonden, op 22 oktober het laatste. De broedperiode van *H. mengii* lijkt daarmee ongeveer een maand langer te duren dan die van *T. helveticus* (vrouwtjes met broed van 23 april tot 3 oktober). De broedende vrouwtjes vallen op door het sterk uitpuilen van de broedzak (fig. 19). De embryo's zijn naar verhouding groot. Het aantal eieren bedraagt gemiddeld 6,8 ($n = 47$; tussen vijf en tien). Meestal zijn ze twee aan twee gerangschikt over de lichaamssegmenten 3 tot en met 5 terwijl onder het eerste paar oostegieten één of twee eieren liggen. Gemiddeld draagt 23% van de wijfjes in de collectie een broedsel.

Meinertz (1950 a,b, 1951) geeft voor Denemarken -opvallend lage- aantallen van vijf tot zes eieren (gemiddeld 5,7; $n = 9$). Ook het percentage broedende vrouwtjes (4,9%; 15 op 303 vrouwtjes) van het Deense materiaal is laag vergeleken met de Ooijgegevens en de duur van de broedperiode lijkt korter. De meeste van deze vondsten stammen van de zuidoostelijke kusten (Meinertz beschouwt *H. mengii* als oorspronkelijk behorend tot de strandfauna!). Een redelijke verklaring voor al deze verschillen lijkt onder meer dat *H. mengii* in Denemarken de noordgrens van zijn potentiële verspreiding bereikt en slechts aan de relatief warmere kust in staat is een levensvatbare, vrijlevende populatie te handhaven. Daarnaast kan de vangstmethode de gegevens van Meinertz hebben beïnvloed. Want net als bij *T. helveticus* trekken de meeste broeddragende vrouwtjes van *H. mengii* zich diep in de grond terug en worden dan minder gevonden bij oppervlakkige bemonsteringen. Deze verticale migraties van een groot deel van de adulte vrouwtjes hebben ook gevolgen voor de gevonden geslachtsverhouding (zie deel 2).



Figuur 22
Zijaanzicht van een juveniele *Haplophthalmus mengii* vlak na de geboorte. De pijl wijst naar het reeds gevormde zevende pereionsegment.

Figure 22
Lateral view of a freshly hatched juvenile of *Haplophthalmus mengii*. The arrow indicates the presence of the seventh body segment.

Juvenielen

Het opmerkelijkst in de juveniele ontwikkeling van *H. mengii* is dat de mancas, net als bij *H. danicus*, reeds bij de geboorte alle zeven lichaamssegmenten ontwikkeld hebben (fig. 22). In alle jaargetijden zijn juvenielen gevangen, begin januari bijvoorbeeld verschillende jongen in de stadia 2 en 3. Onder invloed van lage temperaturen wordt de ontwikkeling sterk vertraagd.

Dichtheden

Voor een deel is in de literatuurgegevens te zien dat de soorten van het genus *Haplophthalmus* lange tijd met elkaar verwisseld zijn. Gruner (1966) bijvoorbeeld spreekt over het voorkomen van *H. mengii* in kolonies. Ook Holthuis (1956) zegt onder meer dat *H. mengii* vaak nogal diep in de grond, meestal in vrij grote aantallen bijeen, voorkomt. Deze soort is in het gebied echter -in tegenstelling tot *H. danicus*- niet in grote groepen aangetroffen. Men vindt een enkel dier tot rond 15 exemplaren in een liter grond, terwijl onder hout, stenen e.d. en in slootkanten hogere dichtheden kunnen worden bereikt. Ze vormen geen aggregaties.

Ziekten en parasieten

Haplophthalmus mengii kan incidenteel door een iridovirus besmet raken. Er zijn drie van dergelij-

ke, zwak violetblauw getinte dieren verzameld op een plaats waar een groot deel van de populatie *Trichoniscus pusillus* geïnfecteerd is.

Opmerkingen

Hopkin (1991) merkt op dat *T. helveticus* na een vorstperiode naar de oppervlakte zou komen. Dit is in de Ooij bij die soort, maar ook bij *H. mengii* waargenomen. Het gedrag is daarom niet soortspecifiek zoals Hopkin suggereert. Uit een ontdoende bodem komt in korte tijd veel water vrij, dat de bodemporiën vult. Zuurstofgebrek dwingt de dieren naar oppervlakkige bodemlagen te verhuizen. Een vergelijkbare reactie kan worden waargenomen na een periode met regen (zie soortbesprekingen *H. danicus* en *T. helveticus*). Wanneer het regen- of dooiwater in de ondergrond is verdwenen vindt er weer een verticale herverdeling van de dieren plaats. Deze migraties treden dus op afhankelijk van de tijdelijke en ruimtelijke verdeling van het hangwater in het bodemprofiel.

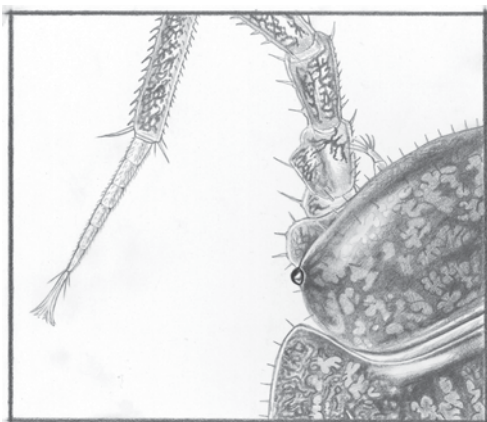
Haplophthalmus mengii is in alle maanden van het jaar gevonden. Wanneer de geaëreerde open-capillaire zone in de loop van de seizoenen afhankelijk van de grondwaterstand in verticale richting verschuift, verhuizen de dieren met haar mee. Een overzicht van de presentie van *H. mengii* bij verschillende grondwatertrappen laat zien dat de soort op de komkleigronden ontbreekt (in deel 2 wordt dat verder uitgewerkt). *Haplophthalmus mengii* kan, net als *T. helveticus*, niet leven op bodems met een hoge grondwaterstand: in een winterperiode met vorst in de grond is de soort aangewezen op capillaire met voldoende luchtinsluitingen, tussen vorst-ondergrens en volcapillaire bovengrens. Koude, natte winters bepalen zo, in combinatie met hoogteligging en waterhuishouding c.q. afwatering en drainage, de uiterste grenzen van het voorkomen in de Ooijpolder. *Haplophthalmus mengii* en *T. helveticus* zijn in het gebied vaak in dezelfde biotopen en 'gemengd' gevonden. Bij de bespreking van *T. helveticus* wordt ingegaan op de vraag naar hun onderlinge relaties. Beide soorten geven exact hetzelfde verticale migratiepatroon te zien, veroorzaakt door veranderingen van de waterverdeling in de bodem

(zie figuur 38). Dit gedrag is vrij zeker karakteristiek voor alle bodembewonende soorten, zoals *T. pygmaeus* en *M. leydigii*. Belangrijke verschillen zijn er echter ook: *H. mengii* heeft een langere broedperiode dan *T. helveticus*. De mannetjes blijven vermoedelijk langer in leven dan die van *T. helveticus*. Ik ga ervan uit dat *T. helveticus* maar één broedsel kan produceren binnen een seizoen, terwijl de meeste vrouwtjes van *H. mengii* erin slagen twee broedsels te voldragen. Het is de 'Atlantische' *H. mengii* tegenover de naar het noorden toe doorgedrongen *T. helveticus*. *Haplophthalmus mengii* en *H. danicus* zijn slechts op enkele plaatsen samen gevonden. *Haplophthalmus mengii* houdt zich dan voornamelijk op in het bodemmilieu, *H. danicus* komt massaal voor onder dood hout of detritus. Vrij zeker verdraagt *H. mengii* iets lagere (winter-) temperaturen, waardoor deze soort in het landschap een grotere actieradius heeft, terwijl *H. danicus* is aangewezen op gemiddeld iets warmere -en schaarsere- microbiotopen. Meinertz (1950) vond in Denemarken *H. danicus* voornamelijk synantroop en *H. mengii* vooral vrij levend, zodat hij het gerechtvaardigd vond de eerstgenoemde soort als een geïntroduceerd, de tweede als een inheems fauna-element te beschouwen.

Hyloniscus riparius – oeverpissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Hyloniscus riparius is in Nederland lang onopgemerkt gebleven, mede doordat het onderscheid met *Trichoniscus pusillus* in het veld lastig is (Wijnhoven 1993). Volwassen *H. riparius*-vrouwtjes zijn één tot twee millimeter groter dan de grootste exemplaren van *T. pusillus*, maar de mannetjes zijn even groot (5 mm). Over het algemeen is *H. riparius* donkerder violetbruin, *T. pusillus* lichter roodbruin gepigmenteerd. Bij beide soorten is vaak de streek rond de eerste twee pleonieten (achterlijfssegmenten) lichter gekleurd. *Hyloniscus riparius* is een merkkelijk snellere loper dan *T. pusillus*. Grote vrouwtjes kunnen, zich in een oogwenk verbergend, soms



Figuur 23

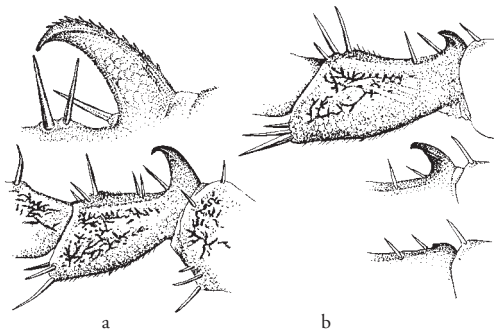
Het oog van *Hyloniscus riparius* bestaat uit een enkele zwarte en uitpuilende ocel, wat een goed onderscheid vormt met *Trichoniscus pusillus* die drie ocellen heeft. De bijna transparante flagel van de antenne is kenmerkend voor de Trichoniscidae. Bij *H. riparius* is de flagel samengesteld uit vijf tot zeven, bij *T. pusillus* uit vier leden.

Figure 23

A single and protruding black ocellus distinguishes *Hyloniscus riparius* clearly from *Trichoniscus pusillus*, which has eyes each composed of three ocelli. The almost transparent flagellum of the antenna is a typical feature of the Trichoniscidae. In *H. riparius* the antenna is composed of five to seven segments, whereas *T. pusillus* has only four.

aangezien worden voor de vergelijkbaar vlugge *Ligidium hypnorum*.

Betrouwbare determinatiekenmerken zijn: het bezit van één ocel per oog (drie bij *T. pusillus*; fig. 42); de antenneflagel die bij *H. riparius* uit vijf tot zeven segmenten bestaat (fig. 23) en bij *T. pusillus* uit vier segmenten; een haakvormig uitsteeksel aan de basis van de merus van poot 7 van het mannetje (fig. 24a). Het is vermeldenswaard dat dit haakje ook bij het merendeel van de vrouwtjes te vinden is, hetgeen niet in de literatuur genoemd wordt. Holthuis (1956) schrijft: 'Dit uitsteeksel ontbreekt bij het wijfje'. Vandel (1962), Wächtler (1937) en Gruner (1966) beschrijven alleen het mannetje. Bij de mannetjes steekt het haakje loodrecht af, aan de top is het scherp naar



Figuur 24

Hyloniscus riparius.

a. merus van de zevende pereopod van het mannetje, met een detail van het haakje, b. merus van de zevende pereopod van drie vrouwtjes.

Figure 24

Hyloniscus riparius.

a. meros of the seventh male pereopod with an enlarged view of the hook-shaped projection, b. meros of the seventh pereopod of three females.

binnen gebogen. Bij de wijfjes varieert de vorm van een onduidelijk bultje tot een haakje niet afwijkend van dat van de mannetjes (fig. 24b). De mate waarin dit haakje gedifferentieerd is blijkt niet afhankelijk van het formaat of de leeftijd van het wijfje. In de collectie zijn 104 van de vrouwtjes gecontroleerd waarvan 84 (= 81%) dit kenmerk bezit.

Eieren en embryo's kunnen vrij sterk oranje door de broedplaten van het dragende vrouwtje heen schijnen, bij *T. pusillus* zijn deze crèmekleurig. Pasgeboren jongen van *H. riparius* vertonen een opmerkelijke gelijkenis met juvenielen van *Trichoniscoides helveticus*, niet alleen in het veld, maar ook onder het binoculair. Beide hebben een oog bestaande uit één ocel, vergelijkbare afmetingen, lichaamssculptuur en kleur (wit tot oranjeroze). Juvenielen van *H. riparius* echter hebben bij de geboorte al enkele vertakte chromatoforen op kop en lichaam, terwijl *T. helveticus* alleen rond de ocellen donkerder gepigmenteerd kan zijn. *Hyloniscus riparius* heeft op de tergieten slanke, spitse stekeltjes, die bij *T. helveticus* meer kegelvormig zijn.

Verspreiding in Nederland

De eerste vrij levende Nederlandse populatie van *H. riparius* is gevonden in 1991, in de Ooijpolder (Wijnhoven 1993). Vóór die tijd was de soort in ons land alleen uit enkele plantenkassen bekend (Holthuis 1956). Recent is *H. riparius* in Nederland op meer plaatsen in het vrije veld aangetroffen (zie Zoögeografisch overzicht deel 2). Het heeft er alle schijn van dat een deel van het rivierengebied (Maas, Waal en Nederrijn) gekoloniseerd is. Inmiddels zijn er in ons land waarnemingen uit 24 10x10-kilometerhokken bekend.

Biotoop

Zoals alle trichonisciden is *H. riparius* gebonden aan min of meer vochtige plaatsen (Gruner 1966). Beyer (1958) noemt het een bossoort voor vochtige tot natte plaatsen, die -beter dan *T. pusillus*- ook iets drogere omstandigheden verdraagt en terugtreedt wanneer de bodem te nat wordt. Volgens die auteur komt de soort in het oosten van Duitsland steeds voor in gezelschap van *T. pusillus* of *L. hypnorum*. Allspach (1992) meldt dat *H. riparius* in de Duitse deelstaat Hessen een van de algemeenste landpissebedden is, overal voorkomend aan oevers van stromend water, en zich overal nestelend waar stenen en dergelijke langere tijd onaangeroerd blijven. Dahl (1916, 1917) noemt de soort kalkminnend. Naast Holthuis (1956) geven ook andere auteurs synantropie vindplaatsen op (Herold 1925, Gräve 1913, Melchers et al. 1998).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 25, 26)

Hyloniscus riparius wordt in het gebied in hetzelfde biotooptype aangetroffen als *T. pusillus*: aan greppel- en slootkanten, in vochtige loofbossen en aan randen van plassen. Toch heeft het gevonden verspreidingspatroon een heel ander karakter. *Hyloniscus riparius* bezet in grote aantallen enkele bossen buiten de winterdijken van de Waal. Deze populierenaanplanten en oobossen staan vrijwel jaarlijks door kwel en overstroming voor korte of langere tijd onder water. In het voorjaar van 1994 is de soort weer teruggevonden in een buitendijks gelegen struweel dat zeker acht weken geïnnun-

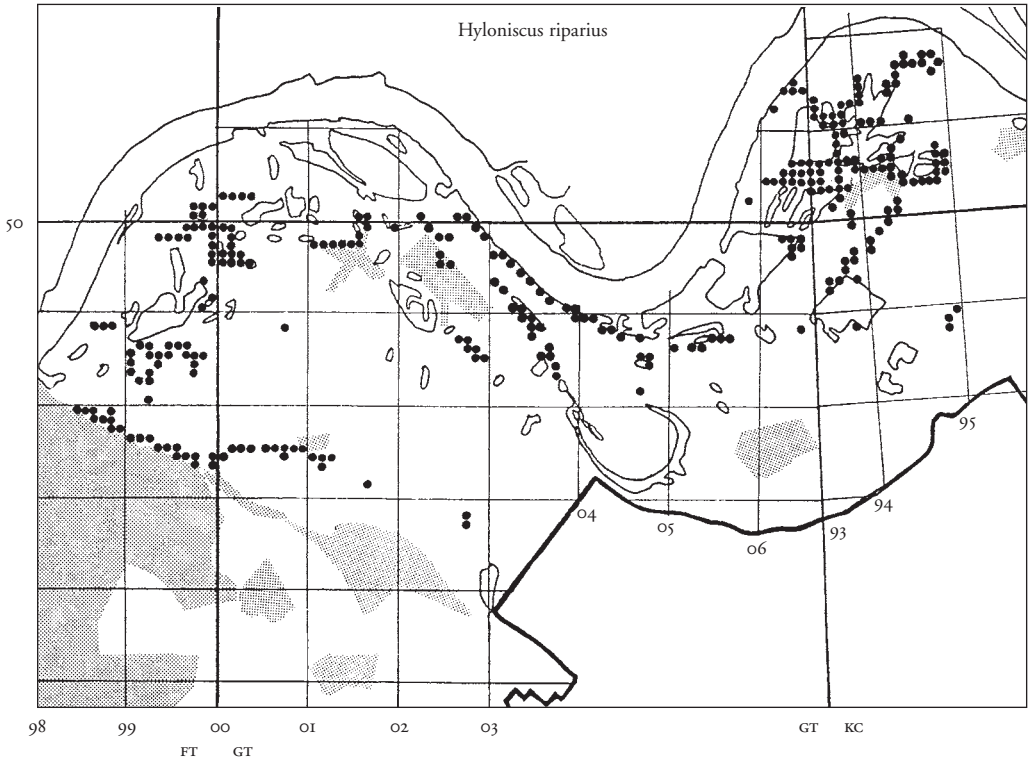
deerd is geweest tijdens de hoogwaterperiode van december 1993-januari 1994. Verhoeff (1920) geeft op dat de soort meer dan 14 dagen permanente onderdompeling verdraagt. *Hyloniscus* moet dus enkele weken onder water kunnen overleven, mogelijk deels ook in luchtinsluitingen in de ondergelopen grond. Zeer waarschijnlijk kan deze soort onder water zelfs strenge vorstperiodes doorstaan. In ondergelopen uiterwaarden die 's winters met een flinke ijslaag waren bedekt, werd zij in het voorjaar weer teruggevonden. In het hoogdynamische deel van de Kekerdomse Waard (zuidelijk deel van de hokken GTO650 en KC9350) ontbreekt de soort desondanks.

Gedurende de lange hoogwaterperiode van begin 1995 moet zij terrein prijsgegeven hebben. De dichtheden in de veertig jaar oude oobossen in de Millingerwaard zijn een veelvoud lager dan in de voorgaande jaren.

Een speciale voorkeur lijkt *H. riparius* te hebben voor buitendijks populieren- en wilgenbossen met een reliëf van slootjes, greppels en rabatten. Wanneer ook dekking voorhanden is in de vorm van stenen, dood hout en dikke pakketten bladstrooisel is de soort op deze beschaduwde plekken in zeer hoge dichtheden present. *Hyloniscus riparius* en *Trachelipus rathkii* zijn in deze bossen de enige pissebedsoorten.

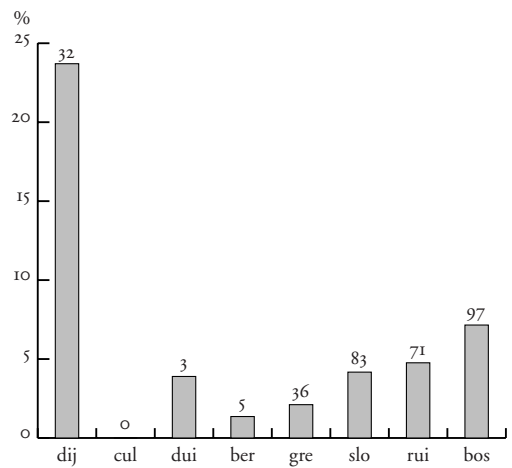
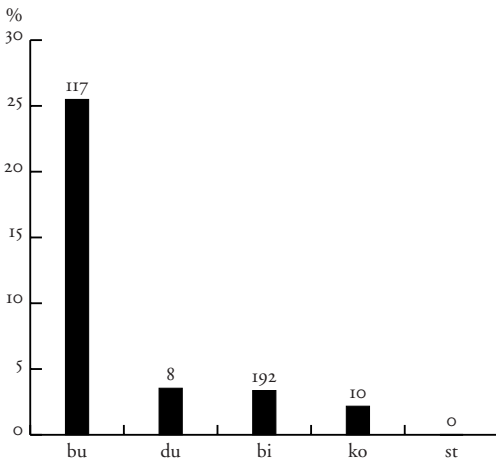
In de open delen buitendijks (greppels, weilanden, rivierduinen) ontbreekt de soort. Op die plaatsen komt alleen nog *T. rathkii* voor. Aan de rivierzijde van de winterdijk zelf is *H. riparius* algemeen (fig. 26). Dijkvakken die in het kader van het 'Deltaplan Grote Rivieren' versneld zijn opgehoogd zijn binnen een, twee jaar al weer volledig bezet.

Ook binnendijks komt *H. riparius* voor. De soort is gevonden in een populierenaanplant, in wilgenstruweel en ruig rietland, op greppelkanten, in de oeverzone van plassen en sloten en aan beide oevers van kanaal 'Het Meer'. De dieren zitten onder stenen, hout, in het strooisel en onder de begroeiing. Op minder beschaduwde plaatsen trekken ze zich terug in de bodem, in ritten van mollen, gangen van spits- of veldmuizen, en onder maaisel van slootkanten. Aan de oevers van



Figuur 25
Verspreiding in de Ooij.

Figure 25
Distribution in the Ooij.



Figuur 26
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 26
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

'Het Meer' leven grote populaties in de grindlaag. In het open landschap lijken schuilplaatsen (grind, dood hout, plantaardig afval, een dikke bladstrooisellaag) voor de soort van groot belang. Midden in de zomer kunnen ze zich diep in de aarde terugtrekken.

Het relatieve aandeel van *T. pusillus* neemt, vermoedelijk onder invloed van concurrentie, merkbaar af waar de dichtheden van *H. riparius* hoog zijn.

Eén keer is de soort in een droge berm gevonden onder een verkoelde boomstam, en één keer in een weiland in molshopen, ver van een bosrand. Blijkbaar kunnen deze vlugge lopers minder geschikte plaatsen goed overbruggen.

Een eigenaardige waarneming betreft een dragend vrouwtje dat in een droge, zandige berm onder een stuk hout zat, omringd door een gesloten kringetje van haar eigen uitwerpselen. Dit vrouwtje is blijkbaar dagen lang op precies dezelfde plek blijven zitten. Het kan zijn dat zij onder het hout toevlucht gevonden heeft en er 'ingesloten' is geraakt doordat de omgeving te droog voor haar werd. Vrouwtjes met een broedzak zijn heel kwetsbaar. Bij diverse soorten is opgemerkt dat zij de vochtigere en stabielere microbiotopen opzoeken (zie Broedbiologie deel 2) en dat ze gedurende de broedtijd minder activiteit vertonen.

Beyer (1964) vond *L. hypnorum* in Midden-Duitsland op zeer natte, kwelrijke en regelmatig overstromende plekken. *Trichoniscus pusillus* werd op de vochtige plaatsen gevonden en *H. riparius* op de vochtige en, zoals gezegd, iets drogere plaatsen. Voor de Ooijpolder geldt het volgende. *Hyloniscus riparius* lijkt gebonden aan vochtige plaatsen maar verdraagt een aanzienlijke dynamiek. *Trichoniscus pusillus* heeft een permanent gelijkmatig vochtige omgeving nodig en verdraagt geen inundatie. *Ligidium hypnorum* is beperkt tot de nog nattere biotopen. De bodem dient een zodanige waterhuishouding te hebben dat de dieren in staat zijn de bewegingen van de grondwaterspiegel te volgen, want ook deze soort verdraagt nauwelijks inundatie.

Samenvattend kan *H. riparius* gekarakteriseerd worden als een rivierbegeleidende soort. Meer dan

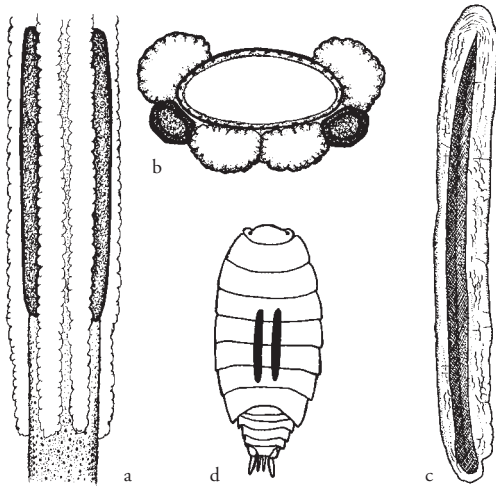
welke andere soort lijkt hij van oorsprong toegestemd voor een leven aan riviersystemen, met een scala dynamische biotopen zoals grindbanken, vloedmerken van plantaardig materiaal, ruige oevervegetaties, beverdammen en -burchten en oibossen.

Broedbiologie

De eerste vrouwtjes met broed zijn op 14 april gevonden. In de loop van de maand mei wordt een voorjaarspiek in de reproductie bereikt. Dan heeft een overgroot deel van de vrouwtjes oöste-gieten gevormd, het draagt broed of heeft de eerste mancas gebaard. Het aantal eieren of embryo's ligt tussen 6 en 26 (Gruner 1966: 9 tot 32) gemiddeld 15,6 (n = 55). De broedperiode strekt zich vervolgens uit tot half september (het laatste dragende vrouwtje is gevonden op 16 september), met in augustus een tweede, meer gespreid verloopende najaarspiek.

Gruner (1966) geeft voor de Duitse situatie een broedperiode van april tot in september, met een hoogtepunt in juli-augustus, en 'waarschijnlijk drie broedsels'. In Denemarken lijkt *H. riparius* zich slechts in juli en augustus, met één broedsel, voort te planten (Meinertz 1950). De soort treedt er in de open lucht uitsluitend synantroop op, zodat mag worden aangenomen dat de soort in Denemarken de noordgrens van haar mogelijkheden bereikt. Het gemiddelde aantal eieren voor de Deense exemplaren is bovendien opvallend laag: 7,70 (Meinertz 1951).

Gedetailleerde broedbiologische studies hebben de laatste tijd aan het licht gebracht dat veel landpissebedden tijdens hun leven maar één broedsel produceren (Willows 1984). Het feit dat er twee toppen in de reproductie zijn hoeft dus niet per se te betekenen dat één vrouwtje steeds twee broedsels heeft, maar kan erop wijzen dat de ene fractie vrouwtjes zich in het voorjaar, de andere zich in het najaar voortplant. Het zou kunnen dat deze zogenaamde cohort-splitting zich ook voordoet bij *H. riparius*. Toch, gezien de enorme broedintensiteit in zowel voor- als najaar, zal het eerder regel dan uitzondering zijn dat in de Ooijpolder vrouwtjes van *H. riparius* twee keer tot broeden komen.



Figuur 27
Hyloniscus riparius vrouwtje.
a. onderaanzicht van de tegumentale klieren (gearceerd) met darmkanaal en de vier lobben van de hepatopancreas, b. dwarsdoorsnede, c. detail van een kalkklier, d. habitus met positie en relatieve afmetingen van de kalkklieren.

Figure 27
Hyloniscus riparius female.
a. dorsal view showing the position of the tegumental glands (dotted) which contain calciumcarbonate, with gut and four lobes of the hepatopancreas, b. cross-section, c. enlarged detail of a gland, d. whole animal showing position and relative dimension of tegumental glands.

Juvenielen

In de winter kan men nog geregeld juvenielen aantreffen in alle leeftijdsklassen vanaf het eerste vervellingsstadium. Klaarblijkelijk worden laat in het jaar geboren jongen sterk in hun ontwikkeling geremd onder invloed van lagere temperaturen, naar analogie van wat Frankel (1979) vond voor *T. pusillus*.

Ziekten en parasieten

Er zijn vijf violetblauwe dieren van *H. riparius* gevonden, wat wijst op besmetting met een iridovirus (Wijnhoven & Berg 1999). In populaties in de uiterwaarden is het iridovirus niet gevonden, waarschijnlijk omdat de belangrijkste verspreider van de ziekte, *T. pusillus*, daar niet voorkomt.

Opmerkingen

Van enkele soorten pissebedden is bekend dat zij vóór de vervelling kalkreserves aanleggen die vervolgens worden geresorbeerd in het nieuw gevormde exoskelet. Bij *Porcellio scaber* en andere Porcellionidae, Oniscidae, Armadillidiidae zijn de reserves als witte vlekjes zichtbaar op de sternieten. Bij de Trichoniscidae ontbreken deze witte velden.

Geregeld zijn vrouwtjes van *H. riparius* gevangen met twee relatief grote, langwerpige organen, tot 1,1 mm lang en ongeveer 0,12 mm breed (fig. 27a,b). Ze liggen links en rechts tegen het darmkanaal en worden ingesloten door de vier lobben van de hepatopancreas. Zij bevinden zich ongeveer ter hoogte van het derde tot en met het zevende lichaamssegment (fig. 27c). Soms zijn ze vanaf de onderzijde van het intacte dier door de sternieten heen al goed herkenbaar. De structuur van deze organen is hard, doorzichtig, massief kristallijn. Ze breken gemakkelijk doormidden waarbij een scherp breukvlak ontstaat. In een druppeltje zuur gelegd lost de inhoud in korte tijd op onder vorming van gasballetjes. Er blijft een leeg omhulsel van een cellaag dikte over. Het donkere centrale deel wordt ook door een cellaag omgeven.

Alles wijst erop dat het kalkreserves betreft die worden aangelegd in zogenaamde tegumentale klieren (Stevenson 1961). Het meest ontwikkeld zijn deze klieren steeds bij vrouwtjes met een broedbuidel of nog niet ontwikkelde oöstegieten. Het opbouwen van dergelijke aanzienlijke calciumvoorraden lijkt dus belangrijk voor het aanleggen van de broedplaten en voor de kalkvoorziening van de groeiende embryo's. Maar de mannetjes kunnen naar verhouding eveneens forse kalkklieren bezitten. Vermoedelijk dus worden de kalkreserves ook aangesproken bij iedere normale vervelling, waarbij een deel van het calciumcarbonaat wordt geresorbeerd in het nieuw gevormde exoskelet. Daarom zou verwacht mogen worden dat *H. riparius* in zekere mate kalkminnend is. In deel 2 wordt uitgewerkt dat de soort in het onderzoeksgebied de meest kalkrijke bodemtypen lijkt te prefereren.

Uit het feit dat *Hyloniscus riparius* in 34 kilometer-hokken van de Ooijpolder gevonden is maak ik op dat de soort hier al zeker enkele decennia aanwezig is. Het eigenaardige verspreidingspatroon in de Ooij (zoals dat hieronder puntsgewijs geanalyseerd wordt) laat echter ook genoeg ruimte voor de theorie dat *H. riparius* het gebied relatief recent bereikt heeft. Mogelijk is hij passief via de Waal (op drijfhou?), of actief door kolonisatie van de uiterwaarden, vanuit Midden-Duitsland in het gebied gearriveerd.

- De buitendijkse biotopen (dijken, oibossen en aanplanten) zijn voor het grootste deel bezet.
- Er kunnen twee deelpopulaties worden onderscheiden die alleen in de uiterwaarden met elkaar in verbinding lijken te staan: een westelijke bij de Groenlanden/Oude Waal en een oostelijke, in de Millingerwaard.
- De stippen vertonen een markant aaneengesloten patroon met vertakkingen die landinwaarts ‘doodlopen’. Er zijn maar weinig geïsoleerde vestigingen. Dit is in het gebied voor geen enkele andere soort gevonden.
- Vanaf de buitendijkse bossen landinwaarts gaand, komt de soort dus incidenteler voor, en op veel geschikt geachte plaatsen zijn geen dieren gevonden (zoals aan de Ooijse Graaf/Halve Galg, een hoefijzervormige oude Waalarm, centraal in het onderzoeksgebied gelegen. Vaak heb ik hier vergeefs naar *H. riparius* gezocht).
- Vanuit de belangrijkste buitendijkse bolwerken (nabij de Groenlanden en in de Millingerwaard) is *H. riparius* het verst landinwaarts doorgedrongen.

Voorlopig handhaaf ik de stelling dat *Hyloniscus riparius* zich in de Ooijpolder nog steeds uitbreidt en dat de verspreidingskaart dus een momentopname toont van die voortschrijdende kolonisatie. Ik verwacht dat de soort zich de komende jaren nog verder zal uitbreiden in Nederland (zie Zoögeografisch overzicht deel 2).

Vandel (1960) geeft *H. riparius* ook de status van ‘espèce expansive’. De soort wordt echter ook vaak met organisch afval verslept (Gruner 1966). In de uiterwaarden en op de landbouwgronden

wordt steeds allerlei organisch materiaal, grond, zand en klei verplaatst. Misschien heeft *H. riparius* op een dergelijke manier de ontzandingsplas ten noordoosten van Leuth bereikt. *Hyloniscus riparius* zou binnendijks minder voet aan wal kunnen krijgen vanwege concurrentie met *T. pusillus*, die buitendijks vrijwel ontbreekt.

Metatrichoniscoides leydigii – blind pissebedje

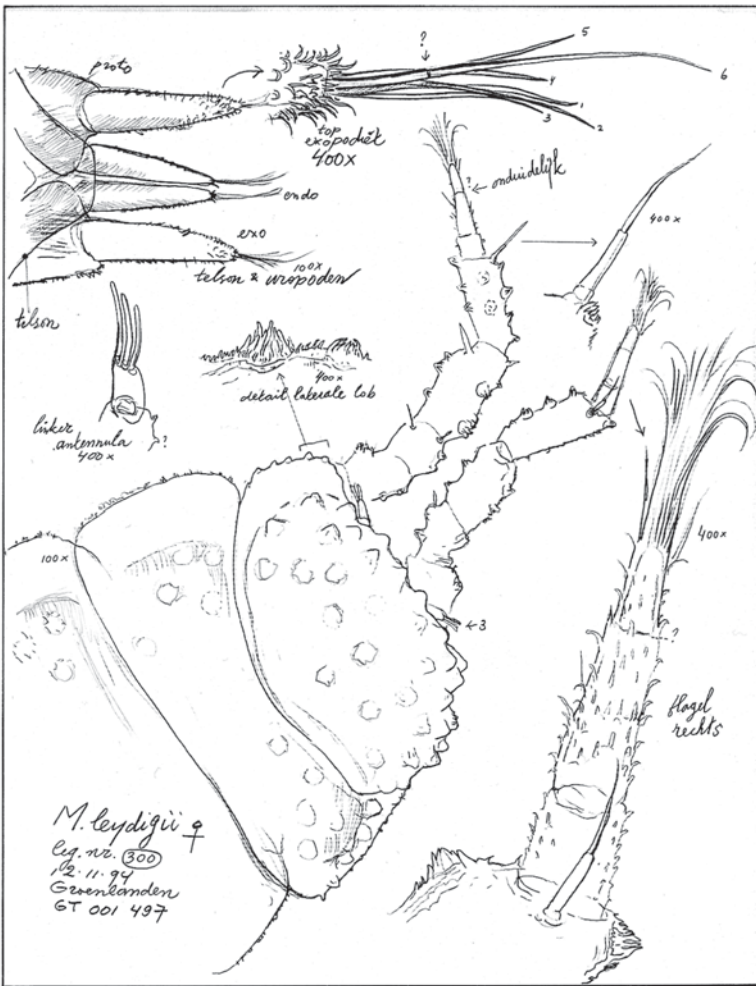
Veld- en determinatiekenmerken

Door zijn trage manier van lopen en door het volledig ontbreken van pigment maakt *M. leydigii* een fragiele indruk. De dieren zijn doorzichtig porcelijnachtig wit, waar het verteringskanaal als een zwart middenstreepje doorheen schijnt. De achterste helft van het lichaam is vaak gelig getint. De dieren zijn vrijwel blind, uitwendige ocellen ontbreken (fig. 28).

De geslachtskenmerken van de verzamelde mannetjes komen goed overeen met de beschrijvingen en figuren van Vandel (1960), Hopkin (1991) en Oliver & Meechan (1993). Hopkin (1991) meent dat in alcohol geconserveerde vrouwtjes van *Metatrichoniscoides* en *Trichoniscoides* niet van elkaar onderscheiden kunnen worden. Toch kan men, met enige ervaring, *M. leydigii* van witte exemplaren van *T. helveticus* onderscheiden, vaak zelfs in het veld met het blote oog.

Metatrichoniscoides leydigii oogt robuuster, plomper. De laterale lobben van de kop zijn hoekiger. Ook is de kop relatief breed. De epimeren van vooral de eerste drie lichaamssegmenten zijn duidelijk breder en meer horizontaal opgeboogen vergeleken met *T. helveticus*. De sculptuur van knobbeltjes op kop en thoracale segmenten is grover (fig. 37d). De afbeelding die Holthuis (1956; fig. 48, p. 142) geeft -naar Weber (1881)- is weinig karakteristiek en lijkt getekend naar een ingedroogd, vervormd exemplaar.

Een typisch kenmerk is de endopodiet van de eerste pleopood. Ook de endopodiet van de tweede pleopood van het mannetje heeft een karakteristieke vorm, met aan de top een doorzichtige, blaasvormige lob (fig. 29).



Figuur 28
 De meeste tekeningen in dit artikel zijn tot stand gekomen op basis van dit soort 'microscopische' studies. Op deze pagina met schetsen van *Metatrichoniscoides leydigii* is de sculptuur van knobbels te zien. De dieren zijn blind, pigmentloos en ze leven meestal diep in de grond. *Metatrichoniscoides leydigii* is een zeldzame soort waarvan het areaal grotendeels in Nederland ligt. Figure 28 Most drawings in this item were based on preparatory studies directly drawn from the microscope. This sheet of details of *Metatrichoniscoides leydigii* shows the conspicuous bumps on the head, antennae and body segments. The animals are blind and they lack any traces of pigment. *Metatrichoniscoides leydigii* is a rare soil-dwelling species, its distribution still being primarily restricted to The Netherlands.

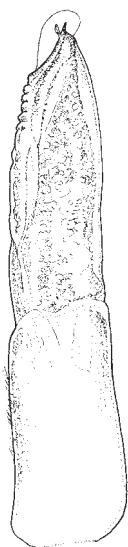
Verspreiding in Nederland

De eerste vondsten van *M. leydigii* stammen uit 1880. Aan het strand van de Zuiderzee vond Weber de type-exemplaren onder stenen beneden de vloedlijn. Pas in 1953 werd de soort weer in ons land gevonden, in de Biesbosch. Holthuis (1956) geeft aan dat 'zij zeer waarschijnlijk ook op andere plaatsen in ons land zal voorkomen'. Recentelijk is *M. leydigii* aangetroffen op de Waddeneilanden Texel, Terschelling en Schiermonnikoog, op verscheidene plaatsen in Noord-Holland en Zeeland (Berg 1996) en in Noord-Friesland (schr. med. M. Berg 2000). Ook op enkele locaties in

het rivierengebied zijn recente waarnemingen gedaan. Waarschijnlijk heeft deze soort een zeer klein areaal (zie Zoögeografisch overzicht deel 2). *Metatrichoniscoides leydigii* is maar van uiterst weinig plaatsen buiten Nederland bekend.

Biotoop

Heyligers (1962) meldt de soort van grienden met een rulle bodemstructuur. Volgens Vandel (1960) is het een typische bodembewonende soort, te vinden onder stenen en bij grotingangen en Oliver & Meehan (1993) noemen het een bodembewoner die rond wortels gevonden wordt



Figuur 29
Metatrachoniscoides leydigii. Endopodiet van de tweede pleopod van het mannetje.

Figure 29
Metatrachoniscoides leydigii. Endopodite of the second male pleopod.

of onder voorwerpen die op de grond liggen. In Groot-Brittannië is de soort synantroop en tot nu toe alleen aangetroffen in enkele tuincentra.

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 30, 31)

In de Ooijpolder is *M. leydigii* in 22 hectarehokken gevonden, waarmee het een van de zeldzaamste soorten lijkt te zijn. Wanneer in het veld een dier aangetroffen werd, is de directe omgeving intensiever nagezocht, maar meestal zonder resultaat. Slechts op vier plaatsen is meer dan een enkel exemplaar gevonden.

Een wijfje zat na een periode van hoogwater onder een aangespoeld stuk hout aan de winterdijk. De overige dieren zijn in de bodem gevonden: twee keer aan een dijktalud, aan greppelkanten, in een strook bos en twee keer op een braakliggende akker. Eén dier zat in een mierennest. In de meeste gevallen leven ook de twee andere bodembewonende soorten *T. helveticus* en *Haplophthalmus mengii* in de directe omgeving. De meeste vindplaatsen zijn vrij humusarm.

Geslachtsverhouding

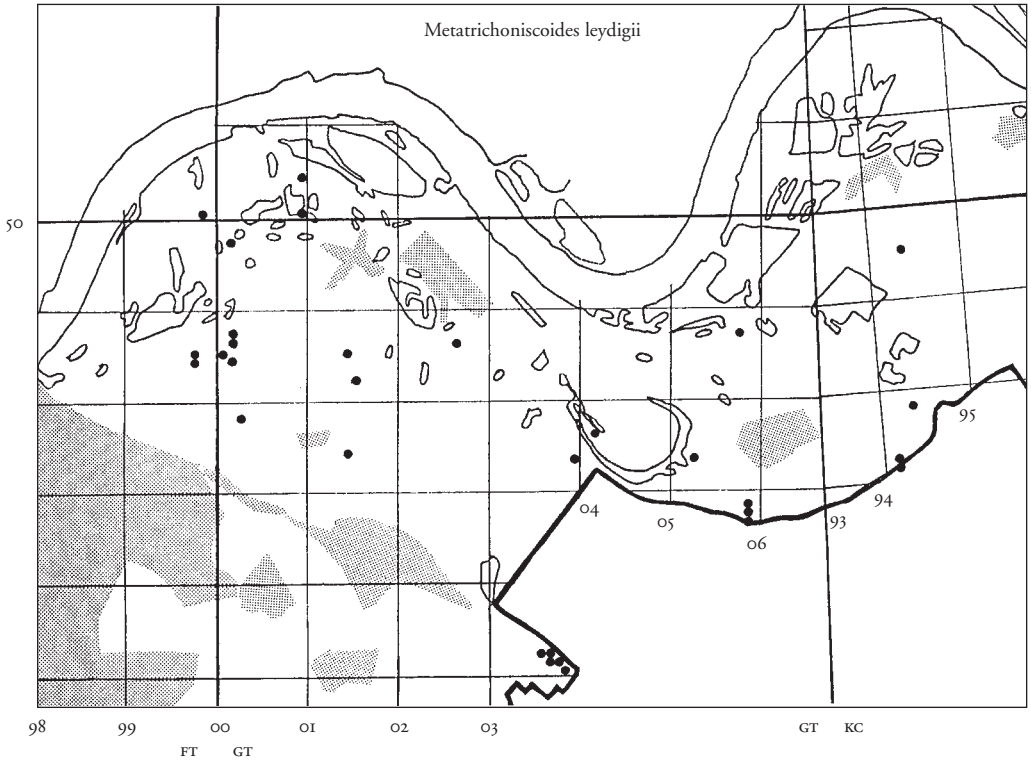
In de collectie bevinden zich 31 exemplaren: twee adulte en drie juveniele mannetjes, 13 vrouwtjes, vier vrouwtjes in het eerste broedstadium, drie vrouwtjes met broed, twee juveniele vrouwtjes en vier juvenielen die nog te jong zijn voor het bepalen van de sekse.

Broedbiologie

Aan een greppel zijn de volgende broedgegevens verzameld: een vrouwtje met negen eieren in de broedzak (13 mei); een vrouwtje met drie eieren, en een vrouwtje met zes volgroeide mancas, op het punt de broedzak te verlaten (20 juni); drie vrouwtjes met aangelegde broedplaten (27 juni); een vrouwtje met aangelegde broedplaten en drie juvenielen (25 augustus). Van de zeven vrouwtjes in een der reproductiestadia zijn er zes gevonden op een diepte van 10 tot 35 cm en slechts één ondieper dan 10 cm.

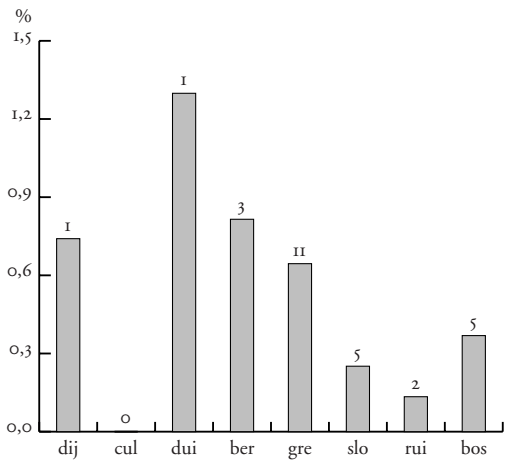
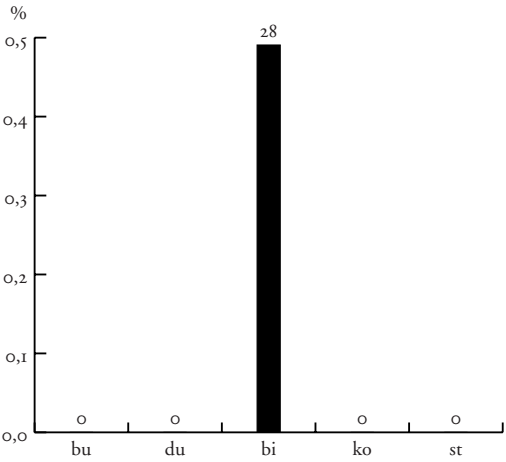
Juvenielen

Juveniele mannetjes van *M. leydigii* kunnen al vanaf stadium 3 (na twee vervellingen) herkend worden. In dit stadium is het zevende pootpaar nog niet volledig ontwikkeld. De pleopoden zijn reeds zover gedifferentieerd dat determinatie mogelijk is. In figuur 32 (getekend naar een permanent preparaat) zijn de twee poten van het zevende segment te zien in hun binnenwaarts gerichte positie, plat tegen het sterniet gedrukt. Dit aangelegde zevende pootpaar vindt men ook bij andere juveniele Trichoniscidae. Heel kenmerkend voor *M. leydigii* is de langwerpige rechthoekige vorm van het basale lid van de eerste endopodiet, en het ongeveer even lange, tamelijk forse, distale lid. Er zijn negen juvenielen gevangen, waaronder vijf ouder dan stadium 2: drie mannetjes en twee vrouwtjes. Het aandeel mannetjes is onder de juvenielen waarschijnlijk groter dan onder de adulten, waarvan maar twee mannetjes zijn verzameld op 20 vrouwtjes. Mogelijk worden er evenveel mannetjes als wijfjes geboren en daalt de geslachtsverhouding in de loop van de zomer doordat de mannetjes eerder doodgaan, een verschijnsel dat ook voor bijvoorbeeld *T. helveticus* is gevonden.



Figuur 30
Verspreiding in de Ooij.

Figure 30
Distribution in the Ooij.



Figuur 31
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

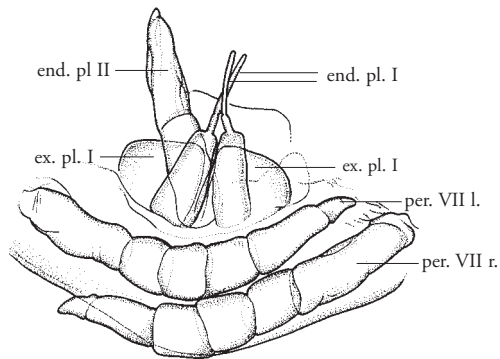
Figure 31
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

Opmerkingen

Het aantal waarnemingen staat in geen enkele verhouding tot dat van de twee algemene bodempissebedden *T. helveticus* en *H. mengii*. Pas na twee jaar veldwerk is het eerste exemplaar gevonden. Dit alles hoeft niet te betekenen dat *M. leydigii* ook werkelijk zeldzaam is. Waarschijnlijk wordt de soort stelselmatig onderbemonsterd omdat de dieren diep in de grond leven. Een aanwijzing hiervoor is het rudimentaire gezichtsvermogen van *M. leydigii*. De kaartstippen hebben dan ook het karakter van een willekeurige spreiding, met uitzondering van die plaatsen waar dieper in de grond gegraven is, op zoek naar *T. helveticus* en *H. mengii*. Een groot deel van de dieren is gevonden op een diepte tussen 10 en 35 cm.

Waarschijnlijk houdt deze soort zich vooral op in de onderste regionen van de open-capillaire zone, waar de bodemlucht constant volledig met waterdamp verzadigd is. De grens tussen open- en volcapillaire zone verschuift geleidelijk in de loop van de seizoenen met het grondwaterpeil. Maar wanneer de grond regenwater te verwerken krijgt, kunnen vrij plotseling ook de wijdere gangen en holten voor korte of langere tijd met water worden opgevuld. *Metatrichoniscoides leydigii* zou dus in dit betrekkelijk dynamische bodemmilieu, beter dan *T. helveticus* en *H. mengii*, onder water moeten kunnen overleven. Enkele literatuurvermeldingen lijken te bevestigen dat de soort kan voorkomen in milieus met een sterk wisselende waterhuishouding. Het betreft met name vindplaatsen van beneden de vloedlijn: in het -toenbuitendijkse getijdengebied van de Biesbosch (Heyligers 1962) en aan het strand van de Zuiderzee (Weber 1881). Ook M. Berg (schr. med. 1995) vond *M. leydigii* in Noord-Holland en op de Waddeneilanden recentelijk enkele malen beneden en aan de vloedlijn.

De schaarse vondsten van *M. leydigii* zeggen maar weinig over zijn biotoopvoorkeur. Ook in Noord-Holland is de soort recent vaker gevangen, maar doorgaans een enkel exemplaar per vindplaats. Ook hier kon tot nu toe geen patroon in de waarnemingen ontdekt worden. Naar mijn mening is



Figuur 32

Onderaanzicht van een juveniel mannetje *Metatrichoniscoides leydigii*, met het zevende pootpaar in de originele positie (per.vii r. and per.vii l.), het eerste paar pleopoden (pl.i) en een van de endopodieten van de tweede pleopode (end. pl.ii).

Figure 32

Ventral view of a juvenile male of *Metatrichoniscoides leydigii*, showing the seventh pair of legs in their original position (per.vii r. and per.vii l.), the first pair of pleopods (pl.i) and one of the endopodites of the second pleopod (end. pl.ii).

M. leydigii oorspronkelijk afkomstig van de zee kust en is de opmars naar het binnenland van relatief recente datum. Daarom preferereert (of verdraagt) de soort 'nog steeds' betrekkelijk dynamische milieus en kan hij leven in tamelijk humusarme bodems en diep in de grond waar de waterhuishouding meer dynamiek vertoont. Deze niche kan in ieder geval niet door andere bodembewonende soorten zoals *T. helveticus* en *H. mengii* ingenomen worden.

Toch blijft *M. leydigii* vooralsnog een van de meest mysterieuze landpissebedden, zeker wanneer we de eigenaardige historie van deze soort in de literatuur bezien en de fragmentarische kennis van haar huidige verspreidingsgebied.



Figuur 33
Trichoniscoides helveticus is meestal wit met vlekjes in de mooiste oranje/roze tinten. De ocel is oranje tot roodbruin.

Figure 33
Most specimens of *Trichoniscoides helveticus* are creamy white flushed with bright pink or orange, giving this species a delicate, pretty appearance. The ocellus is orange to reddish brown.

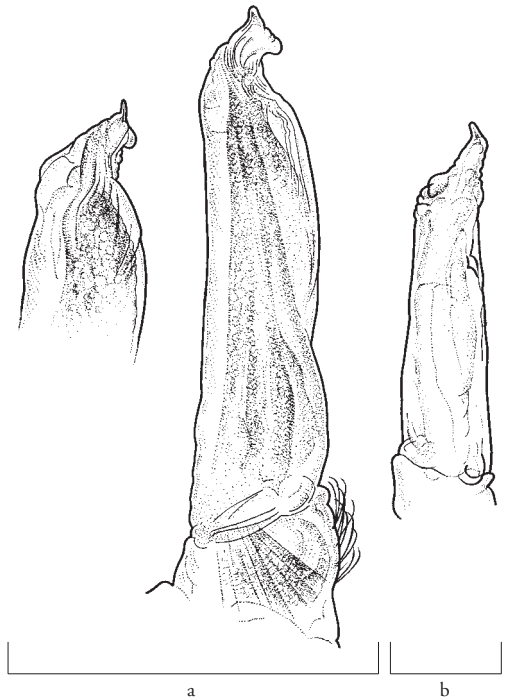
Trichoniscoides helveticus – rivierkleipissebedje

Veld- en determinatiekenmerken

Trichoniscoides helveticus is in de meeste gevallen bij oogopslag herkenbaar aan een oranje-roze 'neon'-tint die vooral de achterhelft van het lichaam, als een vage lengtestreep, kleurt. Sterk oranje-roze gekleurde exemplaren bezitten ook steeds veel oogpigment, dat vanuit de ocel straalsgewijs in vertakte chromatoforen kan uitlopen (fig. 33). Naarmate de dieren ouder worden kan de intensiteit van de kleur toenemen. Mannetjes zijn gemiddeld intensiever oranje dan vrouwtjes. Zo zijn oude mannetjes -in de herfst- het sterkst gepigmenteerd. Ze kunnen vrijwel helemaal oranje zijn.

Het donkerroodbruine oogpigment is van dezelfde samenstelling als het lichaamspigment, alleen sterker geconcentreerd en gelokaliseerd.

Bij de zeldzame exemplaren die volkomen romig wit zijn ontbreekt dan ook vaak de oogkleurstof, zodat in het veld verwisseling met *Trichoniscus pygmaeus* of *Metatrachoniscoides leydigii* mogelijk is.



Figuur 34
Trichoniscoides helveticus.
a. twee aanzichten van de endopodiet van de tweede pleopod van een volwassen mannetje, b. de endopodiet van de tweede pleopod van een juveniel mannetje, getekend in dezelfde verhouding.

Figure 34
Trichoniscoides helveticus.
a. two views of the endopodite of the second pleopod of an adult male; b. the endopodite of the second pleopod of a juvenile male. Drawing sizes are proportional.

De oranje-roze kleur vervaagt snel bij dieren die in alcohol (70%) bewaard worden. Zelfs sterk gekleurde exemplaren zijn na ongeveer twee weken volkomen wit, de ogen verkleuren van roodbruin via oranje naar wit. Vrouwtjes zijn dan niet te onderscheiden van eveneens ontkleurde, kleine vrouwtjes van *T. albidus*.

Juvenielen van *Hyloniscus riparius* kunnen verraaderlijk veel op *T. helveticus* lijken (zie soortbespreking *H. riparius*).

Het meest betrouwbare determinatiekenmerk is in alle gevallen de vorm van de endopodiet van de

tweede pleopood van het mannetje, die als een 'kippenbotje' in twee binnenwaarts gerichte knobbeltjes eindigt (fig. 34a). De pleopoden hoeven hiervoor niet steeds uitgerepareerd te worden, want dit kenmerk is onder het binoculair (60x) goed zichtbaar. De vorm van deze endopodiet is voldoende discriminerend om verwisseling te voorkomen met andere in Nederland levende of te verwachten soorten van het geslacht *Trichoniscoides* (zoals *T. sarsi*, Berg & Wijnhoven 1997). Bij jonge mannetjes (in stadium 4) is het uiteinde van deze endopodiet nog niet gedifferentieerd maar toegespitst (fig. 34b). De vorm van onder meer de endo- en exopodiet van de eerste pleopood is wat variabel, afhankelijk van individu en leeftijd. Hoogstwaarschijnlijk heeft de variëteit *T. helveticus topiarius* (Graeve, 1913) daarom geen validiteit (Wächtler 1937, p. 253-254). Ik verwacht dat de beschrijving van Graeve gebaseerd is op juveniele mannetjes, waarin een aantal van deze variabele kenmerken gecombineerd optreden.

Verspreiding in Nederland

Trichoniscoides helveticus was tot voor kort in Nederland slechts bekend van Zuid-Limburg, waar deze op een paar plaatsen verzameld is (Holthuis 1956). Enkele persoonlijke waarnemingen wijzen op een wijde verspreiding in dit provinciedeel. De soort is recent gevonden langs de IJssel bij Zutphen en ten westen van Nijmegen op kleigronden langs de Waal en de Nederrijn (Berg 1996). *Trichoniscoides helveticus* komt in ons land zeer waarschijnlijk niet voor buiten Zuid-Limburg en het rivierengebied. Op de Holocene zeekleigronden wordt deze soort vervangen door de zeer nauw verwante *T. sarsi*.

Biotoop

Volgens Holthuis (1956) komt *T. helveticus* vooral voor in tuinen en bossen, meestal onder stenen, tussen mos of in humus. Hopkin (1991) noemt het een soort die onder diepliggende stenen zit of gevonden kan worden door in de grond te graven.

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 35, 36)

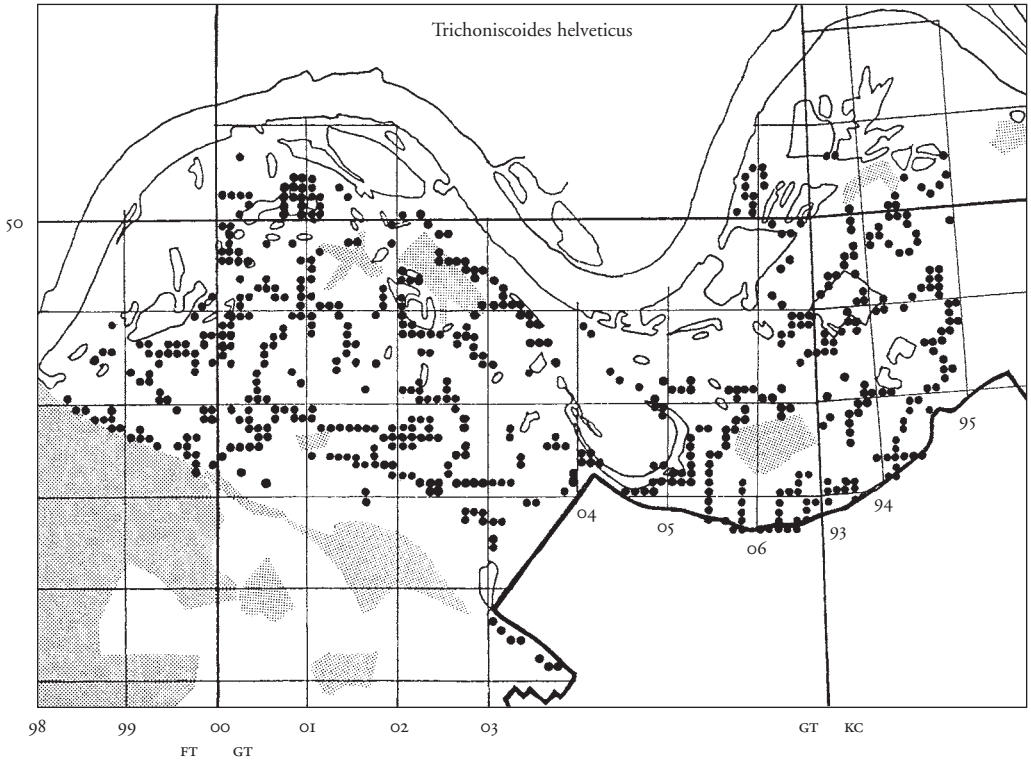
Op de binnendijks gelegen stroomruggonden van de Ooijpolder is *T. helveticus* een gewone soort te noemen. Het is er zelfs de algemeenste bodembewonende pissebed, overal aanwezig langs greppel- en slootkanten, in de buurt van tunneltjes en duikers, aan de randen van plassen en vochtige bossen. De soort is gevonden op het terrein van een tuincentrum en in enkele tuinen. De presentie van 41% op het totale aantal bezochte hectarehokken mag voor zo'n kleine en opvallende bodempissebed hoog worden genoemd. *Trichoniscoides helveticus* komt in ongeveer dezelfde biotopen voor als *Haplophthalmus mengii*, en heel vaak in diens gezelschap: in rulle, vochtige klei met een hoge bodemactiviteit van regenwormen en andere invertebraten, in oude molshopen, onder stenen, slootmaaisel en vochtige stukken hout. Eén keer is de soort op grotere diepte gezocht en is hierbij tot op 80 cm in de bodem aangetroffen. Aan oevers zitten de dieren ook oppervlakkig in het natte strooisel. Enkele malen zijn ze in nesten van de mier *Lasius flavus* gevonden (zie Biotopen deel 2).

Buitendijks kan *T. helveticus* slechts doordringen op hoger gelegen dijkbanken, op steenfabrieksterreinen en bekade toevoerwegen. De soort lijkt nog iets minder bestand tegen overstromingen dan *H. mengii*. *Trichoniscoides helveticus* is in de uiterwaarden gevonden in een pas geloste vrachtwagenlading kleigrond, wat aantoonde dat deze soort door menselijk handelen makkelijk verspreid kan worden. De stuwwal en de rivierduinen zijn ongeschikt, omdat deze 's zomers te droog zijn.

De soort vormt, samenvattend, een kenmerkend fauna-element van de binnendijkse stroomruggonden en de overgangen naar de kommen.

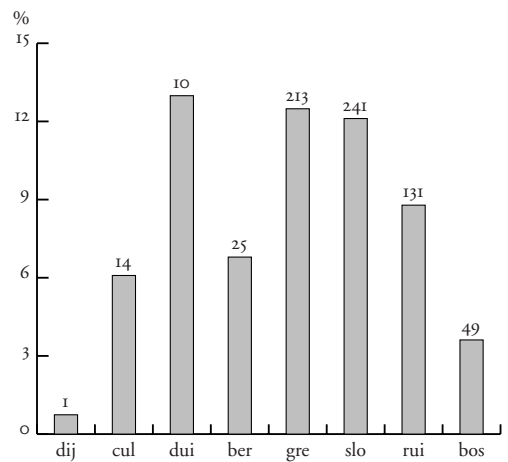
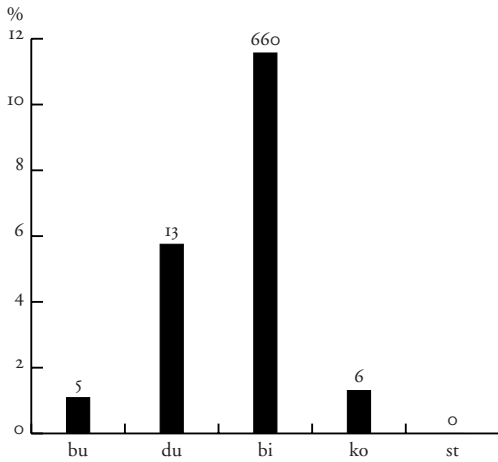
Geslachtsverhouding

De fractie mannetjes op het totaal bedraagt 39% (n = 760). De mannetjes leven waarschijnlijk korter dan de vrouwtjes. De sekseratio van de juvenielen is eenvoudigweg 1:1.



Figuur 35
Verspreiding in de Ooij.

Figure 35
Distribution in the Ooij.



Figuur 36
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 36
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

Broedbiologie

Tijdens de inventarisatieperiode heb ik de broedbiologie van *T. helveticus* meer in detail bekeken. Die uitgebreide resultaten zullen elders worden gepresenteerd (Wijnhoven in prep.).

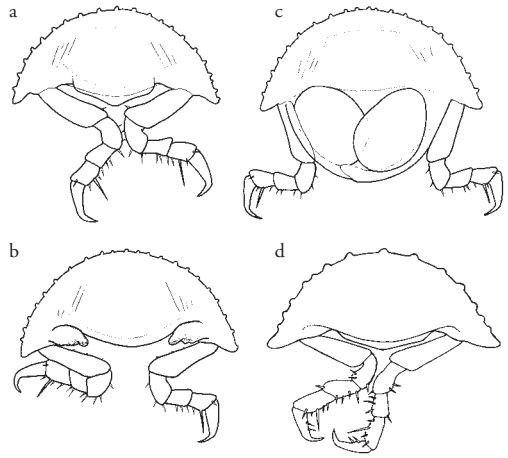
De enige literatuuropgave over de voortplanting van deze soort stamt van Vandel (1960): 'vrouwtjes met broed zijn in mei gevangen'.

In het geïnventariseerde gebied is het vroegst broeddragende vrouwtje gevonden op 23 april, het laatste op 3 oktober. Voor de vorming van de broedbuidel zijn twee vervellingen nodig (fig 37a,b,c). Dit geldt voor alle landpissebedden. In figuur 37c is te zien dat de broedbuidel bij *T. helveticus* naar verhouding enorme afmetingen bereikt. Het aantal eieren of embryo's varieert afhankelijk van het formaat van het dier van 3 tot 12 en is gemiddeld 7,7 (n = 30).

Bij veel van de kleine bodempissebedden lijkt de fractie vrouwtjes met broed klein tot zeer klein. Ook voor *T. helveticus* uit de Ooij zijn in eerste instantie vergelijkbaar lage percentages gevonden. Tijdens de gebruikelijke inventarisaties zijn slechts zeven dragende dieren gevangen op een totaal van 248 vrouwtjes. Het geeft een verhouding van 2,8% zich voortplantende vrouwtjes. Gecombineerd met de kleine aantallen eieren per vrouwtje kan dit onmogelijk de werkelijke reproductie benaderen. Een verklaring voor deze discrepantie is hier gezocht in de wijze waarop de soort is geïnventariseerd. *Trichoniscoides helveticus* is vooral uit de bovenste 10 cm van de bodem verzameld. Maar deze soort zit vaak veel dieper in de grond, zodat het inventarisatiemateriaal geen ware steekproef uit de populatie vertegenwoordigt. De meeste vrouwtjes met een broedsel zijn verzameld op een diepte van 10 tot 35 cm. Deze waarnemingen geven aan dat vanaf het voorjaar tot in oktober ieder volwassen vrouwtje een broedsel produceert. In deel 2 van dit artikel wordt dat toegelicht.

Dichtheden

Ondanks hun kleine formaat kunnen de dieren van deze soort vrij vlug lopen. Anders dan *Haplophthalmus*, verstarren ze bij verstoring niet. Men vindt meestal in een liter grond, van



Figuur 37

Dwarsdoorsnede op het derde segment van een vrouwtje *Trichoniscoides helveticus*.

a. niet broedend, b. eerste broedstadium, c. tweede broedstadium met twee oöstegieten en twee eieren, d. dwarsdoorsnede op het derde segment van een vrouwtje *Metatriconiscoides leydigii*.

Figure 37

Cross section of the third body segment of a female *Trichoniscoides helveticus*.

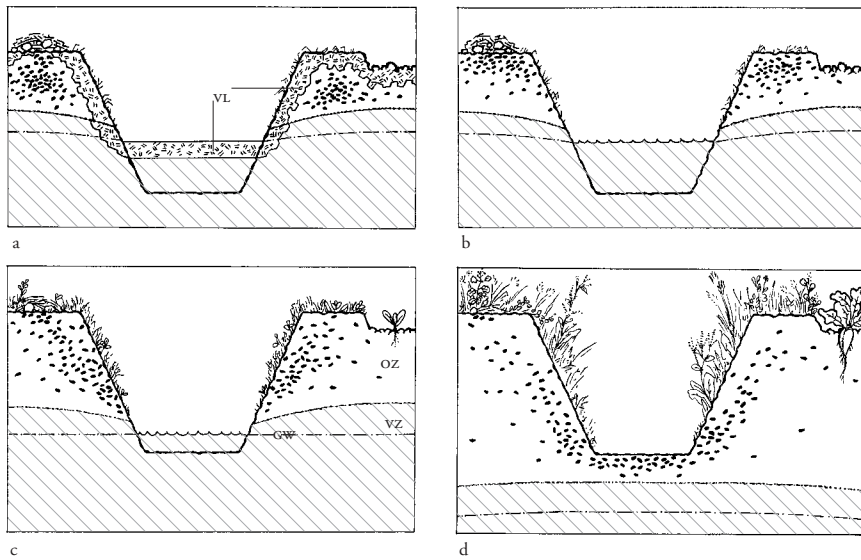
a. non-reproductive, b. first reproductive stage, c. second reproductive stage, showing two oostegites and two eggs, d. cross section of the third body segment of a non-breeding female *Metatriconiscoides leydigii*.

bijvoorbeeld een greppelkant, slechts één tot acht exemplaren. Van plek tot plek kan dat nogal uiteenlopen waarbij losse, rulle bodemstructuren favoriet blijken. De soort treedt nooit in aggregaties op en het hoort zelfs tot de uitzonderingen twee dieren bij elkaar aan te treffen. Alleen mancas (juvenielen vóór hun eerste vervelling), kennelijk afkomstig van hetzelfde broedsel, zitten soms in een groepje bij elkaar.

In de zomer kunnen ze zich aan slootranden concentreren, waarbij hogere dichtheden kunnen worden bereikt, tot rond tien exemplaren per liter grond.

Ziekten en parasieten

Er zijn drie vrouwtjes verzameld met symptomen van besmetting met een iridovirus, op plaatsen



Figuur 38

Migratie van *Trichoniscoides helveticus* aan greppels. VL = vorstlaag, OZ = open-capillaire zone, GW = grondwater, VZ = vol-capillaire zone.

a. 's winters bij een bevroren grond, b. gedurende zachte winterperioden, c. in het voorjaar, d. onder droge zomerse omstandigheden.

Figure 38

Observed migratory pattern of *Trichoniscoides helveticus* in ditches. VL = frostlayer, OZ = open-capillary zone, GW = groundwater, VZ = full-capillary zone.

a. in frosty periods in winter, b. mild weather conditions in winter, c. in spring, d. in dry summer periods.

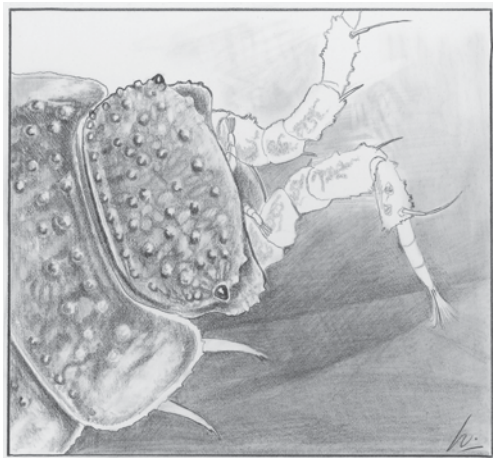
met veel geïnfecteerde exemplaren van *T. pusillus*. De dieren vertonen een lichtblauwe was die over de normale, oranje kleur heen ligt. Een besmet vrouwtje, dat levend verzameld is, stierf na negen dagen (Wijnhoven & Berg 1999).

Opmerkingen

Het voorkomen van *T. helveticus* is beperkt tot de zogenaamde geëerde capillaire zone in de bodem. Dit zijn plekken die vochtig zijn, maar door de vele poriën wel zuurstofrijk. In bodemlagen waar het te droog, warm, te nat, te koud of te zuurstofarm is komt de soort niet voor. De genoemde zone is niet gefixeerd, maar verschuift met het weer en de seizoenen. De belangrijkste factor hierbij is de grondwaterstand, maar ook vorst en regen kunnen een rol spelen. Als de grondwaterstand hoog is (zoals in de winter) zijn

de diepere bodemlagen verzadigd met water (de volcapillaire zone genoemd) en is hier te weinig zuurstof beschikbaar. De dieren zitten dan hoog in de bodem, op greppelkanten tot aan het aangrenzende bouw- of grasland. In de zomer zijn de bovenste lagen te droog en de pissebedden dalen dan af tot in de bodem van de uitdrogende greppelbeddingen of ze concentreren zich aan de randen van sloten (fig. 38).

Ook vorst beperkt het voorkomen van *T. helveticus*. Tijdens een winterperiode, waarbij de grond plaatselijk 10 tot 15 cm diep bevroren was, zijn enkele exemplaren van *T. helveticus* gevonden op ongeveer 15 cm onder deze vorstlaag. Het merendeel van de populatie trekt zich 's winters nog verder in de grond terug. In sommige omstandigheden kunnen de volcapillaire zone en vorstgrens elkaar voor langere tijd ontmoeten, waardoor er



Figuur 39
Trichoniscoides albidus is 'pokdaliger' en matter dan *Trichoniscus pusillus*. De poten, antennen en uropoden zijn wit.

Figure 39
Trichoniscoides albidus has transverse rows of small bumps, whereas *Trichoniscus pusillus* has a smooth and glossy dorsal surface. The legs, antennae and uropods are white.

geen geschikt leefgebied voor *T. helveticus* overblijft en de soort plaatselijk uitsterft. Dit is ook de reden waarom de soort ontbreekt in de komkleigebieden met de hoogste grondwaterstanden (zie deel 2) (fig. 36).

Dit alles verklaart waarom na regenval of na afloop van een vorstperiode *T. helveticus* zo makkelijk te vinden is (zie ook Gruner 1966, Hopkin 1991). Regenval en dooi hebben met elkaar gemeen dat in korte tijd grote hoeveelheden water door de bodem verwerkt moeten worden. Het is bekend dat regenwater tijdelijk luchtgebrek kan veroorzaken op zwaardere gronden, vooral tijdens het groeiseizoen (Kuipers 1956). Dooi met vorst in de grond kan tot verslemping leiden (Stiboka 1975) met eveneens een daling van het zuurstofgehalte tot gevolg. In januari 1996 deed zich een bijzondere situatie voor. Op een diep bevroren grond ging het regenen waarna een snelle dooiperiode inzette. Het regen- en dooiwater kon eerst moeilijk

wegzakken en stagneerde op de dieperliggende vorstlaag, met zeer natte, permafrostachtige toestanden. Pas nadat de grond bijna helemaal was ontdooid (ongeveer vier dagen na de regen) werden *T. helveticus* en *H. mengii* boven in het bodemprofiel gevonden, in groten getale. De dieren hadden opgesloten gezeten onder de bevroren bodemlagen.

De migraties van de bodembewonende pissebedden zijn, samenvattend, heel direct gerelateerd aan enerzijds de hoeveelheden bodemwater die afkomstig zijn van neerslag of dooi. Dit wordt ook wel het hangwater genoemd omdat het slechts tijdelijk in het bodemprofiel aanwezig is en vrij snel naar het grondwater wegzakt. Anderzijds treden gedurende de loop van de seizoenen migraties op die direct gerelateerd zijn aan de verticale bewegingen van het grondwater.

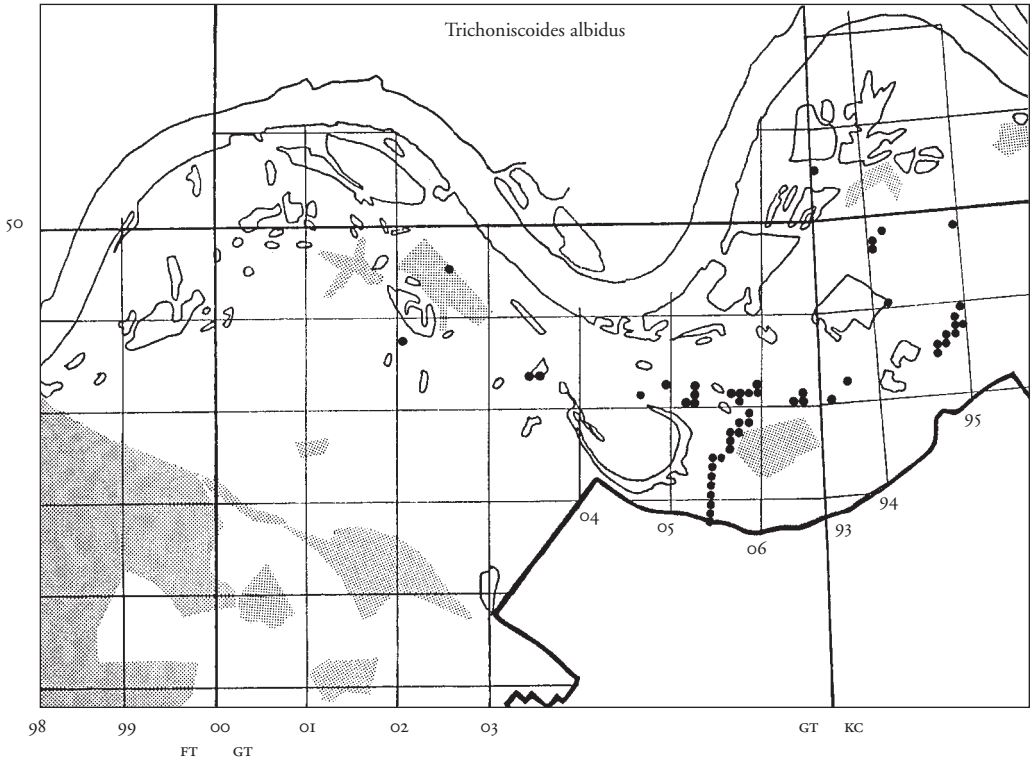
Trichoniscoides albidus – wijnroodpissebedje

Veld- en determinatiekenmerken

Trichoniscoides albidus lijkt op *Trichoniscus pusillus*. In vergelijking met die soort vallen de witte pootjes van *T. albidus* op en de vaak witte uropoden en antennen (fig. 39). Het lichaam heeft een warmere oranje-rode tint (i.p.v. een roodbruine) en de epimeren zijn lichter. De rugzijde is bezet met spitse knobbeltjes en is mat. *Trichoniscus pusillus* loopt snel en schoksgewijs, terwijl *T. albidus* zich meer, zoals *Trichoniscoides helveticus*, sluip-door-kruip-door uit de voeten maakt.

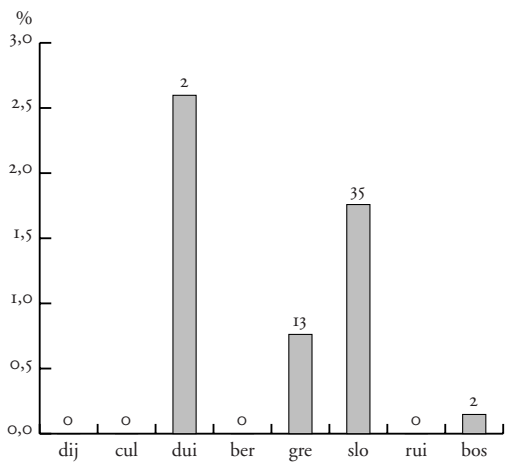
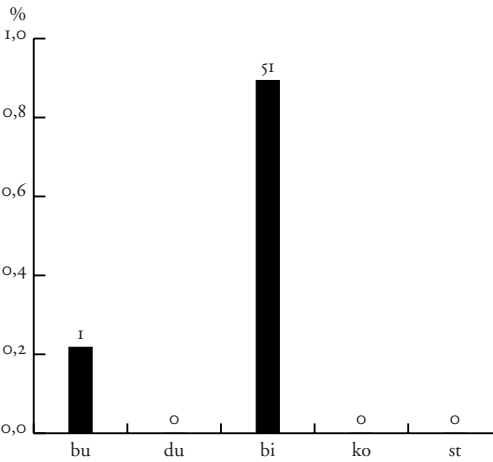
Verspreiding in Nederland

Van *T. albidus* waren in ons land tot voor kort slechts twee waarnemingen bekend, een vrouwtje in Zuid-Holland en een groot aantal exemplaren in de Brabantse Biesbosch (Holthuis 1956). Holthuis merkt op: 'Waarschijnlijk is de soort bij ons algemener dan de weinige opgaven doen vermoeden.' In de recente jaren negentig zijn inderdaad talloze nieuwe vindplaatsen bekend geworden door inventarisaties van de pissebeddenwerkgroep van EIS-Nederland (Berg 1996).



Figuur 40
Verspreiding in de Ooij.

Figure 40
Distribution in the Ooij.



Figuur 41
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 41
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

Daaruit blijkt dat *T. albidus* in het westen van Nederland, in Friesland en in Groningen op de Holocene zeekleiafzettingen een betrekkelijk gewone verschijning is.

Biotoop

Trichoniscoides albidus leeft op vochtige, humusrijke plaatsen, in het strooisel van bossen, onder stenen en vooral in met mos begroeide boomstronken (Gruner 1966). 'Vaak vindt men haar langs de kust en in de nabijheid van rivieren' (Holthuis 1956).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 40, 41)

In de Ooijpolder is *T. albidus* vrij zeldzaam. De vindplaatsen zijn alle zeer vochtig. Een kleine populatie (enkele m²) is gevonden aan een greppelkant (GTO248). Deze ligt in de buurt van een duiker die met puin versterkt is en een tuinbouwbedrijf met kassen. De dieren zaten vooral onder puin en oude bakstenen. Grote populaties bevinden zich in het oosten van het gebied, aan ontwateringssloten bij laagstamboomgaarden rond Leuth. *Trichoniscoides albidus* leeft in gezelschap van 11 andere soorten, waaronder *T. helveticus*, *Haplophthalmus mengii* en *H. danicus*. Ze houden zich op onder plantenafval en boven in de vochtige kleigrond. Binnen een meter van de waterlijn treden de grootste dichtheden op, tot ongeveer 50 exemplaren per liter grond, terwijl de soort boven aan het slootlichaam meestal ontbreekt.

Een andere vindplaats is de oever van een tichelgat, eveneens bij een fruitteeltbedrijf in de buurt. De dieren zitten er in het natte strooisel en onder stukken rottend hout. De soort is verder gevonden aan een sloot bij een recente afgraving en aan een greppel in gezelschap van onder andere *Hyloniscus riparius*.

Voor wat betreft de habitus, de kleur en het formaat lijkt *T. albidus* meer op *T. pusillus* dan op *T. helveticus*. Zo zijn *T. albidus* en *T. pusillus* waarschijnlijk ook ecologisch meer aan elkaar verwant. *Trichoniscoides albidus* leeft bij voorkeur rond de humusrijke grenslaag van strooisel en bodem. Gemiddeld leeft *T. albidus* dus minder diep in de grond dan *T. helveticus*.

Geslachtsverhouding

In totaal zijn 27 mannetjes en 67 vrouwtjes verzameld, wat een geslachtsverhouding geeft van 24%.

Ziekten en parasieten

Bij de eerstgenoemde populatie in de greppelkant werd een vrouwtje van *T. albidus* verzameld, dat besmet was met een iridovirus. Hier bevond zich ook de grootste infectiehaard van het iridovirus in het gebied. Over een oppervlak van enkele vierkante meters werden grote aantallen violetblauwe exemplaren van *T. pusillus* gezien.

Opmerkingen

Eigenaardig genoeg lijkt *T. albidus*, zoals hierboven al is gesuggereerd, in de Ooijpolder een geïmporteerde soort. Wellicht worden op plaatsen met een intensief bodemgebruik (tuinbouw, fruitteelt, kleiafgraving) geregeld dieren met plantgoed of grond aangevoerd of verspreid en kunnen populaties zich handhaven in heel vochtige en voedselrijke biotopen. Waarschijnlijk is *T. albidus* in het oosten van het gebied (bij Leuth en Keekerdome) talrijker omdat juist hier de meeste fruitteeltbedrijven zijn geconcentreerd (zie Zoögeografisch overzicht deel 2). De sterke indruk bestaat dat deze soort in de loop van de onderzoeksperiode algemener is geworden.

Trichoniscus pusillus pusillus – paars drieoogje

Veld- en determinatiekenmerken

Trichoniscus pusillus pusillus is een kenmerkende, kleine, glanzend roodbruine soort. Juvenielen hebben vaak minder pigment waardoor ze lichtbruin zijn. De volwassen dieren lijken veel op *Hyloniscus riparius*. Het oog bestaat echter uit drie ocellen die meestal dicht bij elkaar liggen. De flagel van de antenne bestaat uit maximaal vier leden (fig. 42).

Verspreiding in Nederland

In ons land is tot voor kort alleen de triploïde ondersoort *T. pusillus pusillus* gevonden (Holthuis 1956). Dit is de algemeenste vertegenwoordiger



Figuur 42

Trichoniscus pusillus pusillus is roodbruin, glad en glanzend. Een oog bestaat uit drie ocelli. Regelmatig worden violet/blauwe exemplaren gevonden, die besmet zijn met een iridovirus. In de Ooijpolder is *T. pusillus* uiterst algemeen.

Figure 42

Trichoniscus pusillus pusillus is reddish-brown, with a smooth and shiny dorsal surface. Each eye is composed of three ocelli. Quite regularly bright blue to purple coloured specimens are found, infected with an iridovirus. In the Ooijpolder *T. pusillus* is extremely common.

van de familie Trichoniscidae en zonder twijfel de talrijkste landpissebed in Nederland. In het westen van Nederland is recent ook de geslachtelijke ondersoort *T. pusillus provisorius* aangetroffen. Aan de verspreiding van *T. pusillus provisorius* is in ons land tot nu toe weinig aandacht geschonken. Er zijn in elk geval waarnemingen bekend van Noord- en Zuid-Holland en Zeeuws-Vlaanderen. In de Ooijpolder leeft uitsluitend de parthenogenetische *T. pusillus pusillus*.

Biotoop

Trichoniscus pusillus is afhankelijk van vochtige plaatsen, onder stenen en hout, tussen bladeren, mos enz. (Holthuis 1956). De soort heeft een voorliefde voor loofbos, vooral elzenbroekbos (Gruner 1966).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 43, 44)

In de Ooijpolder is *T. pusillus* de kensoort van de binnendijkse kleigronden te noemen. Hij komt er overal voor, zodat de verspreidingskaart hier vrijwel een weerspiegeling vormt van de hectare-hokken die bezocht zijn.. De soort werd gevonden aan greppel- en slootkanten, aan randen van plassen, in vochtige bermen, bossen, struwelen, tuinen, etc. De dieren zitten in humus, mos, strooisel, onder stenen, afval, papier en hout en, daar waar minder schaduw is, in de bovenste bodemlaag of ook wel dieper in de grond. De soort ontbreekt alleen op droge, meestal zandige plekken (wegbermen, sommige dijkhellingen op het zuiden).

In de uiterwaarden kan *T. pusillus* niet leven. Op de stuwwal komt de soort wijdverspreid maar in lage dichtheden voor, in het strooisel van bossen, in beekdalen en in tuinen.

Broedbiologie

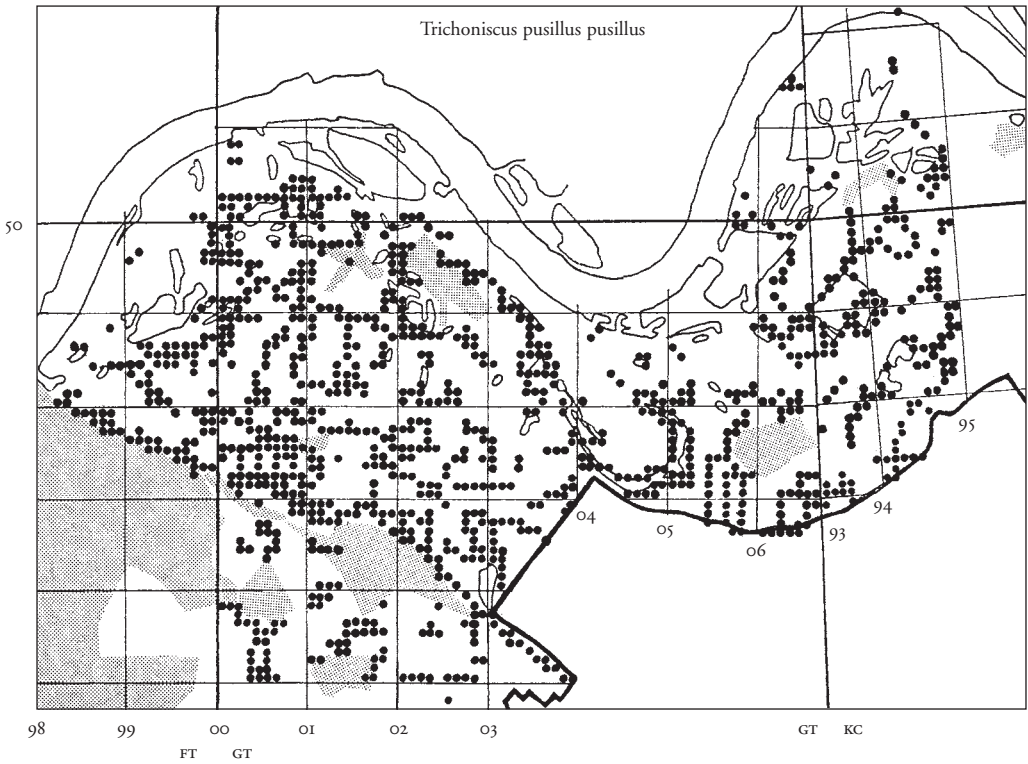
Trichoniscus pusillus is in het voorjaar de eerste soort die zich voortplant. Vanaf 17 maart zijn vrouwtjes met broed gezien en begin april draagt een groot deel van de dieren een broedzak. Bij de vroege broeders bedraagt het gemiddelde aantal eieren/embryo's 10,3 ($n = 28$; aantal eieren tussen 8 en 13; periode april, mei en juni). Op 23 maart zijn de eerste mancas verzameld. Het laatste vrouwtje met broed is van 8 oktober. De latere broedsels zijn gemiddeld kleiner (9,1, $n = 52$, aantal eieren tussen 8 en 13; periode juli tot en met oktober). Omdat de broedperiode ongeveer 8 maanden beslaat zijn juvenielen het hele jaar door te vinden.

Ziekten en parasieten

Trichoniscus pusillus is in het gebied de belangrijkste drager en verspreider van het iridovirus. Naast veldwaarnemingen van honderden blauwgekleurde exemplaren zijn 112 geïnfecteerde dieren verzameld (Wijnhoven & Berg 1999).

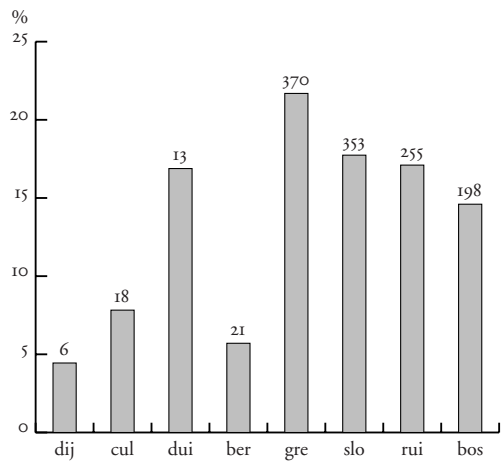
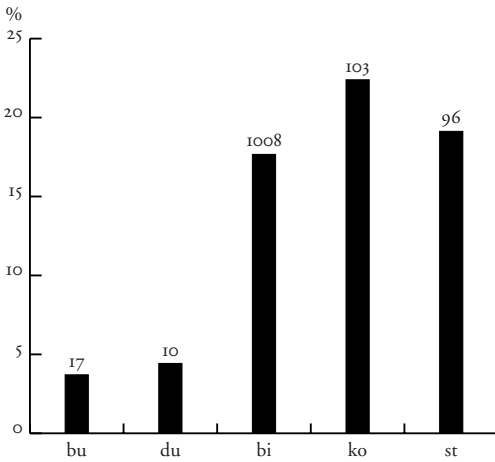
Opmerkingen

Vrijwel de hele populatie van *T. pusillus* bestaat uit vrouwtjes, die zich parthenogenetisch (ongeslacht-



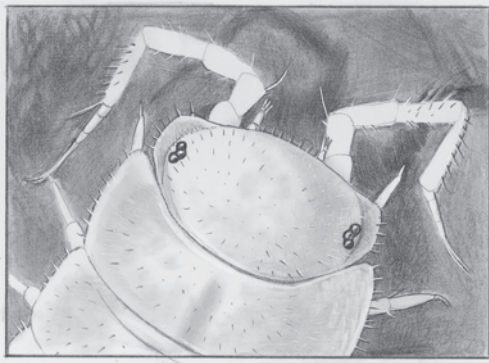
Figuur 43
Verspreiding in de Ooij.

Figure 43
Distribution in the Ooij.



Figuur 44
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 44
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).



Figuur 45

Trichoniscus pygmaeus is de kleinste landpissebed van West-Europa. Elk oog bestaat uit drie ocellen, het lichaam is wit tot geelachtig, soms met bleke oranje tinten.

Figure 45

Trichoniscus pygmaeus is the smallest woodlouse of Western Europe. The eyes are each composed of three ocelli, the body is white to creamy white, sometimes with pale orange flushes.

telijk) voortplanten. In de broedbuidel worden onbevuchte eieren afgezet waaruit door celdeling embryo's ontstaan. Zeer incidenteel komen mannetjes voor: er is één mannetje uit de Ooij verzameld. De geslachtskenmerken komen overeen met literatuurgegevens (Vandel 1960, Gruner 1966). Vanwege hun triploidie zijn deze mannetjes steriel: er kan geen normale reductiedeling optreden. Bovendien is hybridisatie tussen de twee in Nederland voorkomende vormen per definitie onmogelijk, vanwege het onderling verschillende aantal chromosomen (*T. p. pusillus* heeft 24 chromosomen, *T. p. provisorius* 16). Omdat algemeen wordt aangenomen dat *T. p. pusillus* afstamt van de geslachtelijke *T. p. provisorius* houden de meeste auteurs de naamgeving als ondersoorten aan (Gruner 1966), maar vanwege de onoverbrugbare genetische barrière zouden ze strikt genomen de status van soort verdienen (Allspach 1992). Binnen elke populatie kunnen specifieke typen worden onderscheiden die genetisch iets van elkaar verschillen. In essentie bestaat een populatie dus uit een verzameling van klonen (Christensen & Noer 1986).

Trichoniscus pygmaeus – wit driecoogje

Veld- en determinatiekenmerken

In het veld kan deze soort makkelijk verwisseld worden met kleine, lichte exemplaren en juvenielen van *Trichoniscoides helveticus*. De ogen van *T. pygmaeus* zijn echter zwart en bestaan uit drie ocellen (fig. 45), terwijl die van *T. helveticus* elk bestaan uit één roodbruine ocel. Pasgeboren juvenielen van *T. pusillus* zijn wit en op het oog lastig van volwassen exemplaren van *T. pygmaeus* te onderscheiden. Vaak is *T. pygmaeus* iets doorzichtig waardoor het spijsverteringskanaal op de achterhelft als een zwart middenstreepje afsteekt, dat begrensd wordt door een smalle zachtgele strook. De diertjes zijn gemiddeld wat slanker gebouwd dan *T. pusillus* terwijl de stekels op kop en lichaamssegmenten juist relatief groot en grof zijn. *Trichoniscus pygmaeus* is beweeglijker, wendbaarder dan *T. pusillus*. Naast witte en zachtgele dieren vindt men regelmatig zwak roze of oranje gekleurde exemplaren.

Verspreiding in Nederland

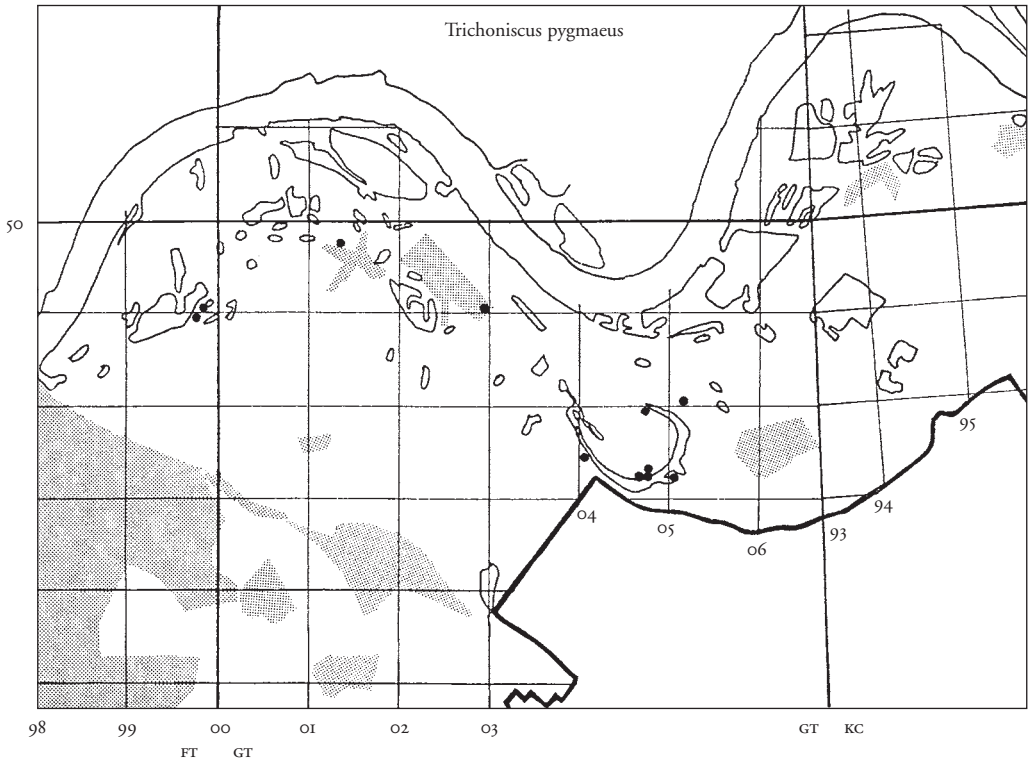
Trichoniscus pygmaeus is tot voor kort in Nederland alleen in kassen verzameld (Holthuis 1956), maar de genoemde auteur gaf reeds aan dat deze soort 'zeker in ons land ook in de vrije natuur is aan te treffen'. Zij is nu bekend van Zeeuws-Vlaanderen, Texel en Zuid-Limburg. In Noord-Holland komt de soort in ongeveer 30 5x5-kmhokken voor (Berg et al. in prep., Berg 1996, Melchers et al. 1998).

Biotoop

Trichoniscus pygmaeus is afhankelijk van plaatsen met een hoge luchtvochtigheid. De kwetsbare diertjes zijn uiterst gevoelig voor uitdroging en temperatuurwisselingen. Volgens Wächtler (1937) zitten de dieren in humus, mos, onder stenen, hout e.d. en Harding & Sutton (1985) noemen verschillende bodem- en vegetatietypen, kalkrijke klei en zandige neutrale bodems.

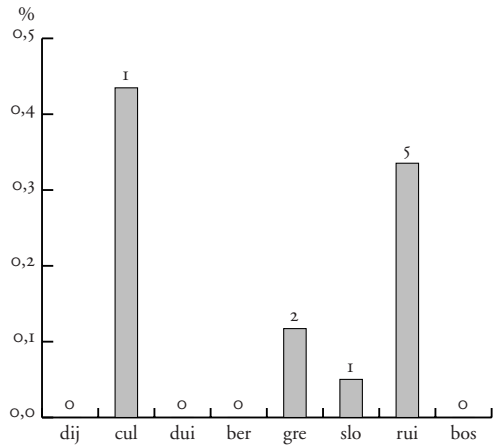
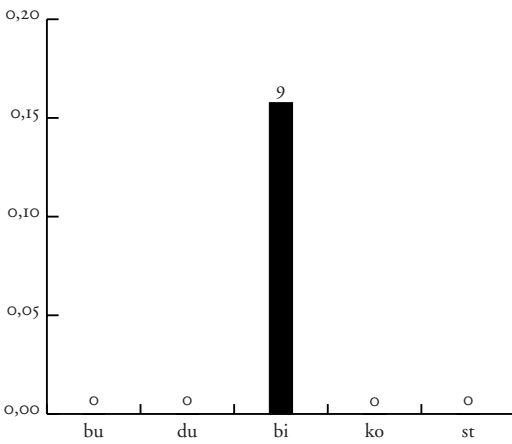
Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 46, 47)

In de Ooijpolder lijkt *T. pygmaeus* zeer zeldzaam. Er zijn slechts 17 exemplaren verzameld in tien



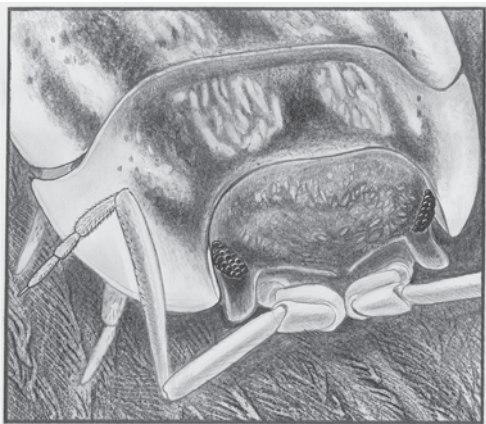
Figuur 46
Verspreiding in de Ooij.

Figure 46
Distribution in the Ooij.



Figuur 47
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 47
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).



Figuur 48

De overall uiterst algemene *Oniscus asellus* is makkelijk herkenbaar in het veld. Een goed kenmerk is de antenneflagel die uit drie leden bestaat. De voorkant van de kop draagt grote laterale lobben.

Figure 48

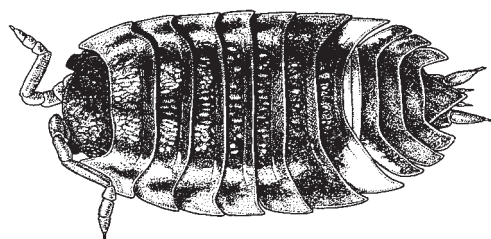
Oniscus asellus being extremely common in a wide range of habitats is easily distinguished in the field. The flagellum of the antenna is composed of three sections. The head bears distinct lateral lobes.

hectarehokken: negen mannetjes, vijf vrouwtjes en drie juvenielen. Drie dieren zijn gevonden in de rulle kleigrond aan een greppelkant, één aan de rand van een struweel onder een stuk hout en één onder hout in een volkstuintje. Aanwijzingen voor het bestaan van een grotere populatie vormen diverse vangsten en zichtwaarnemingen aan de 'Ooijse Graaf' (GTO447). De dieren zitten in de kleigrond en onder dood hout. De vindplaatsen zijn alle humusrijk en permanent vochtig.

De vangstdata (tussen 2 februari en 28 mei) suggereren dat *T. pygmaeus* in de zomermaanden dieper in de grond leeft.

Broedbiologie

Op 31 maart zijn drie juvenielen verzameld, die hoogstwaarschijnlijk in het voorafgaande najaar geboren zijn. In elk geval kan *T. pygmaeus* zich dus in ons klimaat in de buitenlucht handhaven.



Figuur 49

Juveniel van *Oniscus asellus* met kenmerkende lichte tekening op de grens van pereion en pleon.

Figure 49

Juvenile of *Oniscus asellus* showing the typical pale colored patch at the pereon/pleon-conjunction.

Oniscus asellus – kelderpissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Oniscus asellus heeft een kenmerkende en weinig variabele habitus en tekening, zodat soort in het veld makkelijk herkend kan worden. De flagel van de antenne bestaat uit drie leden (fig. 48). De enige andere Nederlandse soort met drie flagellen is *Philoscia muscorum*. In de Ooij is een aantal afwijkende dieren gevonden. Er zijn acht vrouwtjes gevonden die een oranjebruin i.p.v. donkergrijs pigment bezitten (Hopkin 1991: orange variety). Mogelijk dat hierbij geslachtsgebonden genen in het spel zijn, zoals bij *Porcellio scaber* is aangetoond. Ook werd enkele malen gedeeltelijk 'albinisme' waargenomen en een vrouwtje met broed en een mannetje waren zelfs volledig pigmentloos. Er zijn twee vrijwel zwarte en zeer gladde, glanzende mannetjes gevonden. Eén dier tenslotte had geen lichtgele maar helderoranje vlekken op de epimeren.

Juvenile dieren kunnen voor verwarring zorgen en zijn diverse malen als aparte soort beschreven (onder andere *Oniscus nodulosus* Verhoeff, 1934). De typische vlektekening is nog nauwelijks gevormd en de vrij grove sculptuur van knobbels op de lichaamssegmenten geeft de jonge dieren een mat uiterlijk, dat nogal verschilt van de glanzende volwassen exemplaren. Bovendien zijn juvenielen iets slanker, doordat de epimeren minder

sterk ontwikkeld zijn. Verwisseling met *Porcellio* of *Trachelipus* is goed mogelijk. Toch zijn de meeste juvenielen van *O. asellus* herkenbaar aan een, meer of minder duidelijke, lichtbruine vlek die zich bevindt op het zevende pereionsegment en de eerste twee pleonsegmenten. Van de jonge dieren bezit 94% (tot 6 mm, n = 324) dit kenmerk, dat nooit bij juvenielen van andere soorten is opgemerkt (fig. 49). Een restant van deze vlek ziet men soms nog bij volwassen dieren op de beide epimeren van het zevende lichaamssegment (Sutton 1972, p. 94: 'light or orange patch on epimera of last pereionite').

Verspreiding in Nederland

Oniscus asellus (kelderpissebed) behoort in Nederland tot de meest wijdverbreide landpissebedden (Berg 1995).

Biotoop

Deze soort zoekt bij voorkeur plaatsen op die matig tot zeer vochtig zijn. Zij wordt vaak bij en in huizen (vooral in kelders) gevonden (Holthuis 1956). 'Waar ook maar hout een tijdje heeft liggen rotten, *O. asellus* zal er zitten.' (Harding & Sutton 1985).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 50, 51)

In het onderzoeksgebied is *O. asellus* binnendijks voornamelijk in bossen gevonden. Het is bij uitstek een soort die achter schors, onder stukken hout en stenen zit. Maar de dieren zijn blijkbaar ook zeer mobiel, gezien de geregelde waarnemingen op geïsoleerde plekken. Een hoop bakstenen in een open landschap bijvoorbeeld herbergt altijd wel een aantal van deze dieren. Aan afwateringskanaal 'Het Meer' treedt *O. asellus* in grote aantallen op in het vochtige grind langs de oever. Vaak heeft hij op minder vochtige plaatsen gezelschap van *P. scaber*, waarbij *O. asellus* gemiddeld lager zit, aan de voet van een boom, in het strooisel of onder in een greppel. Dat *O. asellus* meer vochtminnend is openbaart zich ook op het niveau van het macrobiotop, want vergeleken met *P. scaber* is *O. asellus* algemener op de komkleigronden.

Buitendijks komt de soort niet voor, behalve op steenfabrieksterreinen en andere hoger gelegen plaatsen zoals kaden, die nooit of zelden onder water lopen. Ze lijkt heel gevoelig voor direct en langdurig contact met water want ze ontbreekt totaal in een kwelbos waar de volgende soorten wél voorkomen: *Ligidium hypnorum*, *Hyloniscus riparius*, *Trichoniscus pusillus*, *P. muscorum* en *Trachelipus rathkii*.

In het stuwwalgebied is *O. asellus* overal aanwezig. Ook in beukenbossen zonder ondergroei wordt deze soort -soms als enige- gevonden onder stenen, schors en hout en in het strooisel, wat goed overeenkomt met de gegevens van Beyer (1964) voor Midden-Duitsland.

Het gevonden verspreidingspatroon vormt grotendeels een weerspiegeling van de plaatsen waar stenen, boomstammen en dergelijke zijn omgekeerd. Bovendien verraadt *O. asellus* zijn 'ruderaal karakter' (Beyer 1964): bij huizen, schuren, stallen en in tuinen is hij steeds zeer algemeen en dominant op de iets vochtigere plekken. Figuur 50 geeft weliswaar voor het 'buitengebied' een vrij betrouwbaar beeld, in de bebouwde kom is deze soort onderbemonsterd.

Broedbiologie

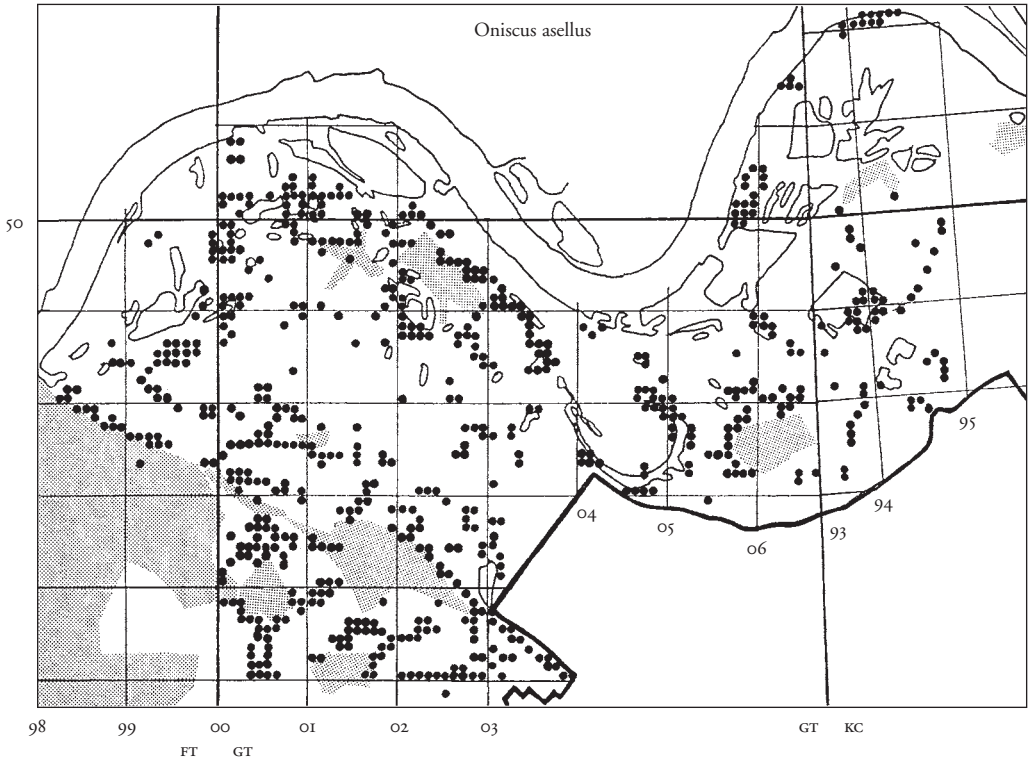
De broedtijd strekt zich uit van mei tot ver in oktober, in juli en augustus heeft tot 80% van de vrouwtjes een marsipium gevormd. Dit percentage kan van plaats tot plaats sterk variëren. Uit aanvullende tellingen komt naar voren dat dragende vrouwtjes bij voorkeur bepaalde microbiotopen opzoeken en dat zij minder actief zijn dan mannetjes en niet-broedende vrouwtjes (zie Broedbiologie deel 2).

Het aantal eieren ligt tussen 18 en 56, afhankelijk van het formaat van het moederdier.

Ziekten en parasieten

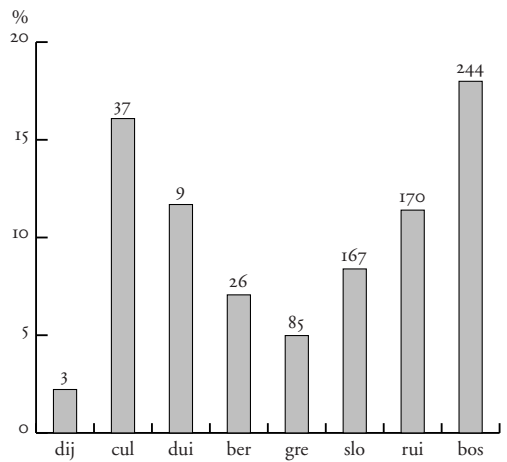
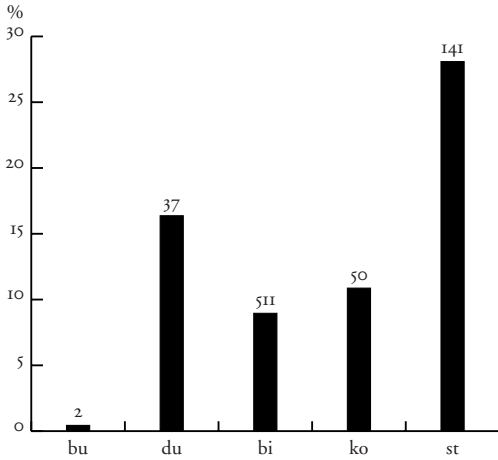
Er zijn twee met een iridovirus geïnfecteerde dieren verzameld op een plek met veel besmette dieren van *T. pusillus*. De violetblauwe verkleuring is vooral goed te zien aan de onderzijde en de randen van de segmenten.

In een populierenaanplant lijden veel dieren aan



Figuur 50
Verspreiding in de Ooij.

Figure 50
Distribution in the Ooij.



Figuur 51
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 51
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

een dodelijke ziekte die vermoedelijk veroorzaakt wordt door een gistachtig pathogeen (Federici 1984). Besmette individuen zijn herkenbaar aan een lichtgrijze tint, de sternieten zijn troebel melkachtig wit en de dieren zijn soms iets opgezwollen. Geïnfecteerde vrouwtjes dragen nooit een marsipium.

Aan de onderzijde van *O. asellus* zijn geregeld mijten te vinden, steeds dezelfde soort:

Bakerdania elliptica (Krczal, 1959) (Acari: Pygmephoridae). De mijten zijn foretisch: ze gebruiken de pissebedden uitsluitend als 'vervoermiddel'. Omdat in Nederland tot nu toe aan deze recent ontdekte relatie geen aandacht is geschonken, zijn aanvullende waarnemingen gedaan die in het tweede deel besproken worden.

Opmerkingen

Oniscus asellus is, zoals de meeste landpissebedden, niet goed resistent tegen temperaturen van enkele graden onder het vriespunt. Na een langere periode van matige tot strenge vorst zijn opvallend vaak doodgevroren dieren gevonden, soms tientallen bijeen. Ze zijn in dichte 'kluwens' bij elkaar gekropen en gefixeerd in die positie doodgegaan. Deze vondsten tonen aan dat aggregatievorming niet alleen een manier is om vochtverliezen te minimaliseren (Takeda 1984), maar ook een poging kan zijn om levensbedreigend lage temperaturen te doorstaan. De individuen midden in de kluwen hebben dan de beste overlevingskans doordat zij minder snel uitdrogen. De meeste waarnemingen zijn gedaan na een fikse koudeperiode (\pm 21 december 1996 - 9 januari 1997) met een voor Nederlandse begrippen ongevoelbaar lage relatieve luchtvochtigheid. Kou en droogte zijn op die manier aan elkaar gerelateerd en zij ontketenen blijkbaar gelijksoortige reacties.

Philoscia muscorum – mospissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Philoscia muscorum is goed te herkennen in het veld. De glanzende indruk, het smalle pleon, het gestreepte kleurpatroon met de donkere kop en



Figuur 52

Philoscia muscorum lijkt op het eerste gezicht veel op *Ligidium hypnorum*, maar aan de antenneflagel en de uropoden is duidelijk te zien dat ze tot verschillende families behoren.

Figure 52

Philoscia muscorum bears a superficial resemblance to *Ligidium hypnorum*. The different shape of the antennae and the uropods clearly indicate that they belong to separate families.

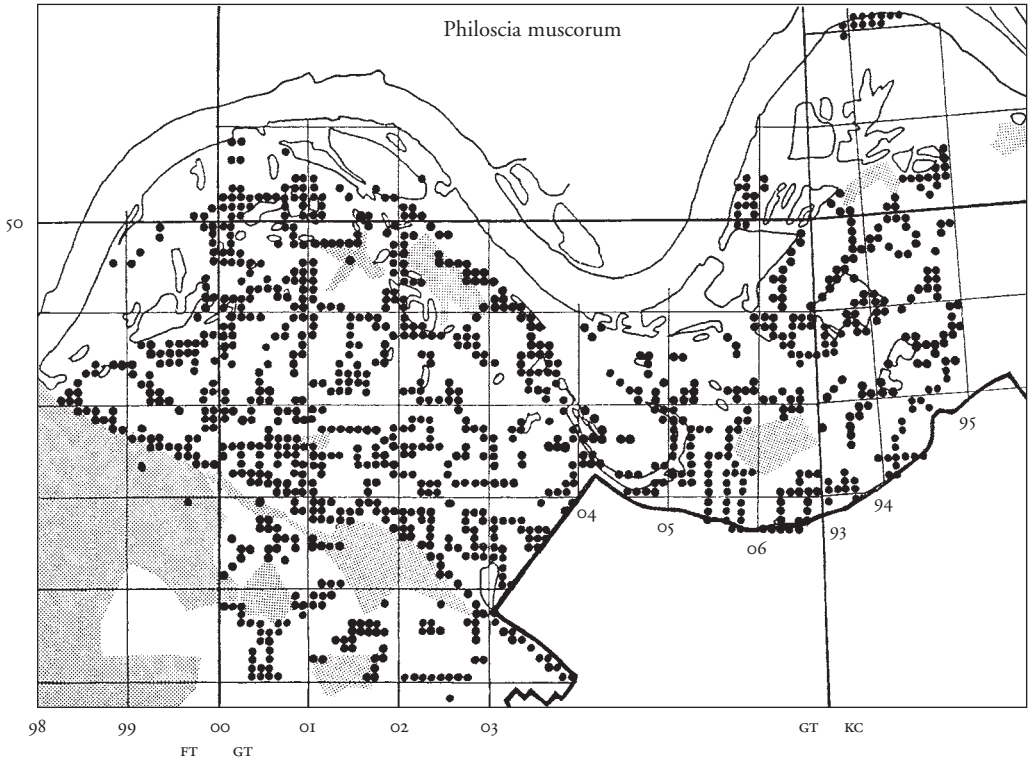
middenstreep en de oranje vlekjes aan de randen van de segmenten, geven deze prachtige soort een karakteristiek uiterlijk. Juvenielen echter zijn vaak egaal, zeer licht gekleurd tot bijna wit. De antenneflagel bestaat uit drie leden (fig. 52).

Verspreiding in Nederland

In ons land is *P. muscorum* één van de meest algemene soorten. Reeds Holthuis (1956) noemt vindplaatsen in alle provincies. Berg (1996) geeft een verspreidingskaart.

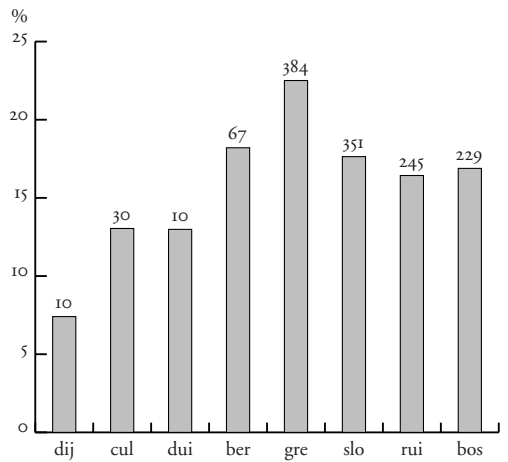
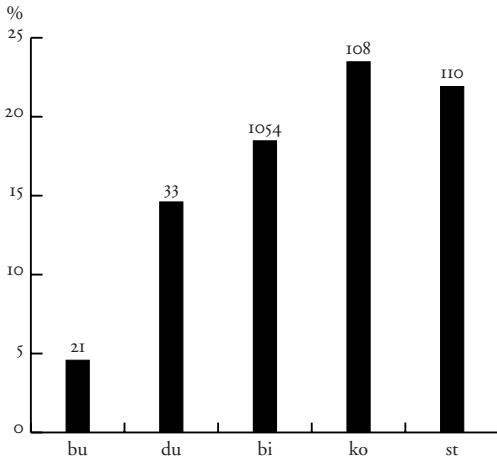
Biotoop

De literatuurgegevens betreffende de biotoop- en vochtigheidseisen van deze soort lopen uiteen. Volgens Holthuis (1956) leeft *P. muscorum* in vochtige omgeving onder stenen, hout, in humus, tussen mos, lage planten, onder bladeren. Gruner (1966) stelt vast dat het leefgebied varieert van uitgesproken natte plaatsen als broekbossen tot struikrijke graslanden en matig vochtige loofbos-



Figuur 53
Verspreiding in de Ooij.

Figure 53
Distribution in the Ooij.



Figuur 54
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 54
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

sen. In sommige streken werd een opvallende binding aan loofbossen vastgesteld. Volgens Sutton (1972) verdraagt *P. muscorum* verrassend droge omstandigheden, terwijl Cloudsley-Thompson (1956) concludeert dat *P. muscorum* negatief fototroop is (wegvlucht voor licht) en een uitgesproken nachtelijke activiteit vertoont, die verband houdt met het geringe vermogen van deze soort uitdroging te verdragen.

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 53, 54)

In het geïnventariseerde gebied is *P. muscorum* een van de algemeenste soorten. De dieren zijn binnendijks gevonden in loofbossen, aan randen van plassen en sloten, in greppels, wegbermen, bij houtwallen en hagen, rietkragen, in tuinen, bij schuren enz. Gruner (1966) geeft aan dat *P. muscorum* vaak samen met *Ligidium hypnorum* voorkomt. Op de vochtigste plaatsen in de Ooij, zoals slootkanten, is dit inderdaad steeds het geval. Maar naarmate de greppels minder diep gegraven en droger zijn komt *L. hypnorum* in steeds geringer aantal voor, terwijl *P. muscorum* deze tendens niet laat zien. Op droge, ruderaal plekken kan *P. muscorum* ook incidenteel nog optreden, samen met *Porcellio scaber*. In zandige wegbermen in het open polderlandschap leven vaak alleen *P. muscorum*, *Trachelipus rathkii* en *Platyarthrus hoffmannseggii*.

Onder de schaduw van een haag of boom zijn de dichtheden hoger dan in het open landschap. In bossen zitten de dieren vooral in het strooisel, met name bovenin, en ze komen bij verstoring snel tevoorschijn. Het zijn snelle en behendige lopers en klimmers die ook wel eens je hand op rennen, terwijl andere soorten daarvoor terugdeinzen. In grazige vegetaties houdt *P. muscorum* zich veelal op tussen pollen en in de zode. De dieren prefereren plaatsen waar zij wat ruimte om zich heen hebben zodat ze snel weg kunnen rennen. Ze kruipen bijvoorbeeld niet zo vaak achter schors, maar bij droog of heel nat weer zitten ze wel graag in dode, holle stengels van gewone bereklauw *Heracleum sphondylium*, distels (*Cirsium*) en klissen (*Arctium*). Tijdens droge perioden trekken de dieren zich ook dieper in de

grond terug, in spleetjes, gangen en krimpscheuren, onder plakken algenkorst en wat er verder maar geschikt is.

In de uiterwaarden zijn alleen de hoogwaterrijke fabrieksterreinen en rivierduinen permanent bezet. Hoe langer de uiterwaarden niet onder water komen te staan, hoe verder de soort ook hier kan doordringen.

Op de stuwwal is *P. muscorum* vrijwel overal present, zij het in relatief lage dichtheden.

Philoscia muscorum kortom is een opportunistische soort met een brede ecologische amplitudo.

Geslachtsverhouding

Van de 91 collectie-exemplaren bestaat 42% uit mannetjes.

Broedbiologie

Vanaf half mei zijn vrouwtjes met broed gevonden. Het broedseizoen bereikt een hoogtepunt in de maand juli, wanneer praktisch ieder vrouwtje oöstegieten gevormd heeft of eieren of embryo's in de broedzak meedraagt. De broedselgrootte varieert van 11 tot 30 (n = 16, gemiddeld 20,3), afhankelijk van het formaat van het vrouwtje. Het laatste vrouwtje met broed is van 25 augustus. Bij *P. muscorum* is zogenaamde cohort-splitting aangetoond (Grundy & Sutton 1989). Dit wil zeggen dat een deel van de vrouwtjes zich in de nazomer voortplant, terwijl een ander deel pas in het volgende voorjaar een broedsel produceert.

Opmerkingen

Naast de normale vorm wordt een rode en een gele kleurvariatie van *P. muscorum* onderscheiden. De gele vorm is slechts enkele malen gevonden, de rode vorm vaker. Voor wat betreft het onderzoeksgebied komt de rode vorm relatief meer voor in bosstrooisel dan in open, grazige vegetaties. Dit zou het gevolg kunnen zijn van selectie door predatoren die op zicht jagen. Het percentage rode en vooral gele dieren van *P. muscorum* is in kust- en duinstreken aanzienlijk hoger dan in het binnenland (pers. obs. H. Wijnhoven, mond. med. M. Berg, Hopkin 1991), wat aangeeft dat de kleur een camouflagefunctie heeft.

Platyarthrus hoffmannseggii – mierenpissebed

Veld- en determinatiekenmerken

De pigmentloze *P. hoffmannseggii* kan nauwelijks met andere soorten verward worden. De dikke, steeds in kringetjes rondastende antennen en de zeer brede, platte habitus zijn onmiskenbaar. Ogen ontbreken en het lichaam is bedekt met microscopisch kleine schubben. De antenneflagel bestaat uit twee leden waarvan het eerste lid zeer kort is (fig. 55).

Verspreiding in Nederland

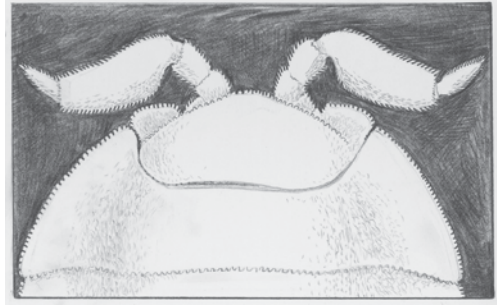
Platyarthrus hoffmannseggii is in het verleden weinig gevonden, maar is zeer zeker algemeen en wijdverspreid in ons land. Recente inventarisaties in Noord-Holland laten zien dat de soort daar in elk 5x5-kmhok op de zeekeleigonden voorkomt (Berg 1995, 1996).

Biotoop

Platyarthrus hoffmannseggii leeft als commensaal in en in de directe nabijheid van nesten van vele soorten mieren (Berg 1995).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 56, 57)

Er is in het gebied weinig naar deze gespecialiseerde soort gezocht. De verspreid liggende stippen in figuur 56 geven een indruk van de kans op toevallige vondsten van *P. hoffmannseggii* gedurende het gebruikelijke inventarisatiewerk. Dit betreft dan deels vondsten in mierennesten die worden blootgelegd bij het omkeren van stenen of stukken hout. Deels ook zijn het waarnemingen van een enkel zwervend individu of van kleine groepjes die geen directe binding lijken te hebben met een mierennest, of die zich mogelijk wat verder van hun thuisbasis verwijderd hebben. Enkele voorbeelden: een groepje van zes volwassen dieren zat in een regenwormgang; een dier zat onder een steen, in rusthouding, bij *Oniscus asellus*; tweemaal (1 en 5 ex.) is de soort gevonden onder stukken hout in de aanspoelzoom van riet, gras, takken, e.d., die na hoogwater op dijktafuds achterblijft. Hieruit kan worden afgeleid dat *P. hoffmannseggii* een onder water gelopen mieren-



Figuur 55

De antenneflagel van *Platyarthrus hoffmannseggii* bestaat uit twee segmenten, waarvan het eerste heel kort is. Uitwendige ogen ontbreken.

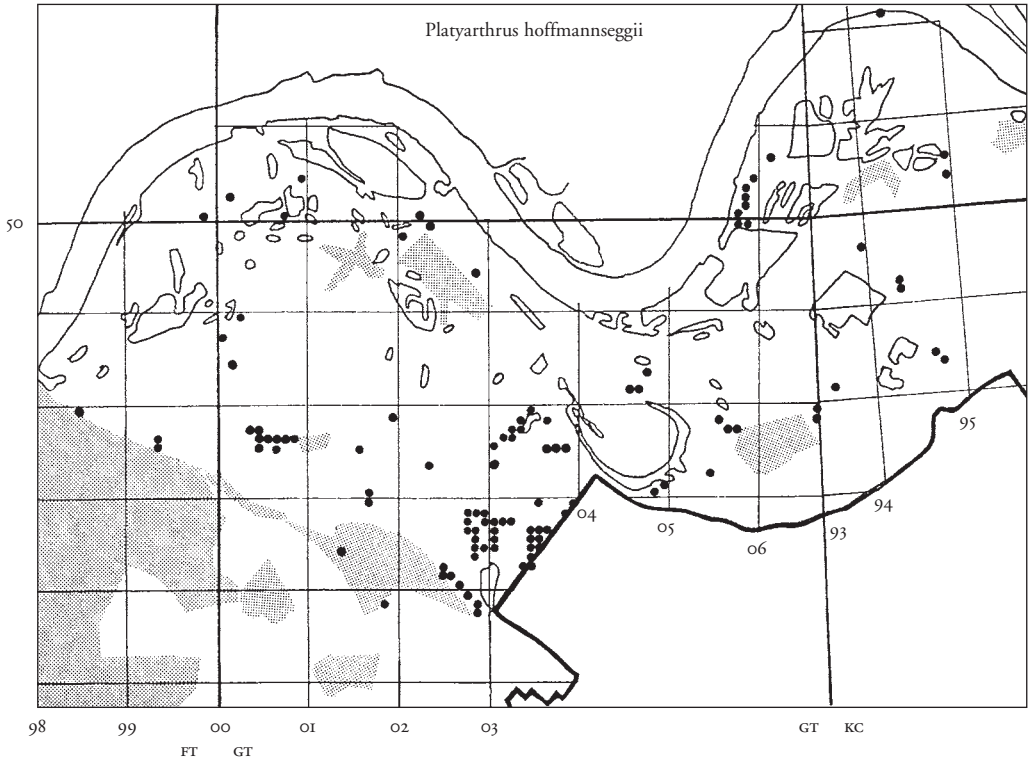
Figure 55

The first section of the antennal flagellum of *Platyarthrus hoffmannseggii* is very short. There are no external eyes.

nest in de steek laat en gedwongen is op zoek te gaan naar een nieuw 'gasthuis'.

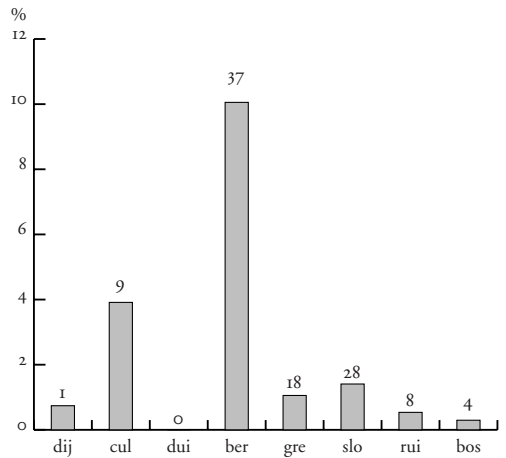
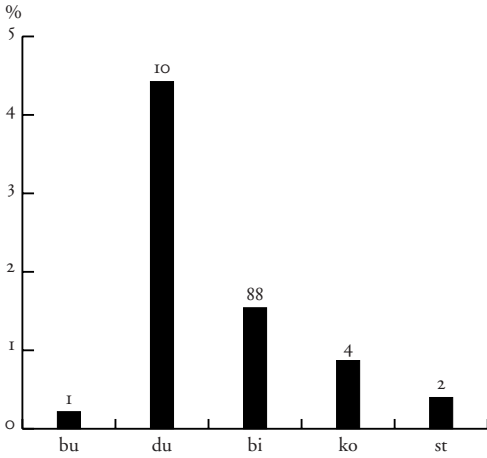
De concentraties stippen zijn het resultaat van inventarisatiedagen waarop gericht naar deze soort gezocht is door het oppervlakkig openen van mierennesten. Ze maken duidelijk dat *P. hoffmannseggii* in de Ooij algemeen tot zeer algemeen moet voorkomen. De belangrijkste biotopen zijn wegbermen, randen van akkers en bossen, dijktafuds, greppel- en slootkanten. Hoewel deze soort op kleigronden vaker wordt gevonden dan op zand is de bodemsamenstelling vrij zeker van minder groot belang dan het lijkt. Op zandgronden leven de dieren eenvoudigweg veel dieper in de bodem, waardoor zij meestal niet opgemerkt worden.

De microbiotopen liggen veelal naar de zon geëxposeerd of op warmere plaatsen: bij wegen (ook vlak naast het asfalt), aan de zuidhelling van een slootkant of dijk, in de steile ploegvoor aan de rand van een akker, onder vrijliggende stenen, plavuizen, stukken hout en planken, bij duikers, sluizen en brugconstructies, weipalen, betonnen (grens-)palen e.d. Aaneengesloten bosgebied wordt gemeden. Uit de ligging van de favoriete microbiotopen blijkt dat *P. hoffmannseggii* vocht- en in zekere mate warmteminnend is.



Figuur 56
Verspreiding in de Ooij.

Figure 56
Distribution in the Ooij.



Figuur 57
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 57
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right)

mierensoort aantal nesten met *P. hoffmannseggii*

<i>Lasius niger</i>	20
<i>Lasius flavus</i>	16
<i>Lasius umbratus</i>	2
<i>Lasius fuliginosus</i>	3
<i>Myrmica rubra</i>	6
<i>Myrmica ruginodis</i>	5
<i>Myrmica scrabinodis</i>	2

Tabel 3

Mierensoorten en het aantal nesten waarin *Platyarthrus hoffmannseggii* gevonden is.

Table 3

Ant species and the number of nests in which *Platyarthrus hoffmannseggii* has been found.

Bij een deel van de waarnemingen zijn ook de 'gastmieren' verzameld en gedetermineerd (tabel 3). Dit overzicht is verre van volledig en wil slechts een indruk bieden. Want, zoals al ter sprake kwam, is de aard van de plek waar een mierennest gelokaliseerd is van de grootste betekenis voor *P. hoffmannseggii*. Op de natte komgronden bijvoorbeeld kan de soort zich niet handhaven, terwijl *Lasius niger* en *Myrmica rubra* er toch veel voorkomen. In de beter ontwaterde gebieden is de pissebed algemeen bij *Lasius niger* en *Lasius flavus*, de hier talrijkste mieren. In een nest van *Stenammina debile* (Förster), dat in een struweel gevonden is, ontbrak de mierenpissebed, hoogstwaarschijnlijk omdat deze mierensoort juist een voorkeur heeft voor koelere, donkere plaatsen, zoals bossen. In de aller-eerste plaats zijn dus de fysieke kwaliteiten van het biotoop waarin een mierennest zich bevindt bepalend voor het potentiële optreden van de mierenpissebed, en is niet de soort mier per se van belang. De biotoopvoorkeuren van de verschillende mierensoorten zullen er zo toe leiden dat *P. hoffmannseggii* bij de ene soort mier relatief vaker voorkomt dan bij de andere. Sommige auteurs vermoeden dat *P. hoffmannseggii* mierensoorten preferereert die hogere concentraties mierenzuur produceren (Berg 1995).

Fenologie

Platyarthrus hoffmannseggii kan het hele jaar rond aangetroffen worden. In december en januari is hij echter alleen gevonden in wat men een stress-situatie zou kunnen noemen: in de vloedzomen aan de winterdijk en langs kanaal 'Het Meer'. De soort is vooral present van half april tot november. Zonnige voorjaarsdagen in mei en begin juni zijn voor inventarisatie van de soort het meest lonend. De mierennesten zijn goed te vinden omdat de nestingen, in de nog niet al te uitbundige begroeiing veelal tot hoge koepels zijn opgetast. De grond is nog vochtig zodat de mierenpissebedden vlak onder het maaiveld kunnen zitten om van de zonnewarmte te profiteren. 's Zomers trekken ze zich dieper in de grond terug. In de nazomer, rond eind september tot half oktober, zijn zij ook weer makkelijker te ontdekken.

Het aantal inventarisatiedagen per maand waarop de mierenpissebed gevonden is (tussen haakjes: n dagen) laat de 'winterstop' en de twee waarnemingspieken in voor- en nazomer zien: januari (1), februari (0), maart (1), april (3), mei (4), juni (7), juli (2), augustus (2), september (8), oktober (4), november (1), december (1) (de dagen waarop gericht naar de soort gezocht is, in het komkleigebied, zijn niet meegeteld).

Geslachtsverhouding

In totaal zijn 86 exemplaren verzameld: 24 mannetjes, 37 vrouwtjes, 22 vrouwtjes met broed en 3 juvenielen. De verhouding van het aantal mannetjes op het totaal is 28,9%.

Broedbiologie

De broedperiode begint vrij plotseling. Vanaf half mei zijn vrouwtjes met broed te vinden, enkele weken later is vrijwel ieder volwassen vrouwtje dragend. Vrouwtjes met broed zijn gevonden tussen 18 mei en 8 juli. Maar ongetwijfeld is de broedtijd langer. De dragende vrouwtjes trekken zich als het droger wordt dieper in de grond terug en zijn dan lastig te ontdekken. Het aantal eieren ligt tussen vier en zeven, het merendeel draagt vijf eieren (gemiddeld 5,2, n = 22). De meeste van

deze vrouwtjes zijn circa 3 mm lang en, naar verwachting, ongeveer één jaar oud.

Dichtheden

Soms wordt een enkel dier gevonden, maar meestal zit *P. hoffmannseggii* bijeen in groepjes van vier tot acht, maximaal 25 exemplaren. Zij vormen graag kleine aggregaties, ook buiten mierennesten. Er is in alle gevallen volstaan met het constateren van de aanwezigheid van de pissebed zonder het hele mierennest overhoop te spitten, zodat deze aantallen zeker onderschat zijn. Een groot aantal (tussen 200 en 250) zat in een nest van *Myrmica rubra* onder een forse plank. Waarschijnlijk is het helemaal niet ongewoon dat een enkel nest dergelijke aantallen mierenpissebedden herbergt.

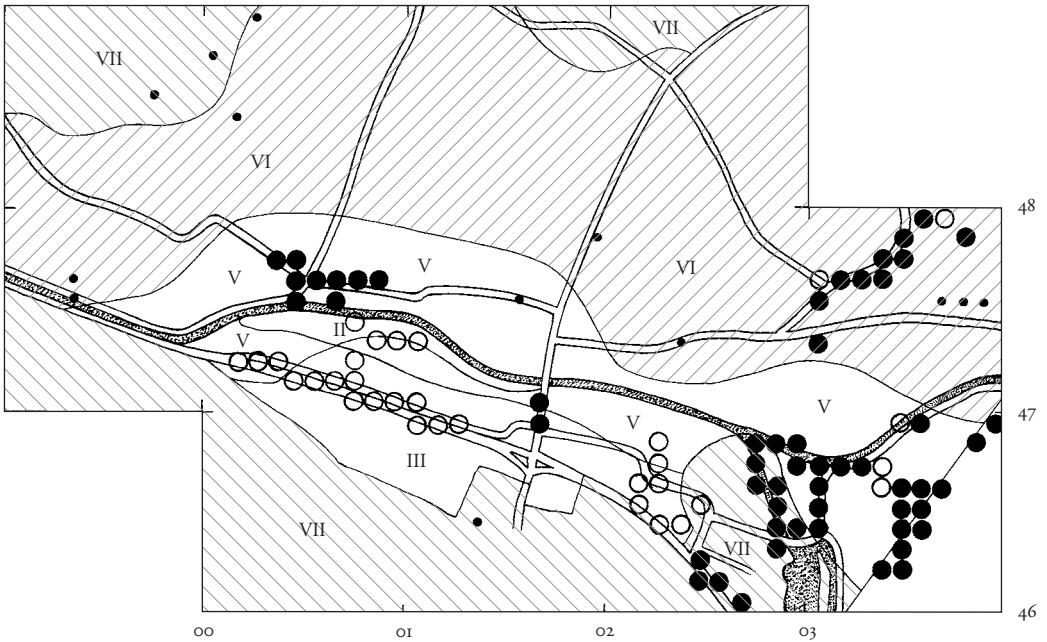
Opmerkingen

In de uiterwaarden treedt *P. hoffmannseggii* alleen op bij de steenfabrieksterreinen waar hij talrijk is in nesten van *Myrmica rubra*. De grens ligt precies aan de uiterste hoogwaterlijn van de laatste inundatieperiode. *Platyarthrus hoffmannseggii* kan zo te zien niet voor langere tijd onder water leven. De reeds genoemde vondsten van dieren in vloedmerken wijzen ook op een afkeer van direct contact met water. Om meer inzicht te krijgen in relaties tussen grondwaterstand en presentie is het voorkomen van deze soort op de komgronden en op overgangen van kommen naar stroomruggen nader onderzocht (fig. 58). Hiervoor zijn in mei en begin juni in de aangegeven hectarehokken mierennesten gecontroleerd op de aanwezigheid van *P. hoffmannseggii*. Op de laagst gelegen komgronden, ten zuiden van kanaal Het Meer, ontbreekt de mierenpissebed volledig. Op de stroomruggen en overgangen naar de kommen is hij goed vertegenwoordigd, waarbij hij via bermen van verhoogd aangelegde wegen het verst de komklei weet binnen te dringen.

Platyarthrus hoffmannseggii gedraagt zich in relatie tot het grondwaterpeil dus niet anders dan de overige bodembewonende pissebedden. Met andere woorden: overal waar *Trichoniscoides helveticus* en/of *Haplophthalmus mengii* leeft, kan ook *P. hoffmannseggii* optreden. Zijn leefgebied is echter belangrijk groter ten opzichte van de genoemde andere

soorten, want hij blijkt ook in de minder vochthoudende bodemtypen op de stuwwal te kunnen leven en in Nijmegen-stad. Hieruit blijkt dat de specialisatie op mierennesten dan wel beperkingen met zich meebrengt, maar ook voordelen heeft. Het is aannemelijk dat *P. hoffmannseggii* in minder vochtige bodemtypen leven kan omdat in mierennesten een stabiel microklimaat gehandhaafd wordt. In de Ooijpolder lijkt de soort op drogere bodemtypen meer in het hechte, geconcentreerde verband van het mierennest zelf te leven, terwijl hij op vochtige kleigronden ook in de wijdere omgeving van het mierennest kan foerageren. Ook dit kan een verklaring zijn voor het feit dat *P. hoffmannseggii* op zandige bodemtypen maar zelden gesignaleerd wordt. Hij leeft er behalve dieper ook plaatselijker, dat wil zeggen voornamelijk onder in de mierennesten zelf. Gericht onderzoek kan hierover meer duidelijkheid verschaffen.

Mierenpissebedden kunnen geursporen van mieren waarnemen en volgen (Berg 1995). Deze chemische prikkels kunnen zo sterk zijn dat de pissebedden zich aan het volle daglicht blootstellen. Rond de voet van een wilg zaten ongeveer 70 zeer actieve exemplaren bij glanzende houtmieren (*Lasius fuliginosus*). Over een viertal hoofdpaden op de wilgenstam werden rupsjes en andere buitgemaakte prooien naar beneden gesleept, ander materiaal werd juist naar boven gesjouwd. Talloze gevleugelde mieren beenden omhoog om zich op te maken voor hun bruidsvluchten. Over deze goed herkenbare paadjes liepen in totaal 12 mierenpissebedden, tot op een hoogte van 1,8 meter. Twee van hen konden gedurende 15 minuten worden gevolgd op hun weg omhoog. In die tijd legden ze ongeveer 25 cm af, steeds intensief met de antennen 'rondsnuffelend' en nooit afwijkend van de hoofdweg. De mieren negeerden hen en renden gewoon over hen heen, waarbij de pissebedden routineus slechts even verstijfden om daarna hun weg weer te vervolgen. Meerdere waarnemingen doen vermoeden dat *P. hoffmannseggii* wel mieren volgt, maar alléén indien die minimaal een bepaald niveau van activiteit vertonen. In februari (buiten het onder-



Figuur 58

Detail van de verspreidingskaart van *Platyarthrus hoffmannseggii* op de overgang van de hoger gelegen en goed ontwaterde kleigronden in het noorden (grondwatertrappen VII, VI en een deel van V) naar de zwaarste en natste komkleigronden (grondwatertrappen II, III en het zuidelijk van het kanaal gelegen deel van V). De grote zwarte stippen zijn ha-hokken waar de soort present is, in de open cirkels lijkt de mierenpissebed afwezig, de kleine zwarte stippen geven aan waar de soort gevonden is tijdens normale inventarisatiedagen.

Figure 58

Detail of the distribution map of *Platyarthrus hoffmannseggii*. The area north of the canal (groundwater levels VII, VI and a part of V) is well drained, in the south the soil is of an ill-drained type with very heavy clay (groundwater levels II, III and V south of the canal). The black dots show sampling sites where the species was found, in 100x100m squares with open dots the species seemed absent, the small black dots represent squares in which the species was found during the survey period, when no special attention was paid to find the species.

zoeksgebied; bij een temperatuur van $\pm 5^{\circ}\text{C}$) is deze soort gevonden in een mierenest, onder een diep in de grond liggende steen. De dieren zaten volledig bewegingsloos in kleine aggregaties. Op zonnige dagen begin februari kunnen mieren al in groten getale naar de oppervlakte komen. Zij zitten dan bij voorkeur achter schors van stukken hout die in de zon liggen, onder tegels of platte stenen. Zo absorberen hun lichamen warmte die vervolgens dieper het nest in gebracht wordt. De mieren zijn door de lage omgevingstemperaturen erg traag. De pissebedden blijven bij deze 'opwarmacties' echter onder in het nest zitten. Mogelijk zijn de mieren nog niet actief genoeg

om de pissebedden tot volgedrag te stimuleren. Het zou kunnen dat behalve een chemische prikkel nog een factor, van motorische aard, dit volgedrag uitlokt. Gedoeld wordt hier op de ritmische bewegingen van de voelsprietten van de mieren. Ook de antennen van *P. hoffmannseggii* zijn voortdurend in beweging, om geurstoffen te vangen, maar misschien zijn er ook 'tactiele' receptoren gelokaliseerd. Uit mijn waarnemingen concludeer ik voorlopig dat de mierenpissebedden niet eerder dan bij een omgevingstemperatuur van minimaal 10 tot 12°C actief worden. Als de mierenpissebed reageert op motorische prikkels zou dat de vondst kunnen verklaren van

een groepje *P. hoffmannseggii* onder een boomstam bij enkele snuitkevers (*Hylobius* spec.: Coleoptera: Curculionidae). In de omgeving zijn geen mieren gevonden. Gezelschapsvorming van de mierenpissebed met xylofage kevers is ook gemeld door Vandel (1962). Wellicht wordt *P. hoffmannseggii* aangelokt door trillingen die worden voortgebracht door knagende insecten. Geregeld zijn individuen en kleine groepjes van deze mierengast te vinden bij wortelluizen (Hemiptera: Aphididae). Deze negen waarnemingen lijken enkele literatuurvermeldingen te bevestigen dat *Platyarthrus* verzot zou zijn op suikers en erdoor zou worden aangelokt (Vandel 1962, Berg 1995). Maar, zoals hierboven al met enkele voorbeelden geïllustreerd is, mierenpissebedden sjouwen voortdurend 'blindelings' achter mieren aan, zodat zij allicht ook op plaatsen terecht komen waar wortelluizen zitten.

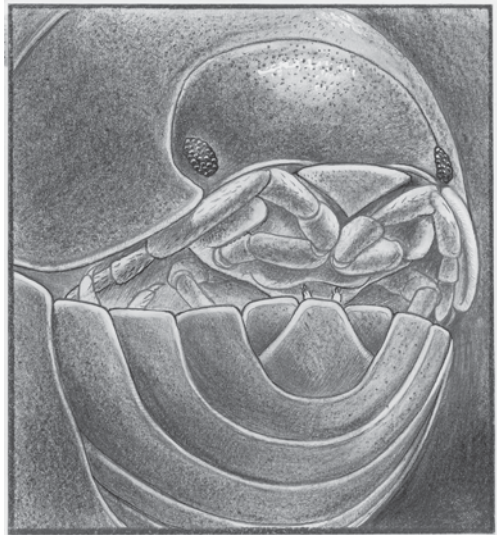
Armadillidium vulgare – gewone oprolpissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Armadillidium vulgare is zeer variabel van kleur. In grote aggregaties kunnen dieren van uiteenlopend formaat worden gevonden. De kleur varieert van loodgrijs tot contrastrijk geelbruin gevlekt. Sommige exemplaren (steeds jonge wijfjes) zijn vrijwel geel, met een contrasterende, donkere kop, terwijl sommige mannetjes egaal donkergrijs zijn en ook aan de onderzijde donker gepigmenteerd. Het telson is vergeleken met andere *Armadillidium*-soorten tamelijk recht afgesneden, wat één van de goede veldkenmerken is (fig. 59). De sculptuur van de kop en de vorm van de pleopoden van het mannetje bevatten belangrijke kenmerken voor het onderscheiden van de soorten waarvan er in Nederland vijf veel op elkaar lijken.

Verspreiding in Nederland

Armadillidium vulgare is in ons hele land zeer algemeen (Holthuis 1956, Berg 1996). Andere soorten van het genus zijn in Nederland aanzienlijk zeldzamer.



Figuur 59

Wanneer *Armadillidium vulgare* zich helemaal oprolt raken het telson en het scutellum op het voorhoofd elkaar. Antennen en poten worden naar binnen gevouwen om een gesloten, 'gewapend' balletje te vormen.

Figure 59

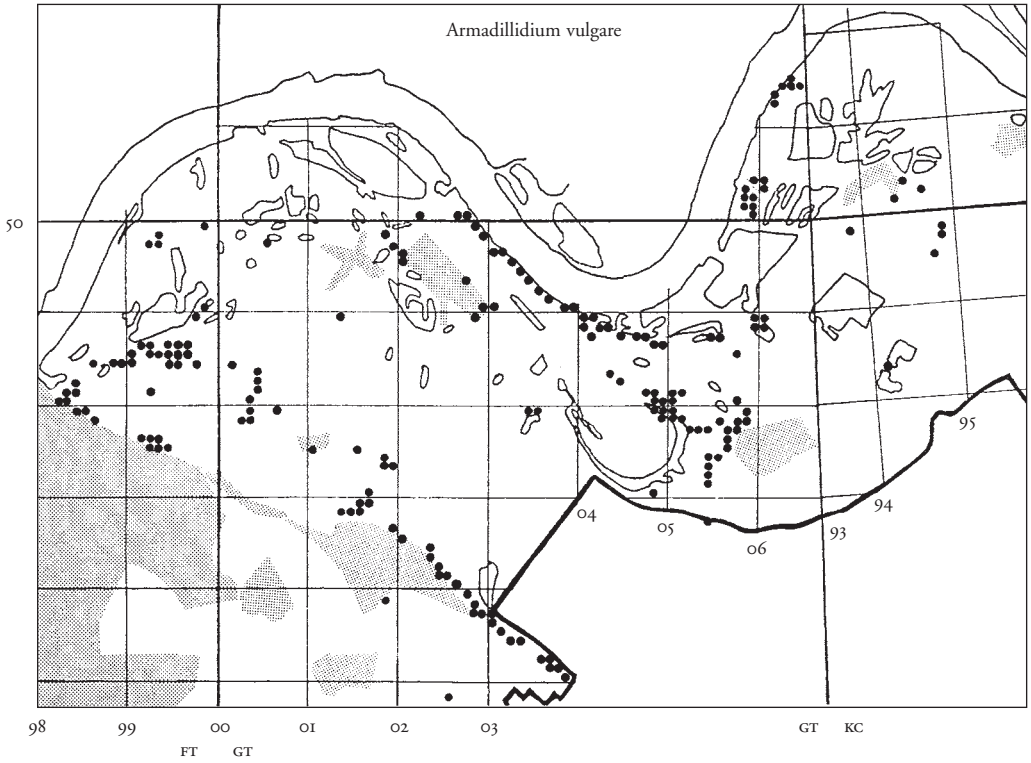
When rolling up the telson of *Armadillidium vulgare* touches the scutellum on the front of the head. The antennae and legs are folded inside to form a completely sealed armored sphere.

Biotoop

Het is bekend dat deze soort goed tegen droogte bestand is en zelfs op droge, zonnige plaatsen voorkomt (Holthuis 1956, Gruner 1966). *Armadillidium vulgare* heeft een voorkeur voor kalkrijke plaatsen. Men vindt hem op tal van antropogene plaatsen, bij huizen, in tuinen op ruderaal plaatsen en in duinen (Oliver & Meechan 1993).

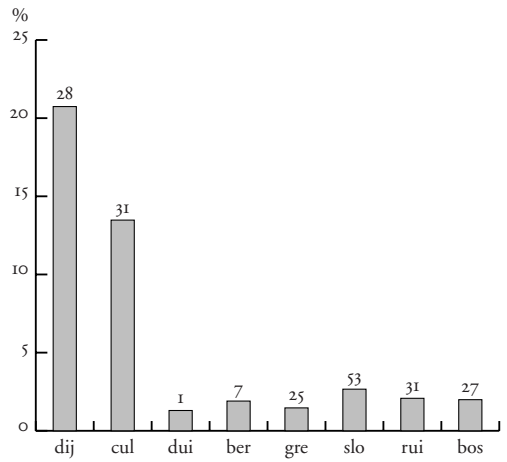
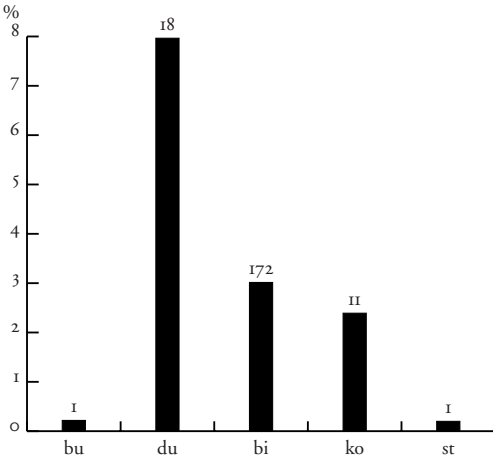
Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 60, 61)

Buitendijks worden slechts hooggelegen plaatsen boven het overstromingsniveau, in het bijzonder steenfabrieksterreinen, gekoloniseerd door *A. vulgare*. Aan de winterdijken zelf is hij algemeen. Vooral in dijkvakken die met betonblokken zijn versterkt is *A. vulgare* heel makkelijk te



Figuur 60
Verspreiding in de Ooij.

Figure 60
Distribution in the Ooij.



Figuur 61
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 61
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

vinden. Een graspol of een paar bijeengewaaide bladeren is al een geschikte dagrustplaats. Binnendijks is de soort in diverse biotopen aanwezig. Op dijkhellingen die op de zon geëxponerd liggen kan *A. vulgare* algemeen voorkomen, terwijl de noordkant gemeden wordt.

Aan kanaal 'het Meer' is *A. vulgare* geregeld in aanzienlijke aantallen gevonden in zeer vochtige biotopen (zelfs samen met vochtminnende soorten als *Ligidium hypnorum* en *Trichoniscoides helveticus*), tot aan de waterlijn. Ook juvenielen zijn op vochtige plekken, zoals rottend hooi, aangetroffen, bijvoorbeeld in gezelschap van *Haplophthalmus danicus*.

Op plaatsen waar slootmaaisel gestort is, afval van plantsoenen en meer van dat soort ruderales locaties treedt hij regelmatig op de voorgrond, evenals in volkstuinjes, bij huizen en schuren. Eenmaal zijn dieren in een plantenkas gevonden.

Armadillidium vulgare is in het zuidwestelijk deel van het gebied tamelijk algemeen, hetgeen hoogstwaarschijnlijk mede verband houdt met de ligging van dit gebied dicht tegen de bebouwing van Nijmegen, waar de soort talrijk voorkomt. Geschikte en minder geschikte (micro-)biotopen worden eerder (opnieuw) bezet vanuit dit stedelijk achterland. Ook is hij in meer natuurlijke biotopen vaker gevonden naarmate deze dichter bij een dorpskern liggen, een kenmerkend 'uitstralend' patroon.

Verder is de soort gevonden in populierenaanplanten, in struweel en op beschaduwde hellingen aan de randen van het stuwwalcomplex.

Opvallend genoeg is *A. vulgare* in de eikenbeukenbossen op de stuwwal nergens gevonden, alleen op enkele plaatsen bij huizen, stallen, schuren en in tuinen.

Het totaalbeeld van de verspreiding van *A. vulgare* is tamelijk verwarrend. Het voorkomen op ruderales en antropogene plaatsen ligt in de lijn van de verwachting, maar het optreden aan een kanaaloever en in enkele greppels lijkt minder voor de hand liggend. *A. vulgare* is niet zozeer droogteminnend, maar wordt beter als kalk- en warmteminnend gekarakteriseerd.



Figuur 62

Porcellio scaber is een van de meest algemene pissebedden in ons land. De frontale lob op de voorzijde van de kop is toegespitst, de antenne heeft twee leden. De normale vorm is loodgrijs, maar er komen kleurvormen voor met een roodgrijs (hier afgebeeld) of geelgrijs vlekkenpatroon.

Figure 62

Porcellio scaber is one of the most widespread and common species in The Netherlands. The frontal lobe is pointed, the antenna has two sections. The typical form is slate-grey, but yellow and red (portrayed here) specimens speckled with black also occur regularly.

Porcellio scaber – ruwe pissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Porcellio scaber is uitzonderlijk variabel van kleur, waardoor de herkenning problemen kan geven. De mannetjes zijn meestal duidelijk slanker. De lob aan de voorkant van de kop is driehoekig en iets naar boven gebogen. De antenneflaagel heeft twee leden (fig. 62). In een populierenaanplant in de Ooij (FT9948) zijn de verhoudingen tussen de kleurvormen bepaald (tabel 4). Deze kleureigenschappen zijn geslachtsgebonden. Bij de normale, egaal leigrijze vorm (= TYPE) overheersen de mannetjes. De onregelmatig rood met donkergrijs gevlekte individuen, die roodgemarmerd worden genoemd (= ROOD), zijn altijd vrouwelijk, terwijl

kleurvormen	totaal	aantal mannetjes	% mannetjes	aantal vrouwtjes	% vrouwtjes	percentage van totaal
TYPE	300	209	36	91	16	52
ROOD	15	0	0	15	3	3
GEEL	41	6	1	35	6	7
REST	221	45	8	176	30	38
totaal	577	260	45	317	55	100

Tabel 4

Porcellio scaber, kleurvormen en geslachtsverhouding van een populatie in een populierenbos; TYPE = egaalgrijs; ROOD = roodgemarmerd; GEEL = geelgemarmerd; REST = restgroep.

Table 4

Porcellio scaber, different color forms of a population in a poplar woodland; TYPE = slate-gray; ROOD = red speckled with black; GEEL = yellow speckled with black; REST = rest.

de geelgemarmerde vorm voor het grootste deel uit vrouwtjes bestaat. De vrouwtjes zijn in het algemeen lichter gekleurd, vaak hebben zij lichte epimeren (= REST). Bij deze populatie bestaat één op de tien dieren uit geel- of roodgemarmerden. Die verhoudingen verschillen nogal van plaats tot plaats, en in dezelfde populaties treden van jaar tot jaar veranderingen op.

Verspreiding in Nederland

Porcellio scaber is één van de algemeenste landpissebedden in Nederland (Holthuis 1956, Berg 1996). Doordat deze soort veel bij huizen en in stedelijke gebieden optreedt is het in elk geval de bekendste: samen met *Oniscus asellus* wordt hij in de volksmond aangeduid met namen als ruwe pissebed, kelderpissebed, kelderzeug of kelderomot. De naam kelderpissebed is tegenwoordig gereserveerd voor *O. asellus*, terwijl *P. scaber* (scaber = ruw) nu ruwe pissebed heet (Melchers et al. 1998).

Biotoop

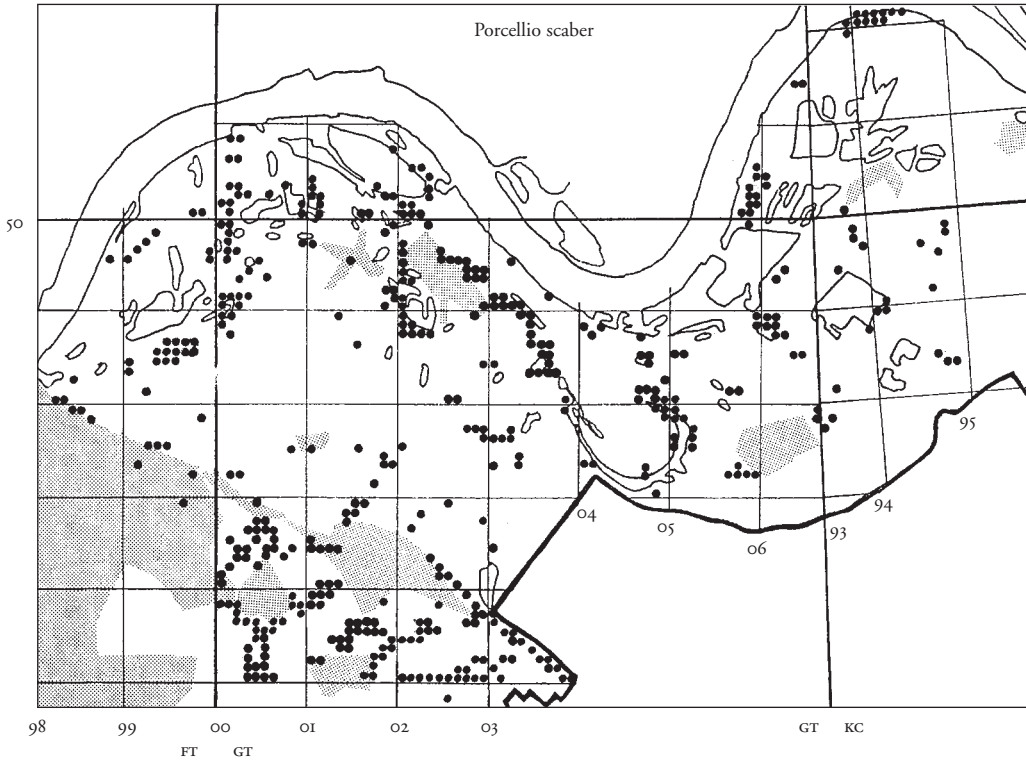
De soort komt bijna in alle biotooptypen voor, bij huizen en kassen en soms in grotten, maar ook in de vrije natuur. Hier zitten de dieren

vooral onder stenen en hout, tussen bladeren en lage planten, achter boomschors, in vermolmd hout, op afvalhopen enz. (Holthuis 1956).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 63, 64)

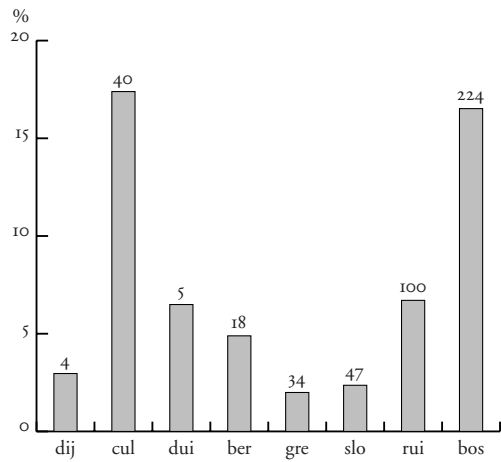
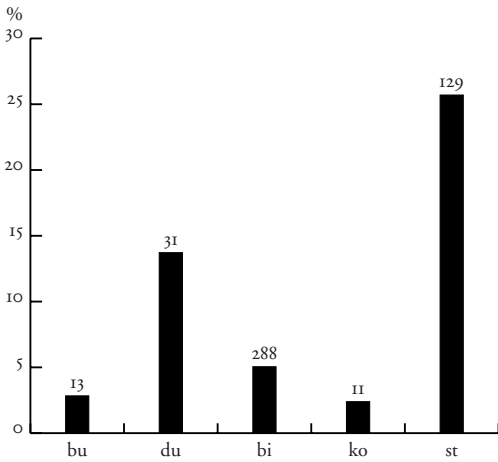
In de Ooij is *P. scaber* binnendijks regelmatig gevonden. De verspreiding en de aard van de vindplaatsen vertonen overeenkomsten met die van *O. asellus* en beide soorten worden vaak in elkaars gezelschap aangetroffen, met dit verschil dat *P. scaber* de iets drogere (micro-)habitats verkijst. Daarom is hij op de vochtigere komkleigronden minder algemeen dan *O. asellus* en op de zandigere bodems in de richting van de rivier juist algemener. Als cultuurvolger treedt de soort stevast op in de directe nabijheid van huizen, schuren e.d. en op ruderaal plaatsen als overhoekjes, volkstuintjes, afval- en composthopen. In bossen zijn de dieren vooral achter schors te vinden en in het strooisel aan de voet van bomen. Als één van de weinige soorten klimt *P. scaber* regelmatig bomen in, vooral na regenbuien, waar hij zelfs een keer op rottend fruit foeragerend werd waargenomen.

Buitendijks worden gewoonlijk alleen hoger gelegen biotopen, in het bijzonder steenfabrieks-



Figuur 63
Verspreiding in de Ooij.

Figure 63
Distribution in the Ooij.



Figuur 64
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 64
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

terreinen, bezet. Het ontbreken van de soort in het inundatiegebied duidt op gevoeligheid voor direct en langdurig contact met water. In een populierenbos, waar sterk kwel optreedt, en waar onder andere *Philoscia muscorum*, *Ligidium hypnorum* en *Trachelipus rathkii* wel te vinden zijn, ontbreekt *P. scaber* totaal (evenals *O. asellus*; zie aldaar). Dit lijkt in overeenstemming met Reinders (1933), die opgeeft dat de dieren afhankelijk van de watertemperatuur slechts tussen 4 en 69 uur onder water kunnen overleven.

Wanneer echter, zoals in de periode van voorjaar 1995 tot november 1998, de uiterwaarden nauwelijks onder water lopen, worden deze gebieden vanaf de winterdijken en steenfabrieksterreinen weer deels gekoloniseerd.

Op de stuwwal ontbreekt *P. scaber* nergens (fig. 64). Men vindt hem bij huizen en schuren, in loof-, gemengd en zelfs naaldbos, achter schors, onder hout, stenen en in het strooisel.

Geslachtsverhouding

Het percentage mannetjes op het totaal is 44% ($n = 1670$). Door infectie met een bacterie kunnen mannetjes, zelfs in een vrij laat groeistadium, zich ontwikkelen tot vrouwtjes (Juchault et al. 1993).

Ziekten en parasieten

Van *P. scaber* worden geregeld individuen gevonden met een troebel lichtgrijze kleur. Ze zijn waarschijnlijk besmet met een gistachtig organisme, dat steeds dodelijk is (Federici 1984). Blauwgekleurde exemplaren die met een iridovirus zijn besmet komen vooral in tuinen geregeld voor.

De vondst van vijf lijkes met in de lichaamsholte een vliegenpop geeft aan dat *P. scaber* kan worden geparasiteerd door pissebedvliegen (Diptera: Rhinophoridae). Uit één pop is *Rhinophora lepida* (Meigen, 1824) gekweekt, de in ons land meest algemene soort (Wijnhoven & Zeegers 1999). Aan de rand van een populierenbos, waar *P. scaber* zeer algemeen voorkomt, vliegt *R. lepida* in de zomer massaal.

Opmerkingen

Langere perioden van lichte vorst (ca. $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$) zijn dodelijk voor deze soort (Tanaka & Udagawa 1993). Na langere vorstperioden werden een populierenaanplant (F19948) clusters met grote aantallen doodgevroren *P. scaber* gevonden (februari 1994, maart 1996, februari 1997). Het aanbod aan overwinteringsplaatsen is kennelijk beperkt. De gebleekte skeletjes die men 's zomers in het veld soms tegenkomt zijn de overblijfselen van dergelijke doodgevroren aggregaties.

Porcellio scaber is zeer algemeen en toont zich vaak niet bijster schuw voor daglicht. Hierdoor is deze soort een dankbaar studieobject voor allerlei facetten van ongestoord, natuurlijk gedrag. Wanneer het 's nachts regent of heel vochtig is zijn de dieren langer actief (Den Boer 1961). Hun activiteitsperiode kan tot ver in de ochtend doorgaan. Ze kunnen dan heel goed in het volle (zon-)licht worden bekeken. Wat direct opvalt en verrast is dat deze 'ochtenddieren' in niets doen denken aan de trage, lichtschuwe, aanstonds wegsnellende individuen die men gewend is aan te treffen na het omkeren van een steen of stuk hout. Ze zijn bijzonder actief en onderzoeken voortdurend hun omgeving. Ze foerageren op de groene 'aanslag' van stenen en boom-schors, merken elkaar op en reageren op elkaars bewegingen of toenaderingen. Met felle ritmische schokjes geeft een vrouwtje te kennen dat zij niet op de avances van een al te opdringerig mannetje wenst in te gaan. Hetzelfde afweergedrag is opgemerkt, in een tuin, bij pissebedden die een korstje brood hebben ontdekt. Er zijn zelfs enkele dieren die met een broodkruimel in de kaken geklemd op de loop gaan om hun pas veroverde lekkernij niet te hoeven delen. Soms is het paringsritueel te bestuderen of een vervelling. Wanneer men het geluk heeft dit soort zaken een keer waargenomen te hebben begrijpt men meteen wat bedoeld wordt met de opmerking dat landpissebedden bepaalde activiteitsperioden hebben. Bij inventarisaties overdag wordt kortom geen goed beeld verkregen van het gedrag van deze nachtactieve dieren.

Porcellio spinicornis – zwartkoppissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Porcellio spinicornis is goed herkenbaar wanneer men hem een paar keer van dichtbij heeft bekeken. Het is een van onze mooiste landpissebedden, sneller en ‘elegantier’ dan *Porcellio scaber* en kenmerkend contrastrijk gevlekt (Berg & Wijnhoven 1997). De kleurvariatie is gering, van vrij licht tot vrij donker, maar steeds steekt de zwarte kop duidelijk af tegen het lichaam. Het pleon (achterlijf) is eveneens donkerder dan het pereion, vaak alleen met enkele gele vlekjes bezet en/of met lichte epimeren, maar niet ‘egaal donkerbruin’ zoals Holthuis (1956) schrijft. Er is één albino gevonden. Het dier is volkomen pigmentloos en heeft een geelwitte tint. De frontale lob, midden op de voorkant van de kop, is halfcirkelvormig (fig. 65).

Verspreiding in Nederland

Porcellio spinicornis is in alle Nederlandse provincies gevangen (Holthuis 1956). Recent is de soort alleen nog niet uit Flevoland gemeld (Berg 1996). Polk (1959) noemt *P. spinicornis* algemeen voor Nederland en België.

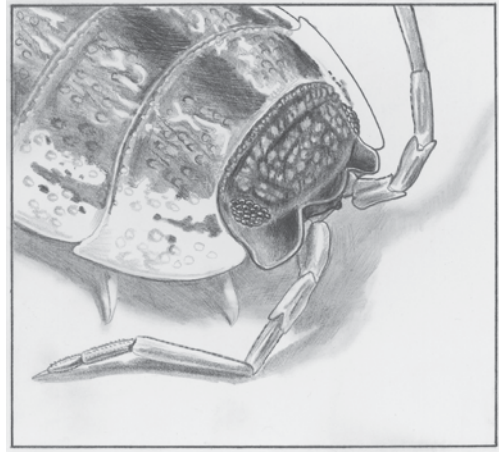
Biotoop

Vandel noemt *P. spinicornis* een typisch kalkminnende soort (1960, p. 65: ‘Calcicoles’). De dieren kunnen worden gevonden bij muren van oude gebouwen, begraafplaatsen, bruggen en gemalen, onder stenen en soortgelijke kalkrijke plaatsen. *Porcellio spinicornis* is warmteminnend en verdraagt en prefereert droge omstandigheden (Berg & Wijnhoven 1997).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 66, 67)

In de Ooij is *P. spinicornis* bij alle (voormalige) steenfabrieken in de uiterwaarden present. Een grote populatie werd gevonden in een berg afvalpuin op een steenfabrieksterrein (FT9949). De meeste dieren hielden zich op aan de steile zuidhelling waar het op zonnige dagen zeer warm kan worden.

Bij een klein tuincentrum is *P. spinicornis* gevonden in en bij een plantenkas. In het kerkje van



Figuur 65

Porcellio spinicornis is een van onze mooiste pissebedden. Deze soort prefereert warme, droge en kalkrijke biotopen.

Figure 65

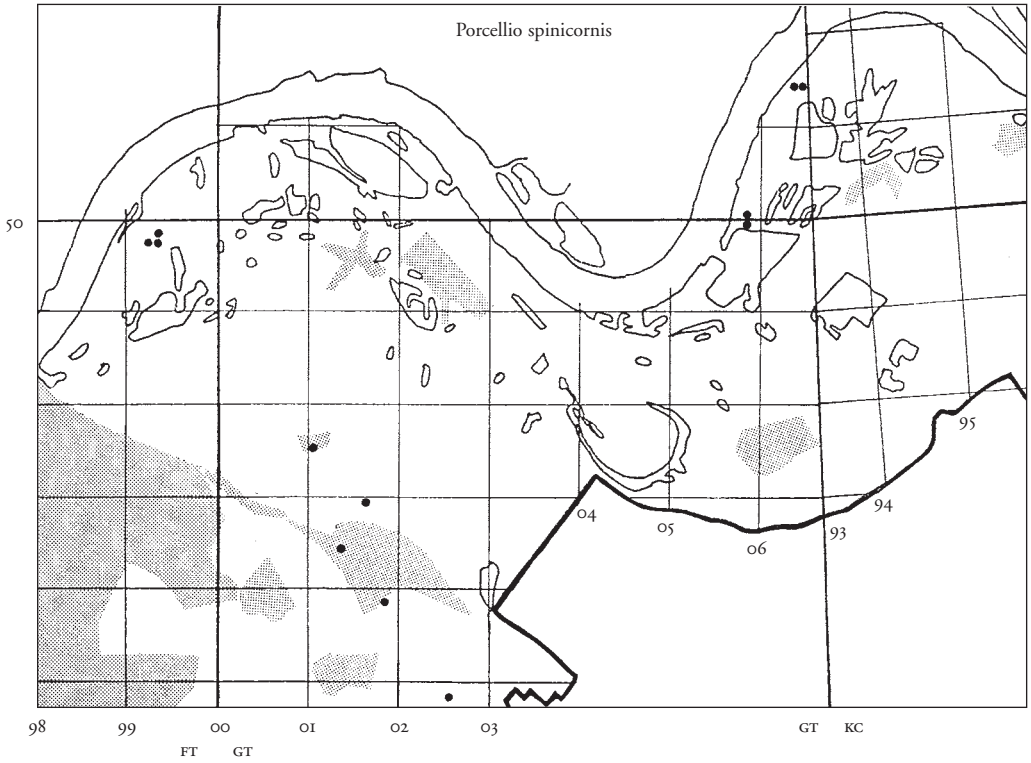
Porcellio spinicornis is one of the most attractive woodlice. This species prefers warm and dry conditions rich in chalk.

Persingen bevond zich een groot aantal dieren in gezelschap van *Porcellionides pruinosus*. De overige vondsten zijn in particuliere tuinen gedaan, waar de soort altijd bij muurtjes zit, onder stenen of betontegels.

De vindplaatsen stemmen goed overeen met de waarnemingen van Gruner (1966). Hij noemt deze soort uitgesproken xerofiel met een voorkeur voor droge zonnige plaatsen en, in bepaalde mate, voor bergachtige streken. In het laagland treedt de soort vaak synantroop op in huizen, tuinen, kelders en in kassen.

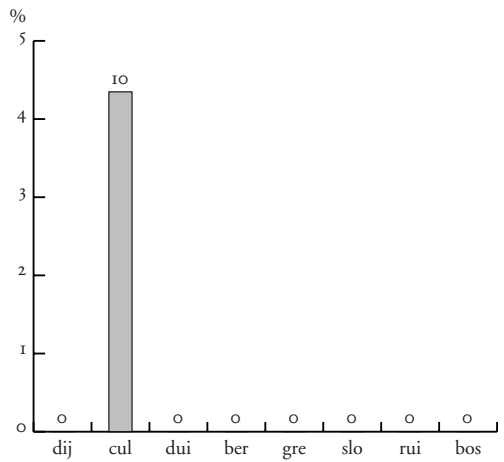
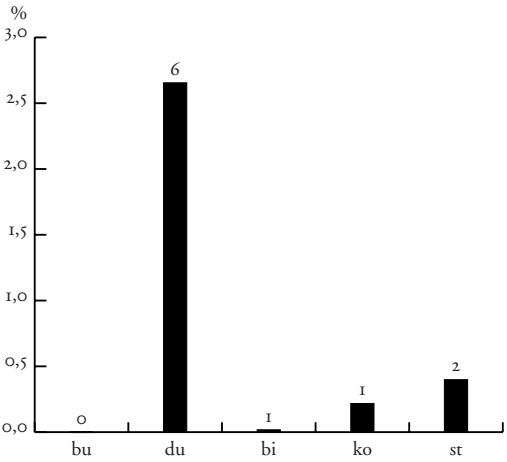
Opmerkingen

Omdat droogte goed verdragen wordt zijn de dieren, meer dan de meeste andere pissebedden, ook overdag actief, zelfs in de volle zon. Vaak reageert een rondlopend dier op verstoring (bijvoorbeeld de schaduw van een uitgestoken hand) door plots stil te blijven zitten. Op een geschikte ondergrond is het dier dan verrassend goed gecamoufleerd: de donkere kop en het donkere abdomen ‘breken’ de omtreklijn van het dier.



Figuur 66
Verspreiding in de Ooij.

Figure 66
Distribution in the Ooij.



Figuur 67
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 67
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

Porcellionides pruinosus – berijpte pissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Wanneer men *P. pruinosus* een paar keer heeft gezien levert de herkenning weinig moeilijkheden op. Het pleon (achterlijf) is smal. Opvallend bij deze soort zijn de contrastrijk gekleurde, ‘gebandede’ antennen. Deze zijn licht rond de begrenzingen van de leden, donkergrijs/bruin ertussenin (fig. 68). De rugzijde heeft een kenmerkende, fluweelachtige glans of bepoedering die in alcohol verloren gaat (Hopkin 1991, p. 641: with unique surface plum-like ‘bloom’). De kleur varieert van egaal grijs tot geel/bruin gevlekt. Het zijn zeer vlugge lopers.

Verspreiding in Nederland

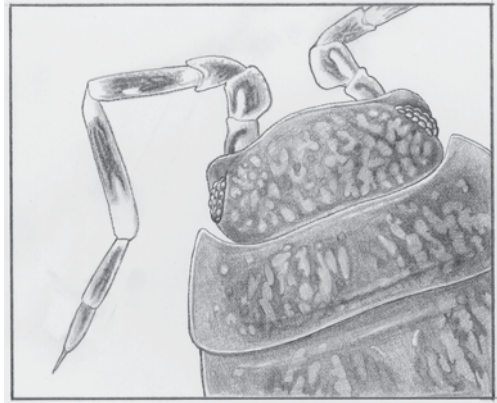
Porcellionides pruinosus is afkomstig uit het westelijk deel van het Mediterrane gebied, maar is door de mens over alle continenten verspreid. In Nederland is de soort in totaal van slechts 32 10x10-kmhokken bekend. Waarschijnlijk komt *P. pruinosus* niet algemeen in ons land voor. Recente inventarisaties in Noord-Holland hebben slechts een klein aantal vindplaatsen opgeleverd. De soort is mogelijk sterk afgenomen gedurende de laatste decennia. Sommige auteurs signaleren dit ook en geven als verklaring het verdwijnen van paarden (paardenmest) uit de agrarische cultuur (Harding & Sutton 1985).

Biotoop

Deze soort wordt vrij vaak in de buurt van huizen en ook wel in kassen aangetroffen, op vrij droge plaatsen, onder stenen, hout, afvalhopen enz. (Holthuis 1956). Gruner (1966) vermeldt *P. pruinosus* -onder de naam *Metoponorthus pruinosus*- als uitgesproken warmte- en droogteminnend. De soort zou zelden op licht vochtige plaatsen, als composthopen en onder hout, voorkomen. Vandel (1960, p. 67) brengt hem, bij zijn indeling in ecologische groepen, onder bij de meest karakteristieke ‘Anthropophiles (Synanthropes)’.

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 69, 70)

In het onderzochte gebied is deze soort op zeven



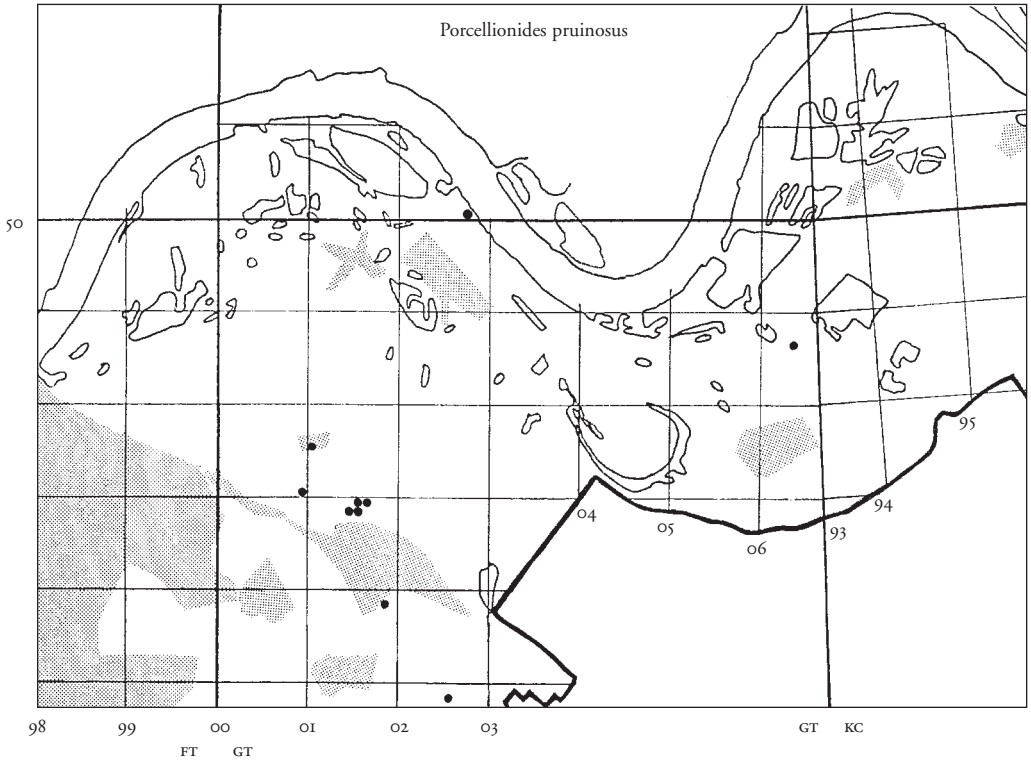
Figuur 68

Porcellionides pruinosus is een verrassend snelle loper. In ons land is deze soort sterk afhankelijk van antropogene biotopen, met name mest- en composthopen.

Figure 68

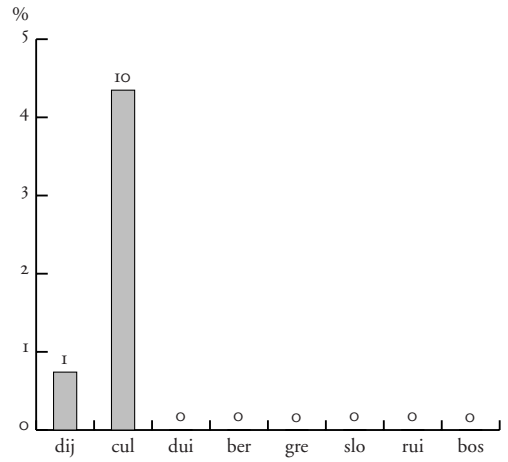
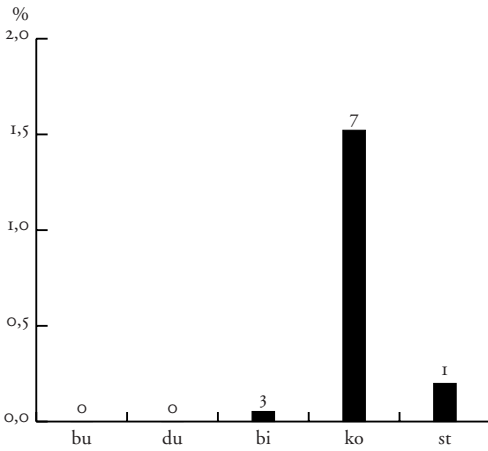
When disturbed *Porcellionides pruinosus* has a surprisingly fast turn of speed. In The Netherlands this species is restricted to synanthropic habitats such as dung and compost heaps.

plaatsen gevonden. Uit de vindplaatsen blijkt duidelijk dat *P. pruinosus* aan antropogene biotopen gebonden is. Enkele dieren zaten onder stukken snoeihout en gerooide fruitbomen op ‘de Zandpol’, een kunstmatig zandlichaam in het kleilandschap, met begeleidende soorten *Porcellio scaber*, *Philoscia muscorum* en *Oniscus asellus*. Een exemplaar is in de aanspoelzoom van de winterdijk aangetroffen. Een grote populatie bevindt zich in de directe nabijheid van een klein tuincentrum waar volkstuintjes omheen liggen (GTO146). De dieren zitten hier in een composthoop, onder landbouwplastic van een champignonmesthoop, onder stapels oude graszoden, stenen, blokken hout enz. Verder is *P. pruinosus* gevonden in en bij een schapenstalletje (onder rottend hooi, in stalmest en stro) (GTO047). Na de winter (1993-1994) is de soort hier niet meer teruggevonden. Een groot aantal dieren is waargenomen in het kerkje van Persingen. Deze ruimte wordt voor kunstexposities gebruikt en is dan tijdelijk verwarmd. De dieren zitten in muurscheuren en spleten en tussen vloertegels, in gezelschap van



Figuur 69
Verspreiding in de Ooij.

Figure 69
Distribution in the Ooij.



Figuur 70
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 70
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

P. spinicornis. Dan is er nóg een vindplaats in en bij een schapenstal, en een bij een vervallen veeschuurtje in een weiland.

Blijkbaar wordt deze soort vaak door mensen verspreid en kan ze standhouden op plaatsen met hogere (winter-)temperaturen als gevolg van broei (compost, champignonmest, stalmest). Beyer (1958) geeft een vindplaats in een luzerneveld en vermoedt dat *P. pruinus* hier met stalmest naar toegebracht kan zijn en er tenslotte weer is uitgestorven. Een inventarisatie van Amsterdam levert vergelijkbare vindplaatsen op: in een composthoop, bij een mestopslagplaats en midden in een weiland (Melchers et al. 1998).

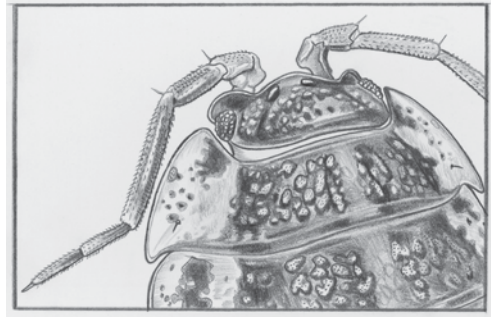
Trachelipus rathkii – kleipissebed

Veld- en determinatiekenmerken

Trachelipus rathkii is in het veld meestal vrij goed herkenbaar. Vooral de smalle, lichte middenstreep is kenmerkend (hoewel deze bij donkere mannetjes ontbreken kan). De kleuren zijn meer bruinachtig en ‘warmer’ dan bij veel andere grote soorten. De kop draagt een afgeronde frontale lob, de antenneflagel heeft twee leden (fig. 71). Alle vijf paren pleopoden dragen longen, die met het blote oog te zien zijn als twee rijen witte vlekjes op de buitenranden van de exopodieten. Bij *Porcellio* zijn maar op twee paar pleopoden longen te zien. Jongere dieren kunnen verward worden met *Porcellio* of *Oniscus*. De rangschikking van vlekjes is bij *Porcellio scaber* echter zelden zo regelmatig en een lichte middenstreep is in geen geval aanwezig. De lichtbruine vlek op de grens pereion/pleon, zo typisch voor juvenielen van *Oniscus asellus* (fig. 49), ontbreekt bij *Trachelipus*.

Er zijn talloze dieren gevonden met een kleurpatroon dat vergelijkbaar is met roodbruin gemarmerde exemplaren van *P. scaber*, maar wél met de typerende lichte middenstreep. Omdat er alleen vrouwtjes van *T. rathkii* met deze kleur zijn gevonden, is deze eigenschap waarschijnlijk geslachtsgebonden.

In de Ooijpolder zijn een aantal afwijkende exem-



Figuur 71

Trachelipus rathkii lijkt veel op *Porcellio scaber*, maar de frontale lob op het voorhoofd is afgerond. Veel individuen hebben een lichte middenstreep op de rug.

Figure 71

Trachelipus rathkii looks very similar to *Porcellio scaber*. However, the front margin of the head is more rounded. Also most specimens have a central light coloured stripe running across the body segments.

plaren van *T. rathkii* verzameld waarvan de knobbels op kop en lichaam vrijwel zijn uitgevlakt, zodat de dieren zeer glad en glanzend zijn, vergeleken met de normale vorm. Het zijn doorgaans grote, donkere mannetjes met uitgesproken sterk ontwikkelde geslachtskenmerken, die echter niet essentieel afwijken van beschrijvingen en figuren uit de literatuur (Gruner 1966, Vandel 1964). Wellicht zijn dit oudere (twee- of driejarige) dieren.

Verspreiding in Nederland

Van *T. rathkii* is materiaal bekend van iedere Nederlandse provincie, behalve van Zuid-Flevoland. Deze soort is weinig in de literatuur vermeld, waardoor haar verspreiding in ons land onduidelijk is. Recente inventarisaties (voor Noord-Holland: Berg 1996) brengen aan het licht dat *T. rathkii* vrij algemeen is, vooral op kleigronden.

Biotoop

Veel auteurs benadrukken het feit dat *T. rathkii* niet veel eisen stelt aan de vochtigheidsgraad van de omgeving, zowel droge als vrij natte plaatsen kunnen door de soort bewoond worden. De soort

is niet aan loofbossen gebonden, maar komt ook voor in weilanden, moerassige plaatsen, uiterwaarden, en dergelijke (Holthuis 1956).

Verspreiding en biotoop in de Ooij (fig. 72, 73)

Het verspreidingspatroon van *T. rathkii* in de Ooij wijkt in bepaalde opzichten belangrijk af van andere grote soorten, zoals *P. scaber* en *O. asellus*. In het periodiek geïnundeerd gebied buiten de winterdijken is *T. rathkii* veel waargenomen. De soort is erg algemeen in buitendijkse populierenaanplanten en (wilgen-) struwelen, steeds in gezelschap van *Hylomiscus riparius*. De dieren zitten in het strooisel en achter schors, onder stenen, dood riet, enzovoort. In het open buitendijks terrein is *T. rathkii* de enige landpissebed. De soort is bijvoorbeeld dikwijls te vinden in vloedmerken van aangespoeld gras, riet, hout en afval, tussen graspollen, onder stenen, hout, oude koeienvlaaien en dergelijke, aan randen van graslanden, in bermen, rietlanden enz., soms tot aan de oevers van de Waal. Vaak zitten de dieren in de grond, zij het heel verspreid en in lage dichtheden. In de Millingerwaard kan *T. rathkii* in bijna ieder hectarehok gevonden worden, maar in de hoogdynamische Erlecomse Waard (in het zuidelijk deel van kilometerhok GTO650) ontbreekt hij. In de Biesbosch vond Heijligers (1962) de soort ook op veel plaatsen die destijds door het getij beïnvloed werden. Herold (1925) gaf aan dat *T. rathkii* zeker 66 dagen onder water kan overleven en dan zelfs voedsel tot zich kan nemen. Hoe dan ook, de soort is blijkbaar een van de weinige landpissebedden die bestand is tegen de dynamiek die het uiterwaardenlandschap beheerst. Dit stelt haar bovendien in staat het rivierengebied 'passief' te koloniseren. Dieren kunnen op stukken drijfhout meegevoerd worden stroomafwaarts en aanspoelen (Vandel 1960a, 1962). Het talrijke voorkomen in vloedmerken wijst daarop. Binnendijks komt *T. rathkii* tamelijk algemeen voor onder stenen, dood hout en plantaardig afval zoals vochtig hooi en riet. De dichtheden zijn meestal laag, zodat de soort makkelijk over het hoofd gezien wordt. In het bodemmilieu is het voorkomen tamelijk verspreid, maar onder

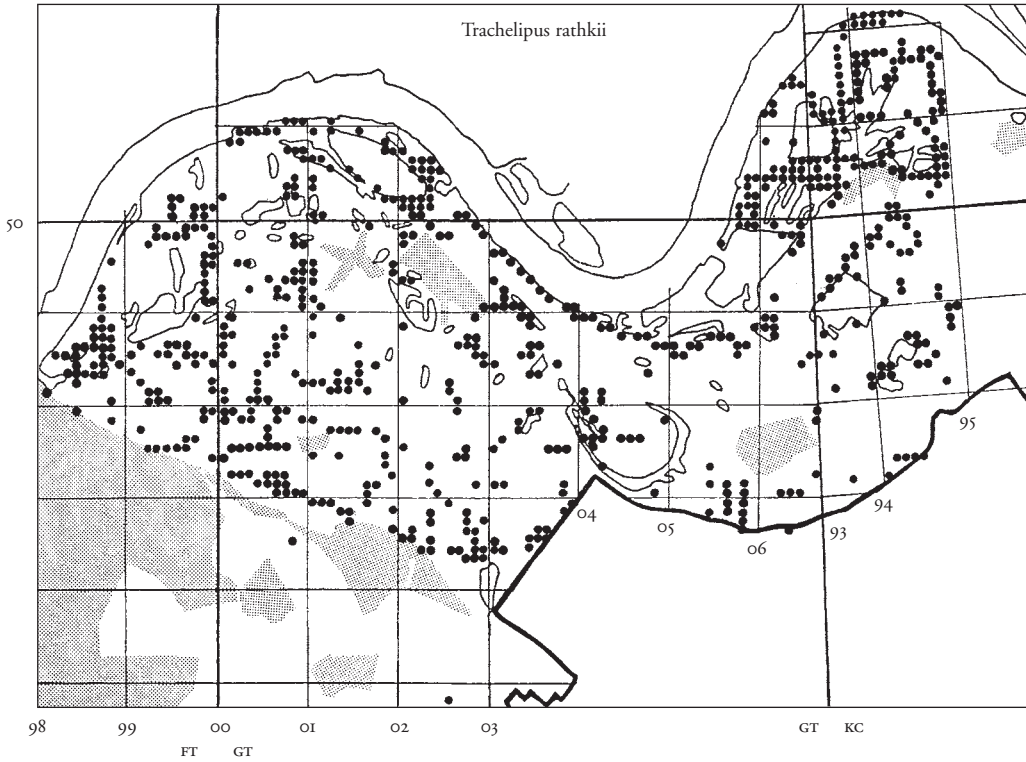
stukken hout en dergelijke zijn vaak kleine aggregaties aanwezig. Vergeleken met het voorkomen in de uiterwaarden blijkt de soort binnendijks echter grotere bossen te mijden. De belangrijkste biotopen zijn hier ruigten, kleinere struwelen, mei- en sleedoornhagen en bermen en greppels in grasland- en akkerbouwgebieden. In open biotopen (bijvoorbeeld gemaaide zandige wegbermen) zonder beschuttingsmogelijkheden van stenen, takken of hogere vegetatie, is het soms de enige landpissebed. De dieren zitten in molshopen, vrij onder in de kruidlagen en tussen graspollen. Wanneer men op zoek gaat naar de mierengast *Platyarthrus hoffmannseggii* vindt men *T. rathkii* geregeld in en bij koepel- en grondnesten van *Lasius niger* en *L. flavus*. Bij het zoeken naar de kleine bodempissebedden treft men hem ook vaak aan, soms nogal diep in de bodem. In een volkstuin is hij heel talrijk in de grond gevonden tijdens het rooien van aardappels die door de aardappelziekte zijn aangetast. Hoewel Polk (1959) schrijft dat de dieren van deze soort 'op relatief droge plaatsen' voorkomen, zijn ze in het geïnventariseerde gebied vaak op vochtige tot uitgesproken natte plekken gevonden, bijvoorbeeld: onder stenen in modderige greppels, tussen rottend slootmaaisel, in rietmaaisel aan de rand van een plas en achter kletsnate schors van uit het water stekende takken. Het is evenmin in overeenstemming met de opmerking van Beyer (1964) dat 'ze niet vrijwillig uitgesproken natte plaatsen schijnen op te zoeken'. In de 's winters erg natte komkleigebieden van de Ooijpolder is de soort echter algemeen. We kunnen concluderen dat *T. rathkii* een opportunistische soort is die voorkomt op zeer natte tot droge plaatsen, met een voorkeur voor open terrein.

Broedbiologie

Vanaf 12 mei zijn vrouwtjes met broed gevonden. De broedperiode loopt door tot in oktober, maar bereikt eind juni, begin juli een hoogtepunt.

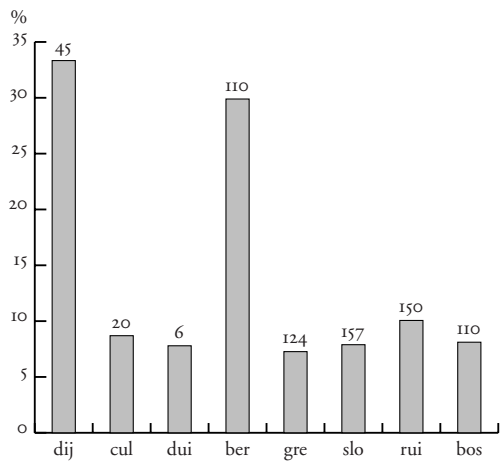
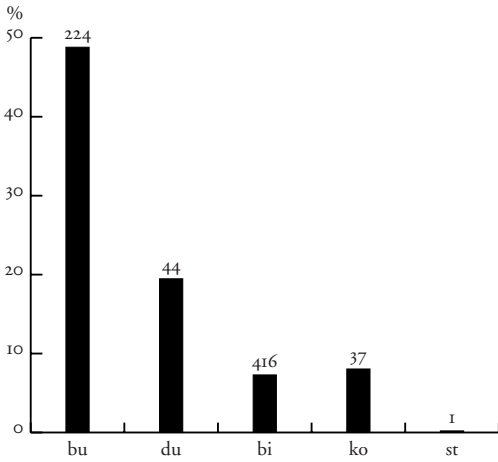
Ziekten & parasieten

Er is een vrouwtje verzameld met een parelmoerachtige blauwe verkleuring, veroorzaakt door een



Figuur 72
Verspreiding in de Ooij.

Figure 72
Distribution in the Ooij.



Figuur 73
Verdeling over de landschappen (links) en biotopen (rechts).

Figure 73
Distribution over the first order habitats (left) and second order habitats (right).

dodelijk iridovirus.

In de literatuur is opvallend weinig melding gemaakt van parasieten bij *T. rathkii*. Dit zal wel stroken met de werkelijke situatie want de dieren leven vaak in heel lage dichtheden, zodat het voor een parasiet niet aantrekkelijk is zich op deze soort te specialiseren. In de Millingerwaard is één exemplaar gevangen dat geparasiteerd bleek te zijn door de pissebedvlieg *Paykullia maculata* (Fallén, 1820) (Diptera: Rhinophoridae; zie deel 2).

Opmerkingen

Trachelipus rathkii is de enige soort in het onderzoeksgebied die vijf paar longen heeft. Het ademhalingssysteem is veel efficiënter dan bij andere grote soorten. *Trachelipus rathkii* is hierdoor zeer goed bestand tegen de directe inwerking van water, dus ook van regenbuien, zodat deze soort permanent plaatsen kan bezetten die minder dekking bieden en die hierom door andere soorten gemeden worden.

Op het eerste gezicht lijkt *T. rathkii* daarom het best als een pioniersoort gekarakteriseerd: hij stelt weinig eisen, is tamelijk mobiel en hij ontbreekt in 'climaxvegetaties' (binnendijkse bossen). Waarschijnlijk echter wordt de verspreiding van *T. rathkii* sterk negatief beïnvloed vanwege concurrentie met de twee opportunistische soorten *P. scaber* en *O. asellus*, die in bossen en op ruderaal plaatsen domineren. In het hoofdstuk over interspecifieke concurrentie en in het zoögeografisch overzicht in deel 2 wordt ingegaan op de bijzondere positie die *T. rathkii* inneemt binnen de Nederlandse landpissebeddenfauna.

UITLEIDING

Jaren van intensief veldwerk vormen de basis van deze monografie. Door de gedetailleerde schaal van de inventarisatie kwam in de loop van de tijd steeds scherper naar voren dat elk van de zeventien gevonden soorten landpissebedden een heel karakteristiek verspreidingspatroon heeft. De soortensamenstelling blijkt per landschapstype sterk te verschillen. Een duidelijk voorbeeld is het ontbreken van de bodembewonende pissebedden

(*T. helveticus*, *T. albidus*, *H. mengii*, *H. danicus* en *M. leydigii*) op de stuwwal. Ook op het niveau van de biotopen geeft elke soort een typisch patroon te zien. Zo komt *L. hypnorum* bijna niet in wegbermen voor, terwijl de mierenpissebed (*P. hoffmannseggii*) er algemeen is.

In deel 2 van dit artikel, dat in een volgend nummer van Nederlandse Faunistische Mededelingen verschijnt, zal onder meer worden ingegaan op de dieperliggende oorzaken van deze verspreidingspatronen. Er zal worden onderzocht welke relaties er bestaan met de grondwaterstand, het bodemtype en het kalkgehalte van de bodem. In een zoögeografisch overzicht worden de gegevens van de Ooijpolder in een landelijke en internationale context geplaatst. De soortensamenstelling van de landschaps- en biotooptypen wordt besproken. Vanwege het fijnmazige karakter van de waarnemingen is het bovendien mogelijk na te gaan of tussen bepaalde soorten concurrentie optreedt. Daarnaast komen in het tweede deel andere onderwerpen aan de orde die deels het resultaat zijn van aanvullende veldwaarnemingen: de met *Oniscus asellus* geassocieerde foretische mijt *Bakerdania elliptica*, fenologie, broedbiologie, geslachtsverhouding, ziekten, parasieten en predatoren.

DANKWOORD

Graag bedank ik, naast alle niet bij naam genoemde personen die me op hun grondterrein toelieten of me anderszins behulpzaam waren, de volgende mensen van harte: P. Huwae, de familie Olthof, H. van Wezel, G. Willink (Stichting Toegepaste Landschapsecologie, Nijmegen), H. Woesthuis (Staatsbosbeheer Regio Rivierland). De leden van de KNNV-Insectenwerkgroep van het Natuurmuseum in Nijmegen waren behulpzaam bij diverse determinaties. Het Staatsbosbeheer verleende een vergunning voor de Millingerwaard en de Groenlanden. Firma de Beyer gaf toestemming in gezelschap van J. Bekhuis (Wereld Natuur Fonds, beheerder en voorlichter Millingerwaard) hun steenfabrieksterrein af te struinen. Theo Zeegers hielp me op weg

met de pissebedvliegen. Roy Kleukers (EIS-Nederland, Leiden) heeft me geholpen met de verwerking van de computergegevens. Een heel speciaal woord van dank gaat uit naar de heer L. B. Holthuis (Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden), die mij al die jaren zeer vriendelijk en ter zake te woord heeft gestaan en het manuscript van commentaar voorzag. Matty Berg (Vrije Universiteit, Amsterdam) ben ik in het bijzonder dank verschuldigd voor het (ik zou haast zeggen onvermoeibaar) aanslepen van literatuur, voor het stimulerend meedenken, de determinaties, de plezierige correspondentie, dagtochten, de weddenschappen (die ik meestal verloor) en voor zijn waardevolle commentaren en aanvullingen op dit verslag. En: Jan, man, bedankt.

LITERATUUR

- Allspach, A. 1992. Die Landasseln (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea) Hessens. – *Naturschutz Heute* 12: 1-146.
- Berg, M.P. 1995. De mierenpissebed, *Platyarthus hoffmannseggii*, een mysterieuze gast in mierennesten. – *Natura* 92: 62-65.
- Berg, M.P. 1996. Preliminary atlas of the terrestrial isopods of the Netherlands. – Vrije Universiteit, Amsterdam. [Report D95006].
- Berg, M.P., 1997. Naamlijst van de Nederlandse landpissebedden (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea). – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 7: 31-34.
- Berg, M.P. & H. Wijnhoven 1997. Landpissebedden. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 221: 1-80.
- Beyer, R. 1958. Ökologische und brutbiologische Untersuchungen an Landisopoden der Umgebung von Leipzig. – *Wissenschaftliche Zeitschrift der Karl-Marx-Universität Leipzig* 7: 291-308.
- Beyer, R. 1964. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Landisopoden in Mitteldeutschland. – *Zoologische Jahrbücher, Abteilung Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 91: 341-402.
- Boer, P.J. den 1961. The ecological significance of activity patterns in the woodlouse *Porcellio scaber* Latr. (Isopoda). – *Rijksuniversiteit Leiden, Leiden*.
- Bullinga, M. & P. Offermans (red.) 1993. *De Ooij*. – Bandijk Boeken, Nijmegen.
- Christensen, B. & H. Noer 1986. Spatial and temporal components of genetic variation in triploid parthenogenetic *Trichoniscus pusillus* (Isopoda, Crustacea). – *Hereditas* 98: 277-285.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1956. Studies in diurnal rhythms. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice (Isopoda). – *Journal of Experimental Biology* 33: 576-582.
- Dahl, F. 1916. *Die Asseln oder Isopoden Deutschlands*. – Verlag Gustav Fischer, Jena.
- Federici, B.A. 1984. Diseases of terrestrial isopods. – *Transactions of the Zoological Society of London* 53: 233-245.
- Frankel, B. 1979. The juvenile stadia of the diploid and triploid subspecies of *Trichoniscus pusillus* Brandt (Crustacea: Isopoda). – *Journal of Natural History* 13: 195-210.
- Fussey, G.D. 1984. The distribution of the two forms of the woodlouse *Trichoniscus pusillus* Brandt (Isopoda: Oniscoidea) in the British Isles: a reassessment of geographic parthenogenesis. – *Biological Journal of the Linnean Society* 23: 309-321.
- Gräve, W. 1913. Die in der Umgebung von Bonn vorkommenden landbewohnenden Crustaceen und einiges über deren Lebensverhältnisse. – *Verhandlung naturhistorische Verein Rheinland* 70: 175-248.
- Grundy, A.J. & S.L. Sutton 1989. Year class splitting in the woodlouse *Philoscia muscorum* explained through studies of growth and survivorship. – *Holarctic Ecology* 12: 112-119.
- Gruner, H.-E. 1966. V. Isopoda. Krebstiere oder Crustacea V. Isopoda. – *Die Tierwelt Deutschlands* 53 (2): 1-371.
- Harding, P.T. & S.L. Sutton 1985. Woodlice of Britain and Ireland: distribution and habitat. – *Natural Environment Research Council, Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon*.
- Herold, W. 1925. Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie einiger Landasseln. – *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 4: 337-415.
- Heijligers, P.C. 1962. Over de verticale verspreiding van landdieren in de Biesbosch. – *De Levende Natuur* 65: 35-42.
- Hoeksema, K.J. 1959. *Bodemfauna en profielontwikkel-*

- ing. – In: Bodemkunde. Directie landbouwonderwijs, Ministerie van Landbouw en Visserij, Den Haag: 28-42.
- Holthuis, L.B. 1956. Isopoda en Tanaidacea. – Sijthoff, Leiden. [Fauna van Nederland 16]
- Hopkin, S.P. 1991. A key to the woodlice of Britain and Ireland. – *Field studies* 7: 599-650.
- Juchault, P., T. Rigaud & J.P. Mocquard 1993. Evolution of sex determination and sex ratio variability in wild populations of *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea: Isopoda): a case study in conflict resolution. – *Acta Oecologica* 14: 143-152.
- Kuipers, S.F. 1956. Bodemkunde. – Educaboek, Culemborg.
- Meinertz, T. 1950a. The distribution of terrestrial isopods in Denmark and some remarks on their distribution in the neighbouring countries. – *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening* 1 Kopenhagen 112: 166-223.
- Meijden, R. van der 1996. Heukels' Flora van Nederland. – Wolters-Noordhoff, Groningen. [22e druk.]
- Meinertz, T. 1950b. Über die Geschlechtsverhältnisse und die Brutzeit der dänischen Landisopoden. – *Institut für Vergleichende Anatomie und Zoologische Technik der Universität Kopenhagen*, Kopenhagen.
- Meinertz, T. 1951. Die Vermehrungsintensität bei Landisopoden. – *Institut für Vergleichende Anatomie und Zoologische Technik der Universität Kopenhagen*, Kopenhagen.
- Melchers, M., M. Soesbergen & G. Timmermans (red.) 1998. Paardenbijters en mensentreters, de veelpoters van Amsterdam. – Schuyt & Co, Haarlem.
- Nieuwerkerken, E.J. van 1991. UTM grid: een voorschot op de toekomst. – *Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Nederland* 20: 9-13.
- Oliver, P.G. & C.J. Meehan 1993. Woodlice. – *Synopses of the British Fauna (New Series)* 49: 1 - 136.
- Polk, P. 1959. De landpissebedden (Isopoda Oniscoidea) van België en Nederland. – *Wetenschappelijke Mededelingen KNNV* 31: 1-12.
- Reinders, D.E. 1933. Die Funktion der Corpora alba bei *Porcellio scaber*. – *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 20: 291-298.
- Stachurski, A. 1972. Population density, biomass and maximum natality rate and food conditions in *Ligidium hypnorum* L. (Isopoda). – *Ekologia Polska* 20: 185-198.
- Stevenson, J.R. 1961. Polyphenol oxidase in the tegumental glands in relation to the moulting cycle of the isopod crustacean *Armadillidium vulgare*. – *Biological Bulletin of the marine biological laboratory, Woods Hole* 121: 554-560.
- Stiboka, 1975. Bodemkaart van Nederland, 40 West Arnhem en 40 Oost Arnhem. – Stichting voor Bodemkartering, Wageningen.
- Sutton, S.L. 1972. Woodlice. – Pergamon Press, Oxford.
- Takeda, N. 1984. The aggregation phenomenon in terrestrial isopods. – *Symposia of the Zoological Society of London* 53: 381-404.
- Tanaka, K. & T. Udagawa 1993. Cold adaptation of the terrestrial isopod *Porcellio scaber* to subnivean environments. – *Journal of Comparative Physiology B* 163: 439-444.
- Vandel, A. 1960. Isopodes Terrestres. – *Faune de France* 64: 1-416.
- Vandel, A. 1962. Isopodes Terrestres. – *Faune de France* 66: 417-931.
- Veen, M. van 1999. Faunist 2.3g. – Computer program for MS Windows, Zeist.
- Verhoeff, K.W. 1920. Über die Atmung der Landasseln, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Entstehung der Landtiere. – *Zeitschrift für wissenschaftlichen Zoologie* 118: 365-447.
- Wächtler, W. 1937. Weichtiere, Krebstiere, Tausendfüßler. – *Die Tierwelt Mitteleuropas* 11-2b (Isopoda): 225-317.
- Weber, M. 1881. Über einige neue Isopoden der Niederländischen Fauna. – *Tijdschrift Nederlandse dierkunde Vereniging* 5: 167-195.
- Wijnhoven, H. 1993. *Hyloniscus riparius*: een lang onopgemerkte landpissebed in Nederland (Crustacea, Isopoda: Trichoniscidae)? – *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 5: 63-64.
- Wijnhoven, H. & M.P. Berg 1999. Some notes on the distribution and ecology of Iridovirus (Iridovirus, Iridoviridae) in terrestrial isopods (Isopoda, Oniscoidea). – *Crustaceana* 72: 145-156.
- Wijnhoven, H. & Th. Zeegers 1999. Faunistisch overzicht van de Nederlandse pissebedvliegen

(Diptera: Rhizophoridae). – Nederlandse
Faunistische Mededelingen 9: 113-126.
Willows, R. 1984. Breeding fenology of woodlice and
oostegite development in *Ligia oceanica* (L.)
(Crustacea). – Symposia of the Zoological Society

of London 53: 469-485.
Zeegers, T. & M. van Veen 1993. Pissebedvliegen
(Rhizophoridae) in Nederland: een voorlopig
overzicht. – De Vliegenmepper 2 (2): 1-10.

SUMMARY

Terrestrial isopods of the Ooijpolder: part 1. distribution (Crustacea: Isopoda: Oniscidea)

The distributions and habitats of woodlice were investigated in 'the Ooijpolder', also named 'the Ooij'. The area of approximately 41 square kilometers is located along the river Waal, east of Nijmegen, Province of Gelderland, The Netherlands (fig. 2). In total 1464 squares of 100 x 100 m (UTM) (fig. 9) were sampled by hand from 1991 up to 1998 (Table 1).

On a recording form (fig. 5) five first order habitats were distinguished (Table 2):

1. The river foreland is flooded on average for a few weeks once every winter or spring, and is bounded by a winterdyke.
2. The sandy river dunes in the flood plains are inundated only very occasionally. Three old brick-stone factories are located here.
3. The Ooijpolder consists of sandy to heavy, young chalky river clays. Mainly rural, with some small villages and deciduous woods dominated by willow.
4. An area of very heavy, ill-drained clay soils (fig. 3), bounded by 5.
5. A lateral moraine deposited during the second last ice-age. Mainly mixed deciduous woodland dominated by oak and beech.

On the recording form eight second order habitats were distinguished (see Table 2 for explanation).

In the area 17 species of woodlice were found. *Ligidium hypnorum* was fairly common in wet habitats, especially wet ditches, canals and woodland, but it was absent on the lateral moraine. Surprisingly it proved unable to survive in the dynamic, periodically flooded foreland of the Waal (fig. 13).

Haplophthalmus danicus was not widespread in the Ooijpolder, but at one particular site in a poplar woodland it occurred in extremely large numbers after a long period of heavy rains. Over a surface of 25 m² several hundred thousands of animals were observed. Furthermore *H. danicus* has been found to show a clear preference for the clayey soils containing some amount of sand, as well as for the habitats richest in humus, e.g. dead wood and heaps of litter. Some records were from synanthropic sites such as compost heaps and gardens. However the habitats at the base of the lateral moraine seemed to be natural. Compared with *H. mengii* the species is more thermophilic.

Haplophthalmus mengii is essentially a soil-dwelling species. The data on distribution and ecology show a striking resemblance with *T. helveticus* (fig. 20, 21). Their migration patterns were very similar (fig. 38). Of both species the females moved to the deeper levels of the soil when breeding. *Haplophthalmus mengii* had a long reproduction period, from the second half of april to the end of october. Interestingly the newly hatched juveniles of both species of *Haplophthalmus* had already developed the seventh body segment (fig. 22).

The first population of *Hyloniscus riparius* for The Netherlands in natural habitats was found in the Ooijpolder in 1991 (Wijnhoven 1993). The distribution map (fig. 25) shows its strong association with the floodplains. *Hyloniscus riparius* proved to be able to survive submerged conditions for over

eight weeks. It is suggested the species has arrived here rather recently by means of passive transportation by river debris or actively by expanding its range from Germany to the west. It is found in woodland litter and alongside ditches and canals, where it was often quite abundant.

Until now *Metatrichoniscoides leydigii* is still primarily a 'Dutch' species. In the Ooijpolder it has been captured only a few times (fig. 30). It can be expected to be badly under-recorded because of its small size and soil-dwelling habit. It has been found mainly between 10 to 30 cm under the soil surface, often in soil types quite poor of humus.

The pretty pink colored *Trichoniscoides helveticus* was my favorite species. It is essentially a soil-dwelling woodlouse. It was common in ditches and along canals. The animals' migrations are illustrated in figure 38. Probably the heavy, ill-drained clay soils can not be colonised by *T. helveticus* because in cold winter periods the rising water level can reach the frozen surface layer (fig. 38). The breeding season started at the end of April up to the beginning of October. The low incidence of gravid females in populations, reported for several small trichoniscids, is undoubtedly a bias of collecting by hand. In the second part of this publication will be discussed in detail that most females migrate to deeper levels in the soil when breeding starts. These vertical migrations lead to a greater relative number of males near the surface levels of the soil.

Trichoniscoides albidus is quite common in the western parts of The Netherlands. Towards the east the species progressively is less frequently recorded. In the Ooijpolder it seems to be introduced, because of its strong association with draining canals of fruit plantations. It prefers habitats with a high humidity, rich in humus.

In the study area *Trichoniscus pusillus pusillus* was extremely abundant and widespread. *Trichoniscus pusillus* was acting as the most important host for IIV (Isopod Iridescent Virus) (Wijnhoven & Berg 1999). Only one male specimen was collected.

Trichoniscus pygmaeus was one of the rarest species in the Ooij. It was captured once in a garden. The other sites, ditches and ponds, seemed to be natural. Yet *T. pygmaeus* is likely to be an introduced species.

The distribution map of *Oniscus asellus* shows a preference for rural and wooded areas, whereas the domestic and urban sites were under-recorded. It was very common in association with dead wood and litter in a wide range of natural and synanthropic habitats.

Philoscia muscorum, together with *T. pusillus*, was the most abundant species. It was found in dry roadside verges as well as in wet deciduous woods. The red colourform seemed to occur mainly in woodlands and shrubs.

Platyarthrus hoffmannseggii is known for its association with ant nests. In the clayey soils however it was frequently found without any ants or nests nearby. It is essentially a specialised soil-dwelling species. Like the small trichoniscids it seemed unable to colonise the heavy clay soil area (fig. 58). The species is probably common and widespread in the Ooijpolder, thus being badly under-recorded.

Armadillidium vulgare was recorded from synanthropic habitats like old brickstone factories. In 'natural' habitats it is associated with the more or less calcareous microsites. Regularly adults and juveniles were observed living in quite humid conditions such as wet ditches and canals.

Porcellio scaber was less abundant than expected. The distribution map shows its preference for the drier soiltypes. In synanthropic habitats the species always dominated, together with *O. asellus*. In woodlands on the free-draining slopes of the lateral moraine it was found most frequently.

As reported by many authors *Porcellio spinicornis* essentially is synanthropic in the northern regions of Europe. In the monitored area its xerophilic nature is reflected by the distribution map (fig. 66). Although large and conspicuous, it is often difficult to find at daytime. Yet, on the whole *P. spini-*

cornis seemed rare due to the scarceness of suitable habitats. It was common at the old brickstone factories. Once it has been found in a greenhouse and in a church. The other records are from gardens where it occurred on walls with mortar. There is no doubt that the urban habitats were under-recorded, since in the city of Nijmegen the species was widespread.

Porcellionides pruinosus, like *P. spinicornis*, is a synanthropic species. However, in contrast to *P. spinicornis* its presence was primarily related to sheep dung and heaps of mushroom compost. Once it was found in crevices of brickstone churchwalls.

The distribution map of *Trachelipus rathkii* (fig. 72) shows a vicariant pattern with those of *P. scaber* and *O. asellus*. In the sequel to this paper will be discussed that this might well be the result of competition. *Trachelipus rathkii*, like *H. riparius*, can survive submerged for several weeks, explaining its abundance on the flood plains. In the polder it was recorded mainly in the open fields, avoiding wooded areas.

Part 2 of this paper will be published in a next volume of Nederlandse Faunistische Mededelingen. The records will be analysed in detail, e.g. relations with soil types, groundwater level and the amounts of calciumcarbonate in the soil. The first and second order habitats will be discussed, as well as: the association of the mite *Bakerdania elliptica* with *Oniscus asellus*, the fenology of woodlice, breeding biology, sex ratio, deseases, parasites and predators.

H. Wijnhoven
Groesbeeksedwarsweg 300
6521 DW Nijmegen

