

LANDPISSEBEDDEN VAN DE OOIJPOLDER: DEEL 2. ECOLOGIE

(CRUSTACEA: ISOPODA: ONISCIDEA)

Hay Wijnhoven

Van 1991 tot 1998 werd de Ooijpolder, ten oosten van Nijmegen, onderzocht op het voorkomen van landpissebedden. De gedetailleerde schaal waarop dit gedaan is (1464 hokken van 100 x 100 m) mag uniek genoemd worden. In het onderzoeksgebied werden 17 soorten landpissebedden aangetroffen. In het eerder gepubliceerde deel 1 werd de verspreiding, biotoop, biologie en ecologie per soort samengevat. In dit tweede en laatste deel worden de ecologische gegevens in hun samenhang besproken. Hierbij komen de zoögeografie en de soortsamenvatting van de verschillende landschappen en biotopen aan de orde. Daarnaast worden de veldgegevens van de Ooijpolder besproken in het licht van de bestaande kennis over fenologie, biologie, ecologie en interspecifieke concurrentie. Hierbij wordt ingegaan op de vraag hoe verspreidingspatronen tot stand komen en welke mechanismen eraan ten grondslag liggen. Al lijken pissebedden op het eerste gezicht 'eenvoudige' dieren -door velen 'primitief' genoemd-, achter die eenvoud gaat een wereld schuil van verfijnde aanpassingen in gedrag en fysiologie. En dat wordt ingewikkelder, onoverzichtelijker en interessanter naarmate je langer aan die diergroep werkt. Dit tweede deel is daarom vooral een ordening van vragen, vermoedens en inzichten.

INLEIDING

In Wijnhoven (2000), deel 1 van dit artikel, werden de verspreiding, biotopen, biologie en ecologie per soort samengevat. Voor de soortenlijst, topografie, vaktermenlijst, materiaal en methoden wordt tevens verwezen naar deel 1. Hoewel pissebedden in het algemeen bestempeld worden als opportunisten, geven de verspreidingskaarten in deel 1 voor elke soort een kenmerkend verspreidingspatroon te zien. De gedetailleerde schaal van de inventarisatie maakt het mogelijk om de verzamelde gegevens in hun samenhang te onderzoeken. In dit artikel (deel 2) wordt besproken welke factoren van invloed zijn op het voorkomen van soorten en gezelschappen van soorten. Onderzocht is of concurrentie tussen soorten een rol zou kunnen spelen. Daarnaast wordt aandacht geschonken aan waarnemingen van parasieten, ziekteverwekkers, predatoren en een met landpissebedden geassocieerde mijt.

ZOÖGEOGRAFIE

Het areaal van de meeste soorten landpissebedden is tamelijk goed bekend en met die kennis zijn theorieën ontwikkeld over de geografische herkomst van soorten, genera en hogere taxa. Door kleinschalige inventarisaties worden gedetailleerde verspreidingspatronen en biotoopkeuze van soorten bepaald. Deze kennis kan gebruikt worden om te beoordelen of een soort recent geïntroduceerd is of al lang gevestigd is. Omgekeerd geven areaal en geografische amplitudo zelf inzicht in soortspecifieke toleranties. Hierbij is vooral de temperatuur een belangrijke factor. Het voorkomen of juist het ontbreken van een soort in bepaalde biotopen of landschapstypen in de Ooijpolder kan op grond van de herkomst soms beter worden geïnterpreteerd (zie Fenologie). De huidige Nederlandse landpissebeddenfauna is van postglaciale herkomst en zij bevat derhalve



Figuur 1

Op deze ingekleurde pentekening van J. van Leeuwen uit 1826 is de Ooijpolder, Het Meertje en de stuwwal vanaf Nijmegen in oostelijke richting afgebeeld. Van uitgestrekte bossen was destijds geen sprake. Tot aan het begin van de twintigste eeuw bestond het gebied hoofdzakelijk uit akkers en hooilanden. Foto en Collectie Museum Het Valkhof Nijmegen.

Figure 1

This drawing of J. van Leeuwen dated 1826 depicts the Ooijpolder, the canal Het Meertje and the lateral moraine from Nijmegen directed east. At the present time the lateral moraine is wooded, but until the beginning of the twentieth century the area mainly consisted of arable fields and grasslands. Photo and Collection Museum Het Valkhof Nijmegen.

geen relictten of endemische elementen. Alle inheemse soorten hebben, vanaf de laatste klimaatsverbetering (ruwweg 10.000 jaar geleden), in verschillende perioden ons land bereikt of opnieuw gekoloniseerd. Daarom ook is die autochtone fauna voornamelijk samengesteld uit eurytope soorten met een goed dispersievermogen. Ons land is met 30 soorten (exclusief de soorten die uitsluitend in plantenkassen voorkomen) relatief soortenarm. Vooral in Zuid-Europa en de Balkanregio komt een veelvoud aan soorten voor (Gruner 1966, Vandel 1960, 1962). Het landschap rond Nijmegen heeft een rijke geschiedenis die ongetwijfeld gepaard is gegaan met grote veranderingen in de samenstelling van

de bodemfauna (fig. 1, 2). De zeventien soorten zijn ooit het onderzoeksgebied binnengedrongen vanuit of zuidwestelijke of zuidoostelijke richting. Van West-Europees-Atlantische herkomst zijn: *Trichoniscoides albidus*, *Metatrichoniscoides leydigii*, *Haplophthalmus mengii*, *Oniscus asellus* en *Porcellio scaber*. West-Mediterraan: *Haplophthalmus danicus*, *Philoscia muscorum*, *Platyarthrus hoffmannseggii* en *Porcellionides pruinosus*. Van West-Alpiene origine zijn: *Trichoniscus pygmaeus*, *Trichoniscus pusillus pusillus* en *Trichoniscoides helveticus*. *Porcellio spinicornis* komt uit het Franse Centrale Middengebergte. Uit het zuidoosten (Oost-Mediterraan of Pontisch) stammen *Ligidium hypnorum*, *Trachelipus rathkii*



Figuur 2

Uitzicht vanaf de Ooijpolder in westelijke richting, met kanaal Het Meertje en de voet van de stuwwal. Vanaf de top van het middeleeuwse Belvédère-gebouw, op de achtergrond, maakte J. van Leeuwen de tekening van figuur 1.

Figure 2

View of the Ooijpolder in western direction, with canal Het Meertje and the base of the wooded slopes of the lateral moraine. From the top floor of Belvédère, a tower dating back to the Middle Ages, seen in the background, J. van Leeuwen made his drawing of figure 1.

en *Armadillidium vulgare*, terwijl *Hyloniscus riparius* uit het oostelijke Alpengebied afkomstig is (Gruner 1966, Vandel 1960).

West-Europees-Atlantische soorten

De atlantische soorten *Trichoniscoides albidus*, *Metatrachoniscoides leydigii*, *Haplophthalmus mengii*, *Oniscus asellus* en *Porcellio scaber* verdragen lage temperaturen maar matig. Een goed voorbeeld is *T. albidus* (Vandel 1960, Gruner 1966), die in het westen van ons land algemeen voorkomt in allerlei min of meer natuurlijke biotopen. In het onderzoeksgebied is deze soort vrij zeldzaam aan met name slootkanten bij boomgaarden. Waarschijnlijk is *T. albidus* niet goed opgewassen tegen koudere continentale winters waardoor hij verder het binnenland in meer afhankelijk is van antropogene biotopen. Ook van *M. leydigii* ligt het zwaartepunt van de verspreiding in West-Nederland. De andere

soorten, *H. mengii*, *O. asellus* en *P. scaber* stellen minder hoge eisen.

Mediterrane soorten

Van de Zuid-Europese soorten is *P. muscorum* de meest opportunistische. *Platyarthus hoffmannseggii*, *P. pruinusosus*, *A. vulgare* en *P. spinicornis* zijn warmteminnend. Vooral *P. spinicornis* en *P. pruinusosus* zijn daarom in het onderzoeksgebied sterk afhankelijk van antropogene biotopen. *Platyarthus hoffmannseggii* heeft zich sterk naar het noorden kunnen uitbreiden door zijn vermogen om mierenesten op te sporen. Vanwege het stabiele microklimaat in mierenesten is *P. hoffmannseggii* minder gebonden aan door de mens beïnvloede biotopen. Bovendien kan hij daardoor op allerlei bodemtypen voorkomen. *Haplophthalmus danicus* is meer warmteminnend dan *H. mengii* en hij verdraagt koude winters slechter. In de Ooijpolder is *H. danicus* daarom

geregeld op min of meer antropogene plaatsen gevonden. Waarschijnlijk verklaart het ook waarom *H. danicus* in het westen van Nederland algemener voorkomt dan in het oosten.

De warmteminnende *A. vulgare* stamt uit Oost-Mediterrane regionen. In Nederland komt *A. vulgare* algemeen voor, vooral in antropogene, droge, kalkrijke biotopen. Toch geeft het voorkomen aan enkele greppels op zware klei in de Ooijpolder duidelijk aan dat deze soort niet strikt droogteminnend is en zich ook in meer natuurlijke situaties kan handhaven (fig. 38), mits voldoende kalk aanwezig is. Waarschijnlijk overleeft *A. vulgare* strenge winterperiodes vooral goed omdat hij zich diep ingraven kan.

Alpiene soorten

Tot deze groep behoren soorten met uiteenlopende ecologische profielen. *Trichoniscus p. pusillus* komt overal uiterst algemeen voor. Deze triploïde ondersoort stelt veel minder hoge eisen dan de normale diploïde ondersoort *T. p. provisorius*, die in ons land tot de westelijke provincies beperkt is. *Trichoniscus pygmaeus* en *T. helveticus* bereiken in Nederland de noordgrens van hun natuurlijke areaal.

Sinds de eerste bewijzen van vrijlevende populaties van *H. riparius*, ten oosten van Nijmegen, is in ons land gericht naar deze soort gezocht. Dat heeft veel nieuwe vindplaatsen opgeleverd, met name in het rivierengebied. Zijn resistentie tegen inundatie en de mogelijkheid van passieve verspreiding via drijfthout kunnen verdere vestigingen begunstigen. De verspreidingskaart van *H. riparius* in de Ooijpolder (deel 1, fig. 25) wekt de indruk dat de soort zich vanaf de Waaluitwaarden via sloot- en greppeloevers aan het uitbreiden is. Omdat *Hyloniscus* bovendien ontbreekt in antropogene biotopen mag worden verwacht dat hij dit gebied op eigen kracht bereikt heeft. Gecombineerd met de huidig bekende landelijke verspreiding wijst dat erop dat de soort via de bekkens van Maas en Rijn delen van Nederland gekoloniseerd heeft. Mogelijk is die kolonisatie nog in volle gang. Het beeld van een snelle, passieve verspreiding via rivieren tegenover een veel trager verlopende, actieve kolo-

nisatie van sloot- en beekoevers 'landinwaarts', zou volgens deze visie in de Nederlandse vindplaatsen weerspiegeld moeten worden. Het is een van de vragen waarover de EIS-werkgroep in de komende tijd meer duidelijkheid verwacht te krijgen.

Pontische soorten

De verspreidingen in de Ooij van *L. hypnorum* en *T. rathkii* geven aan dat zij lage temperaturen vrij goed verdragen. Zij kunnen zich goed handhaven in het komkleigebied, waar hoge grondwaterstanden het onmogelijk maken om diep in de grond te overwinteren. Dit verklaart ook waarom deze soorten 's winters goed te vinden zijn. Het oorsprongsgebied van *T. rathkii* ligt in het zuidwesten van Azië of het uiterste zuidoosten van Europa. Hij heeft een typisch Midden-Europese verspreiding en ontbreekt in het mediterrane gebied, West-Frankrijk en op het Iberisch schiereiland. Het is een expansieve soort, die zich sterk via rivierlopen heeft verbreid (Vandel 1964). In ons land leeft hij in een voor zijn doen mild klimaat, waarin de West-Atlantische *P. scaber* zich bij uitstek thuis voelt. Deze twee soorten hebben in zekere zin, via verschillende fylogenetische lijnen, een convergente ontwikkeling doorgemaakt (Verhoeff 1917). In het hoofdstuk over interspecifieke concurrentie wordt uitgewerkt dat de verspreiding en de biotoopkeuze van *T. rathkii* in de Ooijpolder beïnvloed c.q. beperkt wordt door de aanwezigheid van *P. scaber* en van *O. asellus*, welke eveneens van West-Atlantische origine is.

Opmerkingen

Het is vaak verhelderend om zoögeografische informatie te betrekken bij de interpretatie van inventarisatiegegevens. Hoewel Nederland maar een klein land is met geringe klimatologische verschillen per regio, is in de samenstelling van onze landpissebeddenfauna een bescheiden maar duidelijk effect te zien: in het westen heeft die een Atlantisch karakter, terwijl in het oosten en zuid-oosten een continentale invloed merkbaar is. Uit biogeografisch oogpunt is het interessant om de

Ooijpoldergegevens te vergelijken met inventarisaties die door Berg (1996) en Melchers et al. (1998) in Noord-Holland, en door Allspach (1989, 1992) in de Duitse deelstaat Hessen zijn uitgevoerd. De ‘tussenliggende’ Ooijpolder herbergt dan twee kenmerkend Atlantische fauna-elementen: *M. leydigii* en *T. albidus*, waarvan in Hessen alleen de eerste één keer synantroop (en dus vrijwel zeker ingevoerd) gevonden is. Beide soorten zijn in Noord-Holland niet zeldzaam (Berg 1996). Enkele fauna-elementen bij Nijmegen zijn van alpiene origine: *T. helveticus* en *H. riparius*. Zij komen in Hessen overall algemeen voor, terwijl in Noord-Holland tot nu toe alleen de laatstgenoemde soort gevonden is op enkele antropogene plaatsen (Melchers et al. 1998). De recente toename van het aantal waarnemingen van veel pissebedsoorten is deels terug te voeren op een toegenomen waarnemingsintensiteit. Toch kan er naar mijn mening bovendien sprake zijn van daadwerkelijke verschuivingen in de arealen van bepaalde landpissebedden: *T. albidus* en *M. leydigii* lijken zich noordoostwaarts uit te breiden, *H. riparius*, *T. helveticus* en wellicht ook *T. pygmaeus* in noordwestelijke richting. Ook bij diverse andere diergroepen zijn dergelijke arealverschuivingen aangetoond. Hoewel dit verschijnsel vaak gezien wordt als een bewijs voor recente, door mens veroorzaakte klimaatsveranderingen, kan er heel goed ook een postglaciaal naijleffect aan ten grondslag liggen. Wat ten gunste van de laatste stelling pleit is de constatering dat het, met uitzondering van *H. riparius*, kleine soorten zijn met een verhoudingsgewijs beperkt dispersievermogen.

SOORTGROEPEN

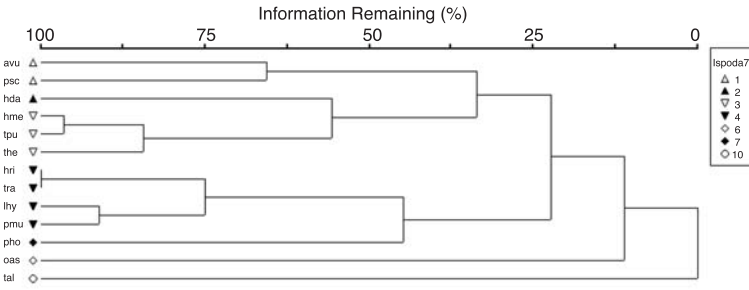
Landpissebedden staan erom bekend dat zij in bepaalde micromilieus aggregaties vormen die uit meer dan één soort zijn samengesteld (zie omslagfoto). Het komt ook regelmatig voor dat in bepaalde biotopen (zoals een kleibodem aan een slootkant) vrijwel steeds dezelfde soortcombinaties gevonden worden. In de figuren 3-7 wordt voor elk van de vijf landschapstypen een cluster-

analyse gepresenteerd. Hieruit kan worden afgelezen hoe sterk de soorten op de schaal van monsterpunten met elkaar verbonden zijn. De zeldzame soorten zijn moeilijk te plaatsen en worden daarom in de bespreking buiten beschouwing gelaten.

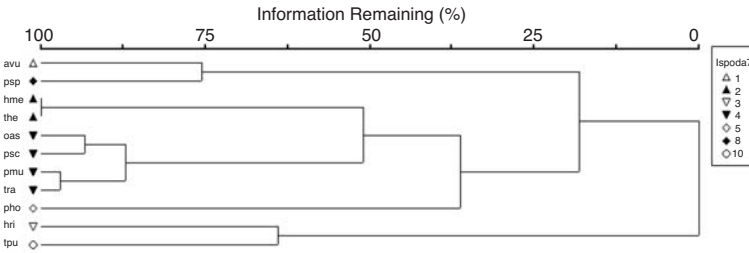
Het valt meteen op dat de soortensamenstelling per landschapstype aanzienlijke verschillen vertoont. Omdat het voorkomen van pissebedden in hoge mate bepaald wordt door abiotische habitatfactoren (met name de vochtigheid) zijn deze clusterdiagrammen grotendeels te interpreteren in termen van ecologische verwantschapsbanden. Met andere woorden, soorten binnen een groep stellen overeenkomstige eisen aan hun omgeving. De bodembewoners *T. helveticus* en *H. mengii* bijvoorbeeld vormen een typische soortencombinatie, evenals de kalkminnenden *A. vulgare* en *P. spinicornis*.

Als twee soorten in het ene landschap sterk met elkaar verbonden zijn, maar in een ander landschapstype nauwelijks, dan wijst dat erop dat die twee soorten een verschillende ecologische amplitudo hebben, die voortkomt uit hun soortspecifieke toleranties voor met name het vochtgehalte van het biotoop. Een duidelijk voorbeeld is het koppel *Porcellio scaber* en *O. asellus*. Op de stuwwal en binnendijks zijn ze sterk met elkaar verbonden, maar op de vochtige komklei wordt die band ‘zonder pardon’ verbroken. *Oniscus asellus* treedt hier geregeld samen op met *T. rathkii*, terwijl *P. scaber* in een groep belandt met de meer droogteminnenden, *A. vulgare* en *P. pruinosus*. Een ander voorbeeld wordt gevormd door *L. hypnorum* en *P. muscorum*. Binnendijks en op de komklei vormen zij een hecht koppel (samen met *T. pusillus*). Op de stuwwal echter kan *L. hypnorum* zich alleen in de vochtige beekdalen handhaven, net als *H. mengii* en *H. danicus*. De opportunistische *P. muscorum* vormt dan op de stuwwal met *O. asellus*, *P. scaber* en *T. pusillus* een soortgroep.

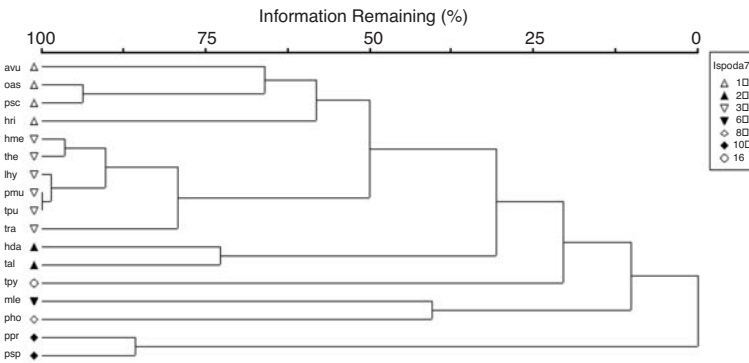
Een van de eigenaardigste soorten is *T. rathkii*. In de uiterwaarden is hij uiterst sterk verbonden met *H. riparius*. Binnendijks is van die band niet veel te merken, de soort is er meer gevonden in hecta-



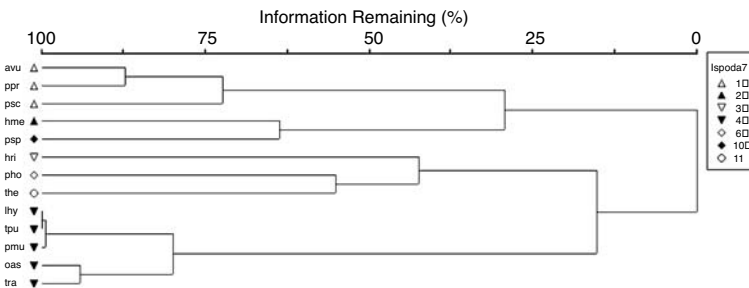
Figuur / Figure 3. Buitendijks / river foreland.



Figuur / Figure 4. Rivierduinen en steenfabrieksterreinen / river dunes and brickstone factories.



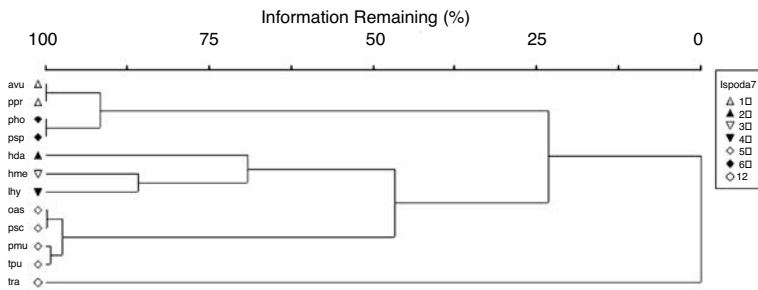
Figuur / Figure 5. Binnendijkse polder / polder.



Figuur / Figure 6. Komkleigebied / heavy clay soils.

Figuur 3-7
Clusterdiagrammen per landschapstype. Uitleg soortcodes op pag. 8.

Figure 3-7
Clustering diagrams of first order habitats. Explanation species-codes on page 8.



Figuur / Figure 7.
Stuwwal / lateral
moraine.

rehokken waarin de vochtminnende soorten van het open landschap domineren, zoals de bodembewoners *T. helveticus* en *H. mengii*. Op de komkleigronden is er juist weer een vrij sterke relatie met *O. asellus*. Toch kan niet eenvoudig geconcludeerd worden dat *T. rathkii* een vochtminnende soort is, aangezien hij regelmatig ook in droge wegbermen gevonden is. De relatie van *T. rathkii* met enkele andere soorten wordt later uitgewerkt.

LANDSCHAPPEN EN BIOTOPEN

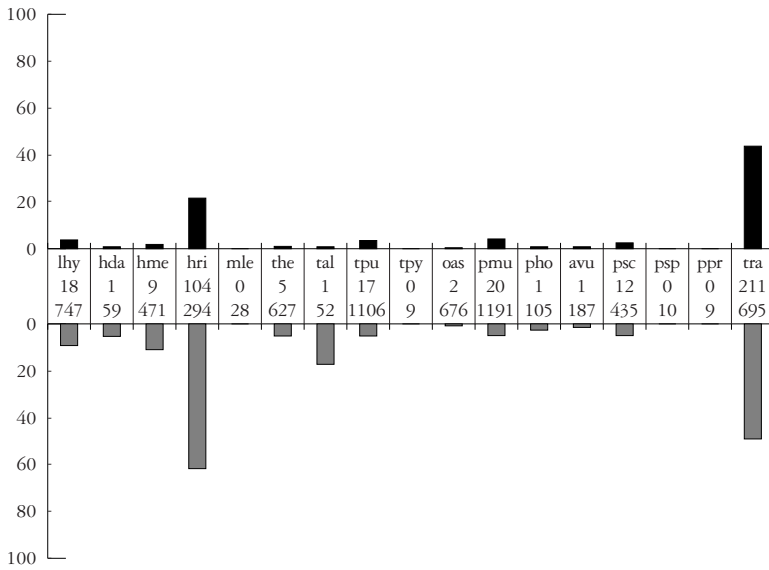
Landschapstypen

Het gemiddelde aantal soorten per hectarehok is 4,4. De diversiteit is het laagst in hokken waarvan het totale oppervlak in de uiterwaarden ligt ($\pm 1,5$ soorten per hectare), het hoogst op de binnendijkse kleigronden, en dan vooral waar bossen, brede sloten, ruig begroeide oevers en vochtige ruderaal biotopen liggen (7 tot 12 soorten). De stuwwal is met rond de vier soorten matig soortenrijk. Al bij de soortbesprekingen (deel 1) bleek elke soort zich op specifieke wijze te verhouden tot de verschillende landschapstypen. De figuren 8-12 vatten de verzamelde gegevens samen. Onder de afgekorte soortnaam op de as is eerst aangegeven het absolute aantal hokken waar de soort in het betreffende landschapstype is gevonden en daaronder het totaal aantal hokken waarin de soort is gevonden. Een staafje naar boven vertegenwoordigt het percentage van de onderzochte hokken van dat landschapstype waarin de soort is aangetroffen. Dit zou kunnen worden beschouwd als de trefkans van de soort in

het landschapstype (in de Ooijpolder). Als voorbeeld: uit figuur 8 blijkt dat *Ligidium hypnorum* in bijna 5% (= 18 hokken) van de onderzochte hokken in het buitendijks gebied is gevonden. De staafjes omlaag vertegenwoordigen het aandeel van de waarnemingen in het betreffende landschapstype op het totaal aantal waarnemingen van deze soort. Dit zou beschouwd kunnen worden als de mate van kenmerkendheid van de soort voor het landschapstype. Hierbij is gecorrigeerd voor het feit dat de landschapstypen in verschillende mate bemonsterd zijn. Als voorbeeld: uit figuur 8 blijkt dat (bij een gelijke bemonstering van alle landschapstypen) meer dan 10% van *Ligidium hypnorum* in buitendijks gebied wordt gevonden.

Uiterwaarden (fig. 8)

Trachelipus rathkii en *H. riparius* domineren in de overstromingsvlakten van de Waal. De twee soorten komen respectievelijk in 52,5 en 25,9% van de onderzochte uiterwaardhokken voor. *Hyloniscus riparius* toont zich het meest kritisch, zijn verspreiding is beperkt tot oevers, oobossen, wilgenopslag en ruig rietland. *Trachelipus* daarentegen is bijna overal makkelijk te vinden. Beide soorten kunnen zeker enkele weken onder water leven, terwijl een deel van de dieren bij hoogwater ook wel luchtinsluitingen zal opzoeken in de bodem, in hout en holle plantenstengels (fig. 22). In de loop van de onderzoeksperiode zijn de uiterwaarden twee keer meerdere weken geïnundeerd geweest en enkele malen gedurende kortere tijd. De populaties hebben daar duidelijk onder te lijden, maar klaarblijkelijk zijn zij in staat om die verliezen weer te compenseren.



Figuur / Figure 8. Buitendijks / river foreland.

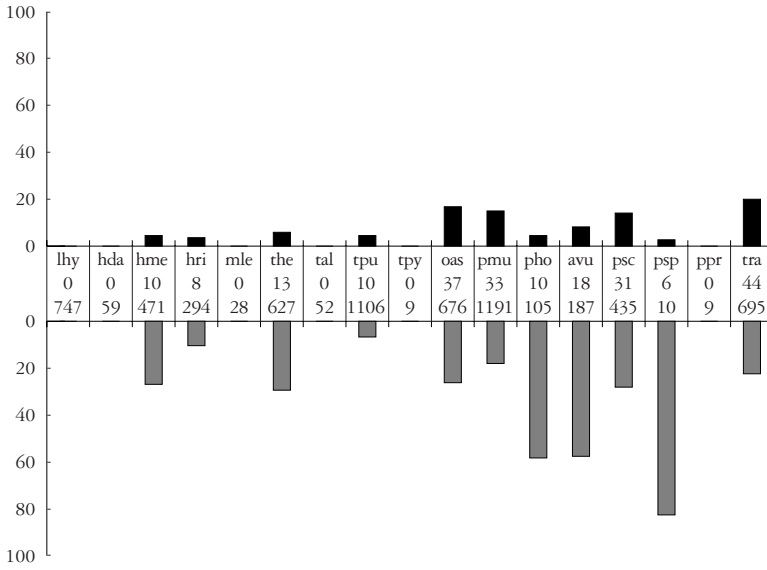
avu	Armadillidium vulgare	ppr	Porcellionides pruinosus
hda	Haplophthalmus danicus	psc	Porcellio scaber
hme	Haplophthalmus mengii	psp	Porcellio spinicornis
hri	Hyloniscus riparius	tal	Trichoniscoides albidus
lhy	Lygidium hypnorum	the	Trichoniscoides helveticus
mle	Metatriconiscoides leydigii	tpu	Trichoniscus pusillus
oas	Oniscus asellus	tpy	Trichoniscus pygmaeus
pho	Platyarthrus hoffmannseggii	tra	Trachelipus rathkii
pmu	Philoscia muscorum		

Figuur 8-12

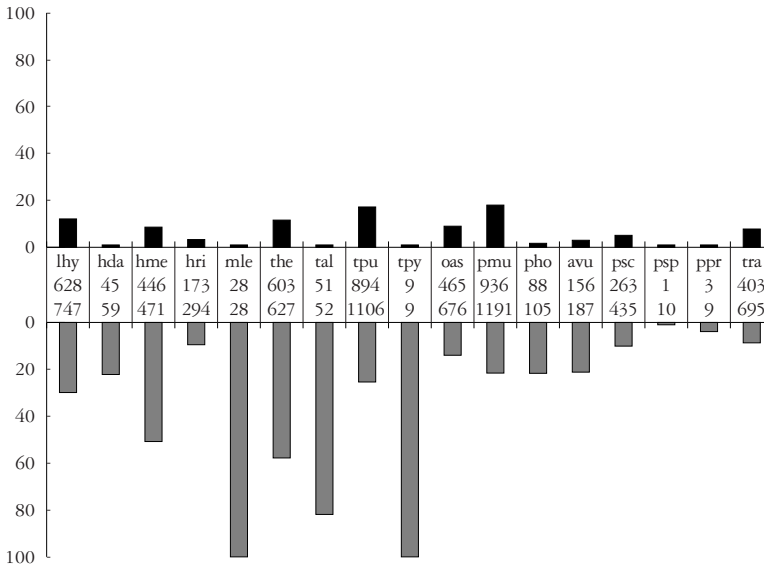
Verdeling van de soorten over de landschappen. De staafjes omhoog geven de 'trekkan' van de soorten binnen het landschapstype weer. Uitgezet is het percentage van de onderzochte hokken dat in het landschapstype is aangetroffen. De staafjes omlaag geven de 'kenmerkendheid' van de soorten binnen het landschapstype weer. Hierbij zijn de gegevens eerst omgewerkt naar een gelijke bemonstering (100 hokken) van alle landschapstypen. Het staafje omlaag vertegenwoordigt het relatieve aandeel (in %) van het landschapstype op het totaal aantal waarnemingen. De cijfers onder de afgekorte soortnaam op de x-as staan voor het absolute aantal hokken in dat landschapstype (midden) en het totaal aantal hokken waarin de soort is gevonden (onder).

Figure 8-12

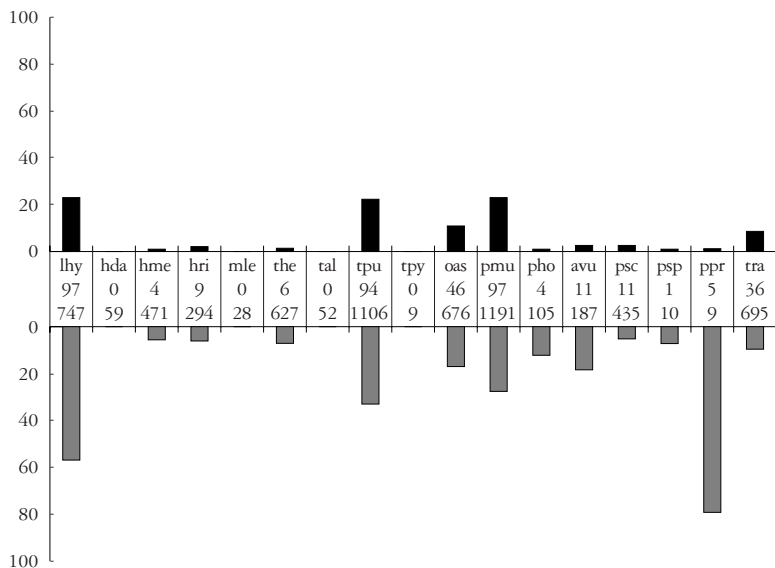
Distribution over the first order habitats. The bars above the x-axis represent the percentage of the total number of records in a given habitat. The bars below the x-axis show which part of the records (in %) originate from the respective first order habitats of each species. For these last calculations the number of investigated squares per first order habitat was adjusted (to 100 squares per type). Below the abbreviated speciesname on the x-axis the following numbers are shown: the absolute number of squares in that first order habitat (middle) and the total number of squares of the species (below).



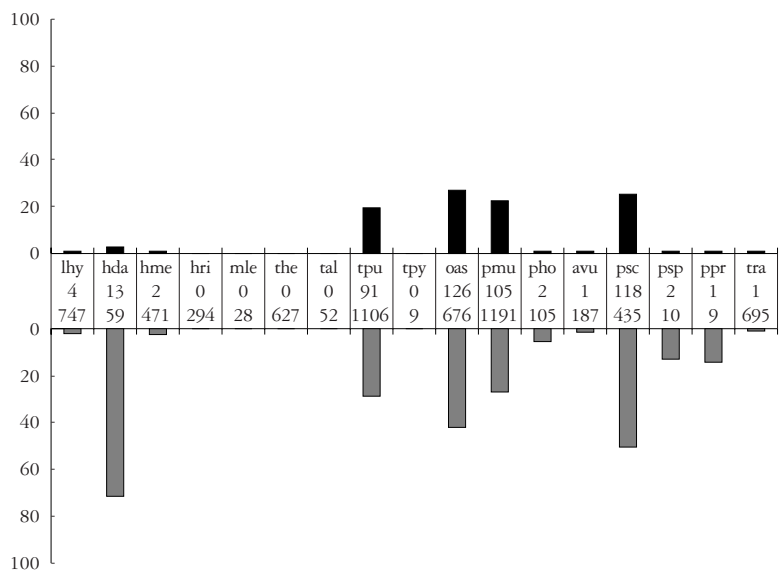
Figuur / Figure 9. Rivierduinen en steenfabrieksterreinen / river dunes and brickstone factories.



Figuur / Figure 10. Binnendijkse polder / polder.



Figuur / Figure 11. Komkleigebied / heavy clay soils.



Figuur / Figure 12. Stuwwal / lateral moraine.

Rivierduinen en steenfabrieksterreinen (fig. 9)

Door een samenspel van water en wind zijn langs de rivierloop zandige duinen opgeworpen, waarvan sommige zo hoog dat zij tijdens hoogwater zelden tot nooit onder water komen te staan. Op drie plaatsen zijn steenfabrieken gesitueerd (inmiddels alle buiten bedrijf). De bodem is hier plaatselijk door de aanvoer van klei meer vochthoudend. De ondergrond van de rivierduinen kan in de zomer flink uitdrogen, waardoor vooral *L. hypnorum* geen kans maakt zich blijvend te vestigen.

De belangrijkste reden om deze terreinen afzonderlijk te bespreken is te voorkomen dat zij de effecten vertroebelen die veroorzaakt worden door periodieke inundatie. Het zijn exclaves in de uiterwaarden, met een antropogeen karakter. De landpissebeddenfauna is inderdaad grotendeels samengesteld uit soorten die ook binnen de winterdijken voorkomen. De kalkminnende zwartkoppissebed *Porcellio spinicornis* (82,6%) is zeer kenmerkend voor de steenfabrieken. Maar ook *A. vulgare* (57,6%) en de mierenpissebed *P. hoffmannseggii* (58,3%) komen meer dan gemiddeld voor in dit type landschap.

De voormalige steenfabriek 'De Beyer' in de Millingerwaard ligt op een natuurlijk gevormd rivierduin, maar door jaren van kleiaanvoer is de bodemsamenstelling er een ratjetoe geworden met puur zandige tot kleiige lapjes grond. Tijdens hoogwater komt het terrein als een eiland in het uiterwaardenlandschap te liggen. Gecombineerd met de hoogteverschillen levert dit een veelheid aan biotopen op. Men zou kunnen zeggen dat het hele onderzoeksgebied er in het klein ligt samengevat. Door de aanvoer van bodemmateriaal wordt het terrein regelmatig met allerlei evertbraten, waaronder pissebedden, 'geënt'. Tenslotte kan ook de rivier zelf, via drijfhout en dergelijke, ongewervelde dieren importeren.

Binnendijkse stroomruggronden en overgangen naar de kommen (fig. 10)

Deze gebieden vertonen de minste dynamiek en zijn daardoor het meest soortenrijk: alle 17 soorten zijn present. Voor de bodembewoners

onder hen zijn deze kleigronden veruit de belangrijkste leefgebieden. De Trichoniscidae zijn in de meerderheid met acht soorten. Van de overige families zijn nog drie soorten vochtminnend: *L. hypnorum*, *O. asellus* en *P. hoffmannseggii*. Doordat deze bodems het hele jaar door voldoende vocht vasthouden, kunnen bovendien soorten die als typische bosbewoners bekend staan in het open landschap optreden: *L. hypnorum*, *H. riparius*, *T. albidus*, *H. mengii*, *H. danicus*, *O. asellus*. De bodemsamenstelling en waterhuishouding van deze kleigronden vertonen verschillende gradiënten, verlopend van noord naar zuid, die ertoe uitnodigen in detail te analyseren wat hun invloed is op het voorkomen van de soorten.

Komkleigebied onder Persingen (fig. 11)

In het komkleigebied liggen de zwaarste en natste kleigronden. De bodembewonende soorten komen er nagenoeg niet voor, terwijl enkele vochtminnenden uit de andere groepen het gevonden gemiddelde aantal soorten weer omhoogbrengen aangezien zij er juist overal leven. De grondwaterstand kan in sommige winters het maaiveld bereiken en het is deze factor die de soortensamenstelling sterk bepaalt. Vijf soorten komen er algemeen voor: *L. hypnorum*, *T. pusillus*, *P. muscorum*, *O. asellus* en *T. rathkii*. Ook nu komt weer naar voren dat *P. scaber*, vergeleken met *O. asellus*, het drogere binnendijkse gebied verkiest.

Stuwwal (fig. 12)

Door de zandige bodemsamenstelling en de hoge ligging van dit gebied kan het er in de zomer heel droog zijn, wat voor een aantal soorten belangrijke gevolgen heeft. *Philoscia muscorum* en *T. pusillus* zijn op de stuwwal wijdverbreid, maar zij bereiken hier lang niet de dichtheden die in het polderland optreden. Van de bodembewoners onder de pissebedden is voornamelijk *H. danicus* gevonden, onder in de lösshoudende beekdalen. Voor de droogteresistente *A. vulgare* zijn de bodems op de stuwwal waarschijnlijk te kalkarm. De stuwwal wordt geregeerd door het duo *P. scaber/O. asellus*, terwijl *T. rathkii* een van de

opvallendste afwezig is. Mogelijk wordt dit echter niet bepaald door een omgevingsfactor. In het stuwwalgebied lijkt de absolute dominantie van *P. scaber* en *O. asellus* zélf de oorzaak van diens ontbreken (zie Interspecifieke concurrentie).

Biotopen

De meeste biotopen die pissebedden frequenter zijn maar tijdelijk geschikt. Een groot deel van hun leven besteden landpissebedden noodgedwongen aan het opzoeken van plekken die aan bepaalde eisen voldoen. Als deze -binnen overbrugbare afstanden- het jaar rond aanwezig zijn, kan een soort zich vestigen en handhaven.

Ligidium hypnorum ontbreekt in het Colenbrandersbos (Millingerwaard) omdat het er in de zomer te droog is, al is het misschien maar voor korte tijd en al zijn er vast wel eens natte zomers zonder te droge omstandigheden. De continuïteit moet gewaarborgd zijn.

Soorten als *P. scaber* en *O. asellus* zijn gedurende een klein deel van de nacht actief waarna een dagrustplaats wordt opgezocht (Den Boer 1961, Cloudsley-Thompson 1956). De dieren zijn weinig plaatstrouw. Wanneer alle pissebedden van een dagrustplaats gemerkt worden (bijvoorbeeld met een markerstift), vindt men na een activiteitsperiode op dezelfde plaats weer vergelijkbare aantallen terug, waaronder vaak maar heel weinig van de gemerkte individuen. Steeds treedt een herverdeling op over de beschikbare dagrustplaatsen, in een voortdurend veranderend landschap, met biotopen die ontstaan en vervolgens door vorst, verdroging, een stijgend grondwaterpeil enzovoort, weer (tijdelijk) ongeschikt worden. Ook binnen de verzameling geschikte dagrustplaatsen kan men steeds subtiele verschuivingen zien optreden, afhankelijk van het tijdstip van de dag, van weer en jaargetijde. Op een vochtige, vroege voorjaarsdag aggregeren meer dieren (*O. asellus*, *P. scaber*, *T. rathkii*) achter stukken schors van takken die door de zon beschenen worden en die wat hoger boven het maaiveld uitsteken. Op een warme zomerdag worden de schaduwrijke, lagere plekjes geprefereerd.

Het nomadische karakter van al deze activiteits-

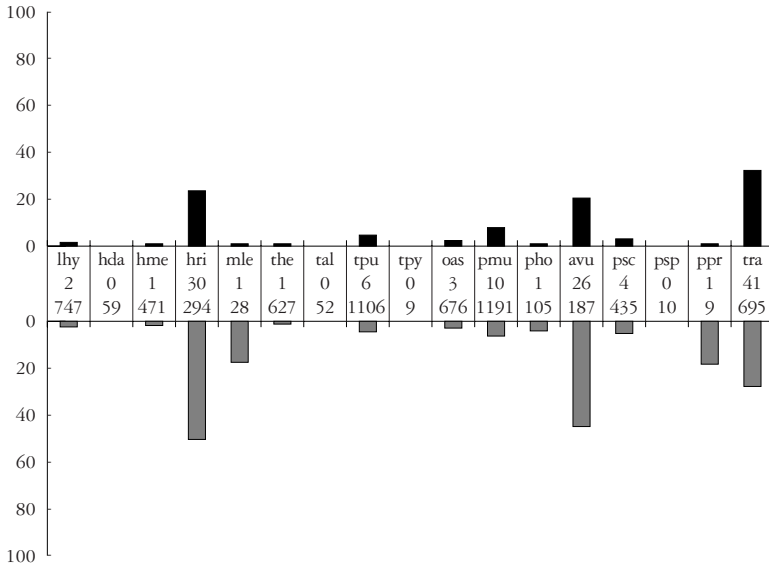
patronen is in de Ooij bij verscheidene soorten duidelijk opgemerkt, onder andere bij *L. hypnorum*, *A. vulgare* en *P. scaber*. Dit geldt zeker voor alle soorten en het is ongetwijfeld een belangrijke reden voor het succes waarmee landpissebedden nieuwe gebieden weten te koloniseren, van de nood zo een deugd makend. Het is in dit verband daarom essentieel landpissebedden te beschouwen als nomaden, en niet als pioniers. De figuren 13 tot 20 geven, op een vergelijkbare manier als voor de landschapstypen, een beeld van de verzamelde gegevens per biotooptype. Volledigheidshalve zij opgemerkt dat wanneer overdag geïnventariseerd wordt, onbekend blijft in welke (micro-)biotopen 's nachts door de bovengronds levende soorten gefoerageerd wordt. Men inventariseert in feite alleen hun dagrustplaatsen. De bodembewonende pissebedden echter zijn, vanwege de constantere luchtvochtigheid van de grond en de permanente duisternis die er heerst, minder of misschien wel helemaal niet aan een dag/nachtritme gebonden, zodat de plaatsen waar ze gevonden worden ook hun foerageergebieden mogen zijn.

Winterdijk, vloedmerken (fig. 13)

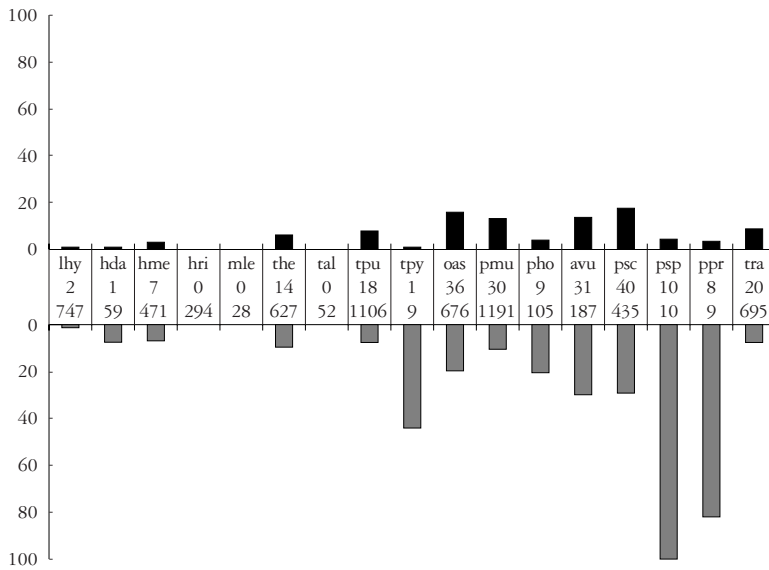
De aanspoelselzoom, die langs winterdijken de uiterste hoogwaterlijn markeert, vormt een bijzonder biotoop. Voor een deel beantwoordt de samenstelling van de landpissebeddenfauna aan de verwachtingen, deels echter is zij volstrekt onvoorspelbaar, wat ongetwijfeld verband houdt met het dynamische komen en gaan van dit biotooptype.

In en onder de strook aangespoeld plantenmateriaal verzamelen zich soorten die het hele jaar door op de dijklichamen zelf voorkomen: *T. rathkii* en *A. vulgare* (fig. 44). De twee soorten die goed voor langere tijd onder water kunnen leven, *H. riparius* en -alweer- *T. rathkii*, bereiken op eigen kracht deze vloedmerken vanuit de nabije (geïundeerde) omgeving (actieve verspreiding) of zij worden aangevoerd met drijvend materiaal (passieve verspreiding). De drie genoemde soorten zijn steeds te vinden in dit biotoop, vaak in grote aantallen.

Enkele landpissebedden zijn maar één keer in



Figuur / Figure 13. Winterdijk, vloedmerk / winterdyke, flood patch.



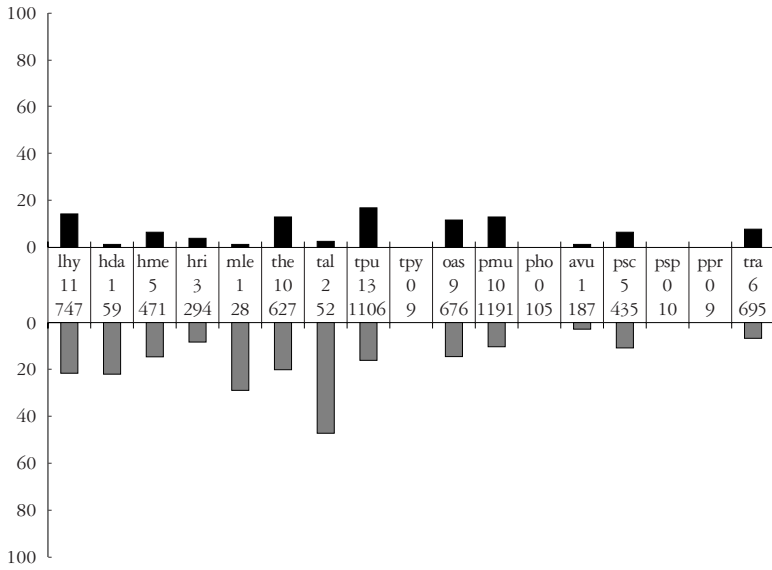
Figuur / Figure 14. Cultuur / anthropogenic habitats.

Figuur 13-20

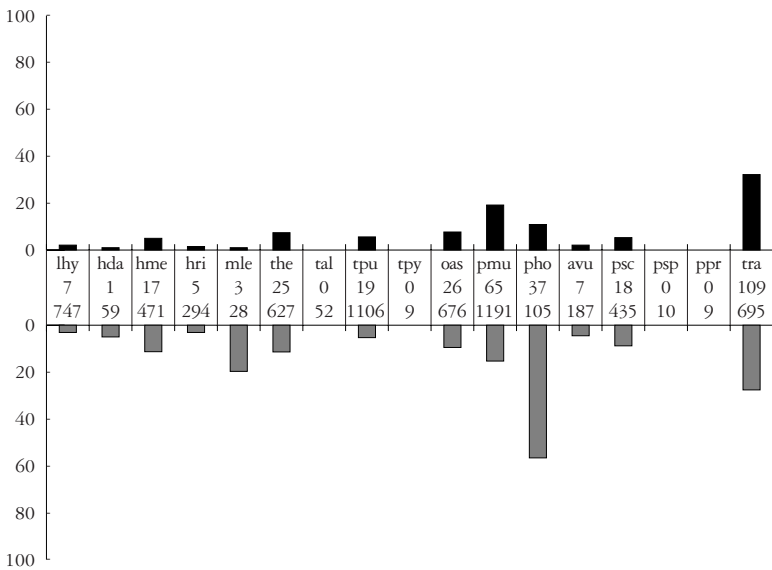
Verdeling van de soorten over de biotopen (voor uitleg zie fig. 8-12).

Figure 13-20

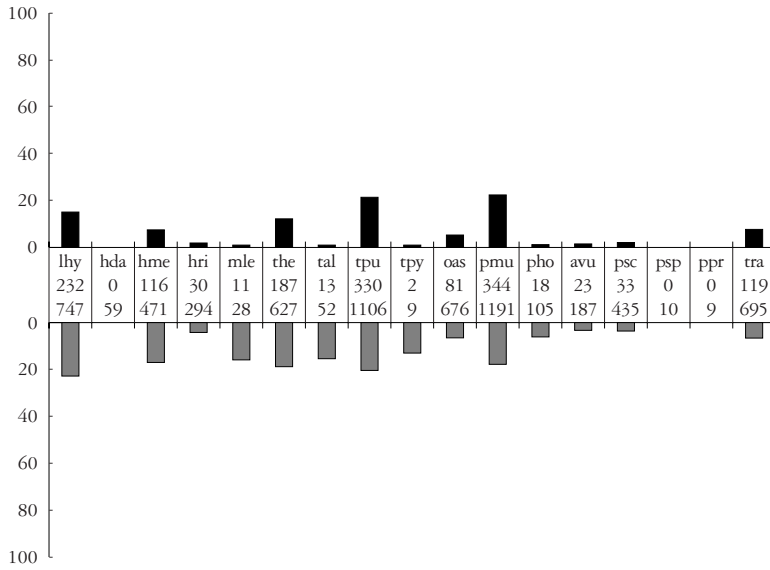
Distribution over the second order habitats (for explanation see fig. 8-12).



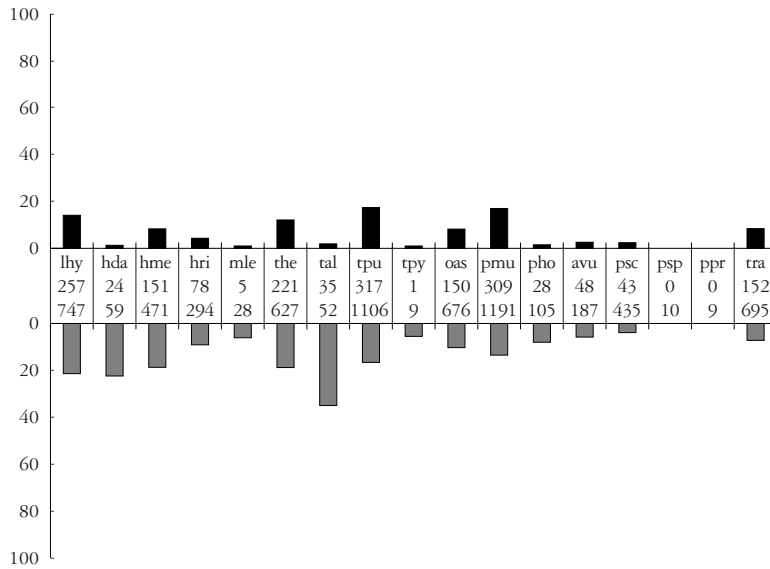
Figuur / Figure 15. Duikers, bruggen, tunnels / bridges, tunnels.



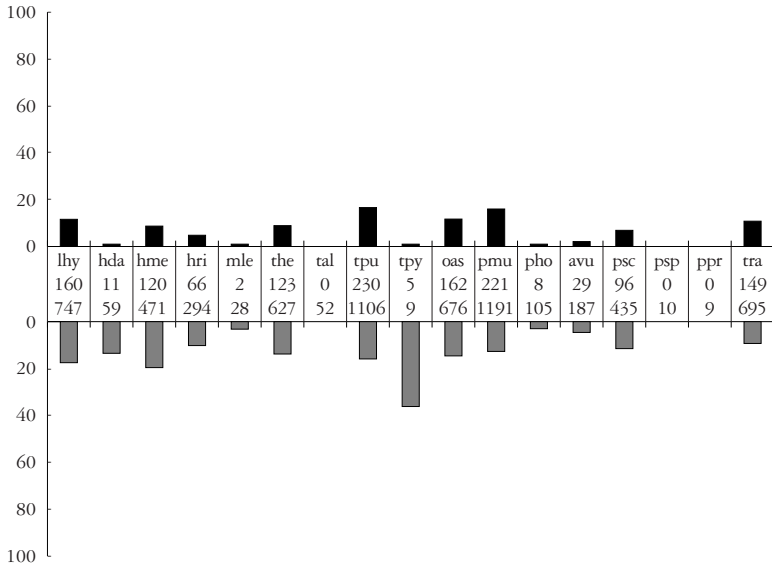
Figuur / Figure 16. Bermen, akkers, grasland / roadside verges, waste ground, grasslands.



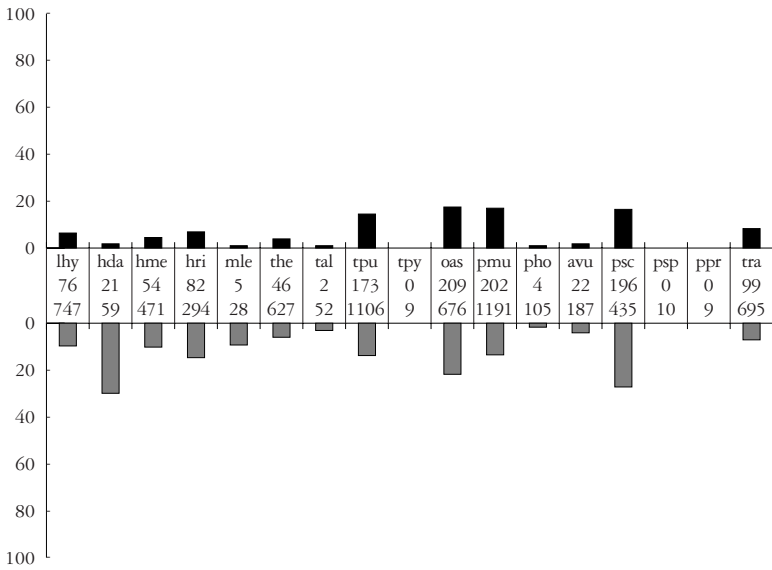
Figuur / Figure 17. Greppels / dry ditches.



Figuur / Figure 18. Slootkanten, oevers / water edges, wet ditches.



Figuur / Figure 19. Ruigten, hagen / shrubs, hedges.



Figuur / Figure 20. Bossen / woodland.

vloedmerken gevonden (*H. mengii*, *M. leydigii*, *P. pruinus*, *P. hoffmannseggii* en *T. helveticus*) of tussen de twee en tien keer (*L. hypnorum*, *T. pusillus*, *O. asellus*, *P. muscorum* en *P. scaber*). Het is letterlijk een samenraapsel van soorten, want zeker is een deel van deze individuen via drijvend materiaal aangevoerd. De meeste zullen er niet in slagen zich te handhaven. Op den duur verwaait en verdroogt het aanspoelsel, dikwijls wordt het verwijderd of gestookt. De passieve verspreiding van ongewervelde dieren via drijf hout, riet en dergelijke, is lastig direct aan te tonen, maar de waarnemingen maken aannemelijk dat het niet louter theorie is. Bij de bespreking van *H. riparius* is daar al op ingegaan. Kolonisatie door deze soort moet zich voor een deel vanuit vloedmerken voltrekken en voltrokken hebben. Een andere aanwijzing is het korte tijdsbestek waarin dijken werden gekoloniseerd die gedurende de onderzoeksperiode versneld zijn opgehoogd in het kader van het 'Deltaplan Grote Rivieren'. Sommige dijkvakken heeft men rigoureus aangepakt door ze te versterken met betonblokken. De bodemfauna moet zich hervestigen op de 'blanco' hellingen. Reeds binnen een à twee jaar lijkt deze herkolonisatie voltooid. Zonder twijfel vormen vloedmerken er belangrijke uitvalsbases voor *Hyloniscus* en *Trachelipus*.

Cultuur, antropogene biotopen (fig. 14)

Tuinen, woningen, kerkgebouwen, veeteeltbedrijven en dergelijke antropogene biotopen zijn voor wat betreft de landpissebeddenfauna bijna altijd soortenrijker dan de omgeving, wat grotendeels door de volgende factoren veroorzaakt of begunstigd wordt.

- De gemiddelde temperatuur is hoger. De dieren kunnen in kelders, spouwmuuren en dergelijke, overwinteren.
- De voortplanting kan eerder beginnen en tot laat in de herfst doorgaan. De dieren worden gemiddeld groter, met als gevolg dat meer nakomelingen worden geproduceerd.
- Er zijn voedsel- en kalkrijke plekken en schuilplaatsen zoals houtstapels, steen- en composthoopen.

- Van niet te onderschatten belang zijn ook de hoogteverschillen (*T. helveticus* is bijvoorbeeld in het komkleigebied gevonden bij een tuincentrum).

De soortensamenstelling in dit type van biotopen kan -vereenvoudigd- gekarakteriseerd worden als een combinatie van inheemse en 'mediterrane' elementen. De pissebedden uit de eerste groep koloniseren tuinen vanuit het omringende landschap, bijvoorbeeld *P. muscorum*, *T. pusillus*, *L. hypnorum*, *T. helveticus*. De twee opportunisten, *O. asellus* en *P. scaber*, zijn altijd present en meestal zeer dominant, waardoor *T. rathkii* juist ontbreekt (zie Interspecifieke concurrentie). De soorten uit de tweede groep zijn warmte- en/of kalkminnend. Ze komen niet voor in het omliggende gebied en zijn op een of andere manier ooit door mensen ingevoerd. Het betreft *P. pruinus*, *P. spinicornis* en, in zekere mate, *A. vulgare*. Door hun afhankelijkheid van menselijk transport ontbreken zij vaak op geschikte plaatsen. De tuinpopulaties zijn veelal klein waardoor hun kans om weer te verdwijnen groot is.

De soortensamenstelling op de terreinen van steenfabrieken komt zoals te verwachten grotendeels overeen met die in tuinen en bij huizen. Het zijn typisch antropogene biotopen met als kensoorten *A. vulgare* en *P. spinicornis*.

Duikers en bruggen (fig. 15)

Tunnels, duikers, sluizen en dergelijke waterbouwkundige werken vormen een rijk micro-milieu. In zekere zin is dit biotoop als antropogeen te kenschetsen. De directe omgeving rond deze elementen uit baksteen of beton onderscheidt zich door een milder microklimaat. De steenmassa dempt temperatuurschommelingen en verschaft in de luwte liggende plekkjes met iets hogere temperaturen en een vrij constante vochtigheid. Spleten, scheuren en de vaak met puin versterkte hellinkjes bieden schuilmogelijkheden en bescherming tegen uitdroging en direct contact met regenwater. Vrijwel alle pissebedsoorten kunnen hier gevonden worden. Het zijn ideale plaatsen om snel een indruk te krijgen van de soortensamenstelling in een bepaald gebied.

In de Ooijpolder werd opgemerkt dat het aandeel vrouwtjes van *O. asellus* en *P. scaber* met broed bij bakstenen duikers beduidend hoger kan zijn dan in het omliggende landschap (zie Broedbiologie). Helaas zijn de meeste uit baksteen opgetrokken tunnels in het gebied sterk verwaarloosd en worden deze 'monumenten onder het maaiveld' vervangen door standaard-betonbuizen.

Wegbermen (fig. 16)

Voor de aanleg van asfaltwegen op de kleigronden van de Ooijpolder is doorgaans zand opgebracht. Doordat de bermten bovendien een of twee keer per jaar worden gemaaid, ontstaat een biotoop dat ongunstig is voor veel pissebedden. Het is er verhoudingsgewijs droog, de strooisellaag kan zich nauwelijks ontwikkelen en in wegbermen zijn weinig dagrustplaatsen in de vorm van dood hout of stenen. Het zijn naast akkers en graslanden de meest open en structuurarme milieus. *Philoscia muscorum* en *T. rathkii*, die beide vrij goed droogte verdragen, komen er het algemeenst voor. Voor de mierenpissebed (*P. hoffmannseggii*) vormen wegbermen het belangrijkste biotoop (deel 1, fig. 57).

Greppels (fig. 17)

De meeste greppels in de polder zijn aangelegd voor de afwatering van akkers en graslanden. 's Winters staat er meestal water in, terwijl ze in de zomer droogvallen (fig. 38; deel 1, fig. 38). Vanwege het reliëf, de kleiige bodem en de ruigere vegetatie herbergen deze biotopen meer soorten dan wegbermen. Over het algemeen zijn de verschillen in de soortensamenstelling, vergeleken met slootkanten en oevers, slechts klein. Soorten die zeer humusrijke plekken prefereren, zoals *H. riparius*, *T. albidus* en *H. danicus*, komen er gemiddeld minder vaak voor.

Slootkanten, oevers (fig. 18)

De meeste waarnemingen zijn gedaan aan kanten van sloten, plassen en kanalen binnendijks. Voor de bodembewonende landpissebedden zijn deze biotopen als permanent leefgebied van grote betekenis. Ook de overige soorten komen er voor,

met uitzondering van de echte xerofielen *P. pruinosis* en *P. spinicornis*.

Het patroon van sloten in de Ooijpolder vormt een uitgestrekte ecologische infrastructuur. Met name *P. scaber* en *O. asellus* worden er niet zo vaak gevonden, maar geïsoleerde vestigingen bij bijvoorbeeld een duiker of een steenhoop maken aannemelijk dat onder meer deze twee soorten wel gebruik maken van slootkanten om zich dan op geschikte plaatsen te vestigen. Dat geldt eveneens voor *H. riparius*, waarvan aan veel oevers de dichtheden laag zijn. Op meer geschikte plaatsen met schaduw, met stenen, organisch afval, dikke lagen bladstrooisel en dergelijke, kan de soort dan plots in enorme aantallen optreden.

De slootkanten in het agrarisch landschap zijn betrekkelijk ongestoorde biotopen (dat geldt ook voor de meeste greppels). De bodem is er luchtig door activiteiten van ongewervelden en kleine zoogdieren, en lijdt niet aan structuurverlies ten gevolge van betreding of berijding. Vanwege deze rulle structuur kunnen ook grotere soorten zich in de grond terugtrekken als de omstandigheden daartoe nopen. Gunstige factoren zijn bovendien de aanwezigheid van water en hoogteverschillen. Een groot deel van het jaar zijn zo, over gemakkelijk te overbruggen afstanden, micromilieus beschikbaar van nat tot relatief droog. Daardoor kunnen soorten die heel verschillende eisen stellen er nu en dan in elkaars gezelschap aange troffen worden, zoals *L. hypnorum* en *A. vulgare*.

Ruigten (fig. 19)

Deze roepnaam heb ik gegeven aan kleine landschapselementen met een hogere kruiden- of struikvegetatie (hoger dan ongeveer 1,2 meter), zoals stroken riet of Japanse duizendknoop, meidoorn- en sleedoornhagen, wilgenbosjes en overhoekjes.

In deze biotopen zijn meestal zowel de soorten van open gebieden present als soorten karakteristiek voor grotere, aaneengesloten bospercelen. Het zijn daarom zeer waardevolle biotopen.

Bossen (fig. 20)

In de buitendijkse oobossen, in het strooisel,



Figuur 21
Populierbos (*Populus x canadensis*) in de Ooijpolder, waar twaalf soorten pissebedden voorkomen. Op de bloemschermen van bereklauw foerageren grote aantallen *Rhinophora lepida*, een op pissebedden parasiterende vlieg.

Figure 21
Poplarwoodland (*Populus x canadensis*) in the Ooijpolder, habitat of twelve species of woodlice. Large numbers of the parasitic woodlouse-fly *Rhinophora lepida* can be found visiting flowers of *Heracleum sphondylium*.

achter schors enzovoort, kunnen alleen de twee landpissebedden leven die in hoge mate resistent zijn tegen inundatie: *H. riparius* en *T. rathkii*. De loofbossen binnendijks zijn voor een groot aantal soorten belangrijke leefgebieden, met uitzondering van *P. hoffmannseggii* en de twee xerofielen *P. spinicornis* en *P. pruinosus*. Maar de meeste zijn slechts indirect van bosbiotopen afhankelijk en treden ook in het open kleilandschap op. Schaduwrijke bosbodemmilieus met een hoge, constante vochtigheid vormen geschikte habitats voor met name *H. danicus*, *T. pusillus* en *P. muscorum* (fig. 21).

'Zacht' blad van onder andere vlier, els, Robinia, wilg en populier wordt liever door pissebedden gegeten dan het taaiere beuken- of eikenloof, wat vrij zeker van invloed zal zijn op de dichtheden, maar niet op de soortensamenstelling.

Wat opvalt is dat de grotere soorten relatief meer in bossen gevonden zijn dan de kleinere soorten, en dat ze er hogere dichtheden bereiken dan in het open veld. De oorzaak hiervan ligt vooral in

de grotere hoeveelheid voedsel en dagrustplaatsen in de vorm van dood hout, loszittende stukken schors en dergelijke. Het geldt met name voor *O. asellus* en *P. scaber*.

Microbiotopen

Binnen hun biotopen zoeken landpissebedden bepaalde plekken op. Overdag houden ze zich schuil in en onder de meest uiteenlopende materialen en objecten, wat soms tot zonderlinge waarnemingen kan leiden: een groot aantal exemplaren *Philoscia muscorum* onder het kadaver van een muskusrat, *Porcellio scaber* in een pruimenboom foeragerend op rottende vruchten, juvenielen van *P. scaber* in het schedeltje van een halfvergane bosspitsmuis, polsdikke holle bereklauwstengels 'tot de nok toe' gevuld met *P. scaber*. Sommige microbiotopen zijn van meer dan gemiddelde betekenis voor deze dieren.

Hout

Dood hout is uiterst belangrijk als micromilieu voor talloze ongewervelde dieren (Mabelis 1983). Het is voldoende bekend dat pissebedden een bijzondere voorkeur voor dit biotoop aan de dag leggen. Toch is *Haplophthalmus danicus* de enige pissebedsoort die in het betreffende gebied grotendeels afhankelijk is van rottend hout. De factoren die het belang van rottend hout voor landpissebedden bepalen zijn: de combinatie van voedsel en schuilplaatsen, de hygroscopische eigenschappen, de iets hogere gemiddelde temperaturen, demping van temperatuurschommelingen en de aanwezigheid van reliëf. Bij grotere volumes hout zijn de effecten sterker en langduriger. Zo kan *H. danicus* onder de dikste boomstammen goed een droge zomer- of een strenge vorstperiode overleven. In de lange winter van 1995/1996 werden *H. riparius* en *T. rathkii* gevonden onder een dikke dode populier. Beide zaten in het nog steeds vorstvrije centrale deel in dichte aggregaties bijeen (zie ook Opmerkingen *O. asellus*, deel 1, pag. 105). Maar als, omgekeerd, een dode boomstam eenmaal door en door bevroren is, kan het weken duren eer die ontdooid is. Kolonies *H. danicus* kunnen grote verliezen lijden



Figuur 22
Dode boom en rietkraag in de uiterwaarden, typisch
biotoop van *Hyloniscus riparius* en *Trachelipus rathkii*.
Foto Peter Wijnhoven.

Figure 22
Dead tree and reed patch in the river foreland, typical
habitat of *Hyloniscus riparius* en *Trachelipus rathkii*.
Photo Peter Wijnhoven.

als ze zich niet tijdig in de ondergrond hebben weten terug te trekken.

In de verschillende stadia van houtrot zijn verschillende soorten dominant. De 'renners' die talrijk in het strooisel voorkomen, *L. hypnorum*, *T. pusillus* en *P. muscorum*, verschijnen het eerst. Wanneer schors begint los te laten ontstaat een rijk spletenmilieu voor de 'klitters' *T. rathkii*, *P. scaber* en in het bijzonder *O. asellus*. Dit zijn afgeplatte soorten die een thymokinetisch gedragspatroon vertonen. Dit betekent dat ze pas tot rust komen op plaatsen waar zij zo veel mogelijk contact maken met een substraat, bijvoor-

beeld spleten in loszittende boomschors. Dit gedrag leidt ook tot de vorming van aggregaties (Takeda 1984). Door talloze invertebraten wordt het houtweefsel aangetast en van onderaf bewerkt door bodemorganismen. De trage 'kruipers' *Haplophthalmus* en *Trichoniscoides* kunnen ten slotte verschijnen in het fijnmazige micromilieu van gangetjes en brokstukken, molm en faeces. Over een betrekkelijk klein gebied zijn zowel de renners, klitters als kruipers verdeeld. Naarmate de boomstam verder vergaat en opgenomen wordt in de strooisellaag nemen aantallen en soortenrijkdom af.

Dode, overeindstaande bomen vormen een micromilieu dat vrijwel uit ons landschap is verdwenen (fig. 22). Aan de oever van het Wijlmeer staat een grote dode wilg. Op de bodem rond de voet van de stam heeft zich een dik pakket afgebladderde schors gevormd, dat een rijk biotoop vormt voor pissebedden: *A. vulgare*, *O. asellus*, *P. scaber*, *P. muscorum*, *L. hypnorum*, *H. danicus*, *T. helveticus* en *T. pusillus*. Hier leeft ook de miljoenpoot *Glomeris marginata*, die veel lijkt op een *Armadillidium*.

Wegrottende stobben, zoals restanten van een gerooide laan populieren, kunnen voor pissebedden belangrijke stepping-stones vormen. *Oniscus asellus* en *P. scaber* kunnen er nog lang standhouden.

De kurklaag van levende bomen op kleigrond is rond en onder de voet van de stam tamelijk constant vochtig en in bepaalde mate aan rotting onderhevig. De bodemfauna van deze grenslaag is duidelijk verwant aan die in dood hout.

Bovendien kunnen landpissebedden al naar gelang de weersomstandigheden de licht- of schaduwzijde van een boomstam opzoeken, erin klimmen of juist aan de voet in bodem en strooisel wegkruipen. Op zeer vochtige dagen kan men *P. scaber* (en soms *A. vulgare* en *P. muscorum*) meters hoog bomen in zien klimmen, waar zij dan ook overdag in schorsspleten aggregeren.

Maaisel

Onder restanten vegetatie en kleikluiten, die na het maaien en opschonen van sloten en greppels

op de kanten achterblijven, zijn altijd pissebedden te vinden. Het vormen belangrijke wijkplaatsen, vooral wanneer in de nazomer de vegetatie zo kort kan zijn afgemaaid dat een groot deel van het oorspronkelijke biotoop (tijdelijk) vernietigd is.

Onder dit materiaal verzamelen zich *L. hypnorum*, *P. muscorum*, *T. pusillus*, *T. rathkii*, *H. riparius* en *A. vulgare*. In de bodem onder het maaisel, die door activiteit van allerlei ongewervelden luchtig wordt, kunnen *T. helveticus* en *H. mengii* foerageren. Wanneer het kouder wordt kunnen in hopen hooi die door de zon beschenen worden of gaan broeien concentraties optreden van de genoemde soorten. In de winter zijn ten gevolge van de iets hogere temperaturen de dichtheden en diversiteit in de maai-restanten eveneens hoog. Vorst dringt onder deze hoopjes minder diep de grond in, niet alleen als gevolg van de isolerende werking van de 'mulch'-laag zelf, maar ook door de luchtigere samenstelling van de onderliggende aarde. Bij een tot 15 cm diep bevroren bodem konden *L. hypnorum*, *H. riparius*, *T. helveticus*, *T. rathkii* en *P. muscorum* op deze plekjes nog steeds gevonden worden (deel 1, fig. 38).

Vanaf half maart verschijnen onder en rond hopen hooi kleine groepen (5-15 exemplaren) *A. vulgare*, die de winter dieper in de grond hebben doorgebracht en zich een weg naar boven gegraven hebben, getuige het laagje klei waarmee ze vaak nog overdekt zijn. De dieren liggen opgerold bijeen om kou en nattigheid te weerstaan.

Mierennesten

Mieren kunnen bijzonder agressief indringers te lijf gaan, maar pissebedden lijken meestal door hen genegeerd te worden. Naast de mierengast *P. hoffmannseggii* zijn de meeste landpissebedden geregeld in mierennesten aan te treffen. De koepelnesten, die vooral *Lasius flavus* (Fabricius, 1781), *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) en *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758) op klei bouwen, zijn luchtige constructies vol gangetjes, relatief warm en vochtig. Deze eigenschappen maken de bouwsels aantrekkelijk als micromilieu voor onder andere de kleine bodembewonende pissebedden.

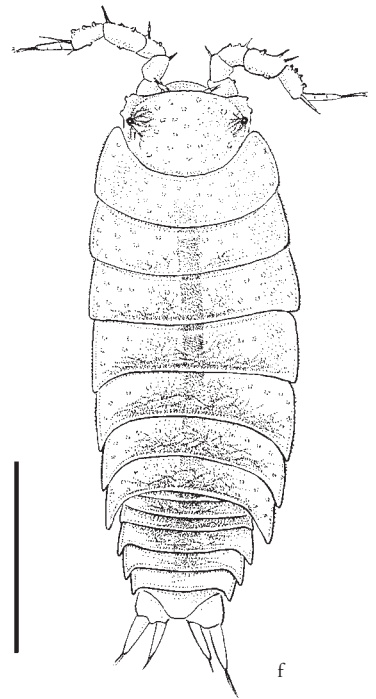
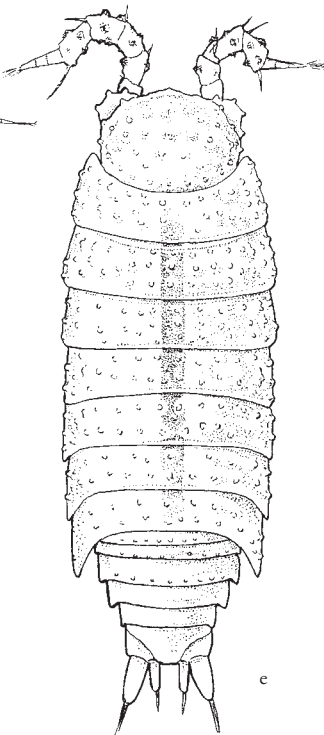
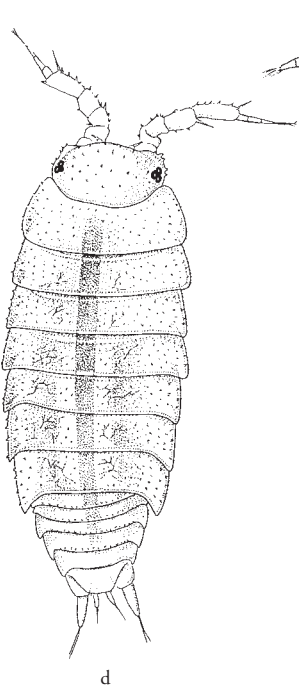
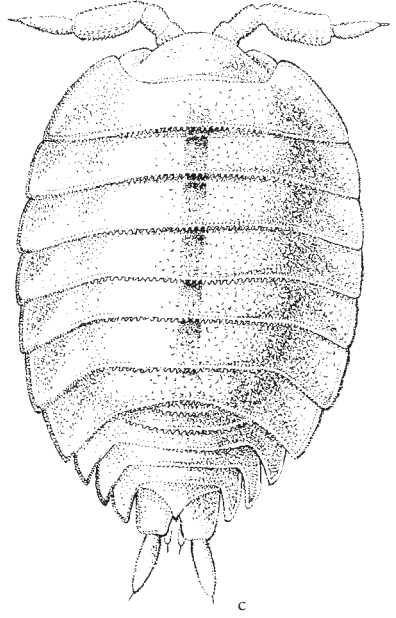
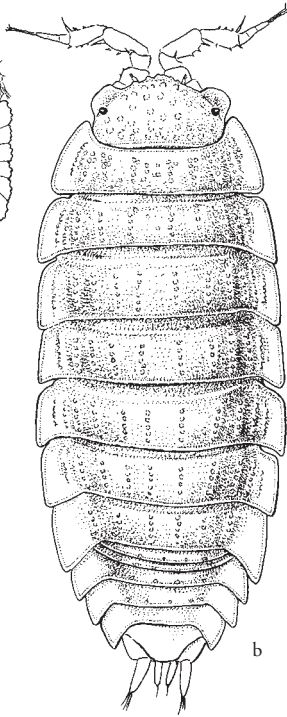
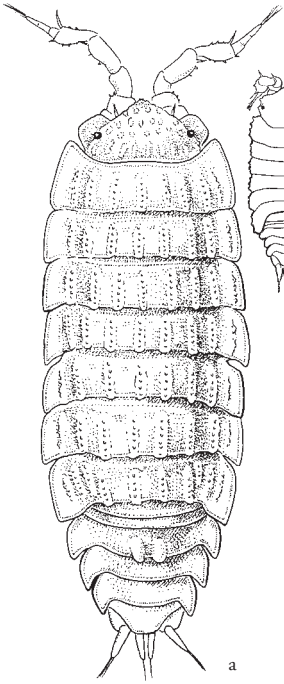
Op een moerassige plek bevonden zich over een klein oppervlak verspreid een aantal koepelnesten van *L. flavus*, die hoog in graspollen waren opgestast om aan de nattigheid te ontkomen. In deze terpjes zaten naast *P. hoffmannseggii*: *T. pusillus*, *T. helveticus* en *H. mengii*.

Naast *P. hoffmannseggii* is *T. rathkii* vaak de enige andere soort die in drogere, zandige wegbermen van het open, boomloze polderlandschap te vinden is, en dan vaak bij of in mierenesten.

Bodem

Kleibodems met een rulle textuur vormen voor veel soorten een uiterst belangrijk biotoop. In de Ooijpolder zijn zes soorten karakteristiek voor het bodemmilieu: *T. pygmaeus*, *H. danicus*, *H. mengii*, *T. helveticus*, *M. leydigii* en *P. hoffmannseggii* (fig. 23). Verspreid over deel 1 en ook in dit artikel is veel aandacht geschonken aan deze bodempissebedden. Voor wat betreft de broedbiologie en hun verspreiding vertonen ze sterke overeenkomsten. En de migratiepatronen van *T. helveticus* en *H. mengii* zijn wellicht ook karakteristiek voor de andere bodempissebedden. Om meer inzicht te krijgen in de leefwijze van met name de zeldzame soorten *T. pygmaeus* en *M. leydigii* lijkt het me goed te onderkennen dat ze een ecologisch nauw verwante soortengroep vormen. Om de vraag te kunnen beantwoorden in welke opzichten zij van elkaar verschillen en hoe zij zich tot elkaar verhouden zou het onderzoek aan deze soorten op elkaar dienen te worden afgestemd, zodat de gegevens onderling vergelijkbaar zijn.

Regenwormen spelen bij de bodemvorming een grote rol. Ze veroorzaken onder andere een verruiming van de geaëreerde capillaire zone (Hoeksema 1959) en vergroten zo het absolute leefgebied van de pissebedden. De wormgangen zorgen ook relatief (per liter grond) voor een groter foerageergebied. Daarnaast zijn wellicht andere factoren van belang zoals de mineraalrijke samenstelling van de afpleistering van regenwormgangen, en verrichtingen van regenwormen: het naar de ondergrond brengen van humus en het opwaartse transport van kalk uit de ondergrond. Hun activiteiten hebben belangrijke positieve gevolgen voor



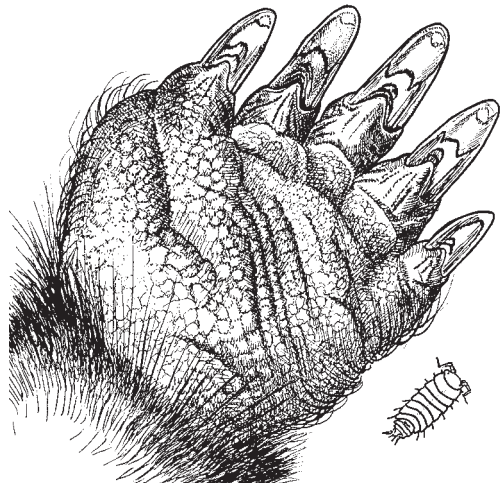
het bodemleven, de water-, lucht- en temperatuurhuishouding van een bodem.

De betekenis van de mol (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) voor het ontstaan van een diversiteit aan bodemstructuren mag hier niet onbelicht blijven. Mollen komen zeer algemeen voor in het gebied. Aan iedere greppelkant zijn de verse en oude sporen van hun graafwerk te herkennen en niet alleen in de vorm van de typische mols-hopen. Op kleigronden drukt een mol de grond voornamelijk opzij in plaats van die naar buiten te werken (Hoeksema 1959), zodat op maaiveldniveau vaak maar weinig zijn aanwezigheid verradt. Door dit wegdrukken van de grond ontstaan luchtige structuren van losgewerkte kluitjes naast dichtere pakkingen, nieuwe gangen en ritten naast half dichtgewerkte oudere enzovoort. De grond is op sommige plaatsen vergeven van de poot-, nagel- en lichaamsafdrukken (fig. 24). *Trichoniscoides helveticus* en *H. mengii* zijn op deze plekken vaak te vinden. Onder dichtgedrukte kluiten, in en onder gangen en ritten zijn de pissebedden veilig voor direct contact met wegzakkend regenwater. Verticale mollen gangen fungeren als drainage bij plotselinge regenbuien en voor soorten als *P. scaber* en *O. asellus* zijn het vluchtwegen bij invallende vorst. De dieren overwinteren dan onder de bodemvorstgrens.

Armadillidium vulgare weet zich vermoedelijk alleen zo te handhaven aan enkele greppelkanten op de zware kleigronden in het 'Circul van de Ooij', een vrij ongebruikelijk leefgebied voor deze soort.

Opmerkingen

Landpissebedden houden niet van wisselende omstandigheden. Het is een even simpele als



Figuur 24
Trichoniscoides helveticus naast de hand van een mol, getekend in dezelfde verhouding. Deze pissebed wordt regelmatig aangetroffen in de talloze holten die mollen maken door met grote kracht hun 'vingernagels' in de kleigrond te drukken.

Figure 24
Trichoniscoides helveticus next to the hand of a mole (*Talpa europaea*). Drawing sizes are proportional. The woodlice are regularly found in the numerous holes these mammals create by firmly printing their nails into the clayey soil.

belangrijke constatering, en het vormt ontegenzeggelijk de kern voor een goed begrip van hun ecologie. De luchtvochtigheid die in een biotoop heerst, maar ook de variatie ervan in de loop der seizoenen, verklaart voor een overgroot deel het potentiële voorkomen van een soort of een gezelschap van soorten. Veel water in de winter (uiterwaarden, komkleigebied) of weinig vocht in de zomer (stuwwal, rivierduinen) heeft grote conse-

Figuur 23

De bodembewonende soorten. a. *Haplophthalmus mengii* met een pasgeboren jong, b. *Haplophthalmus danicus*, c. *Platyarthrus hoffmannseggii*, d. *Trichoniscus pygmaeus*, e. *Metatrichoniscoides leydigii*, f. *Trichoniscoides helveticus*. Maatstreepje = 1 mm.

Figure 23

The soil-dwelling species. a. *Haplophthalmus mengii* with newly hatched juvenile, b. *Haplophthalmus danicus*, c. *Platyarthrus hoffmannseggii*, d. *Trichoniscus pygmaeus*, e. *Metatrichoniscoides leydigii*, f. *Trichoniscoides helveticus*. Scale bar = 1 mm.

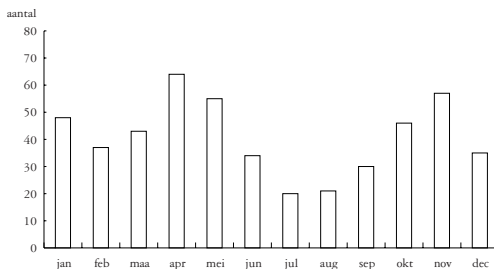
quenties voor de soortensamenstelling: dynamiek is een uiterst belangrijke stressfactor.

De verspreiding van landpissebedden wordt primair bepaald door fysische habitatfactoren. Dat geldt voor elk ruimtelijk niveau. Op het niveau van biotopen en microbiotopen kunnen zij ongunstige omstandigheden letterlijk ontlopen. Voor *Porcellio scaber* is inderdaad overtuigend aangetoond dat activiteitspatronen gedicteerd worden door de fysiologische toestand waarin de individuele dieren verkeren (Den Boer 1961) en dat die nauwelijks iets te maken hebben met bijvoorbeeld zoektochten naar voedsel of met seksuele activiteit. De rijkste biotopen zijn daarom die waarin verticale structuren te vinden zijn, waardoor de dieren steeds de plekken kunnen opzoeken waar op dat moment de voorhen meest gunstige omstandigheden heersen. Als een rode draad loopt dat door alle waarnemingen heen. Het kan een bos, struweel of een vrijstaande boom zijn, een huis, schuur, een stapel hout, maar ook een slootkant, dijktaalud, rietkraag, een pol gras of omgewaaid holle plantenstelen van bereklauw of klis.

BIOLOGIE

Fenologie van de adulten

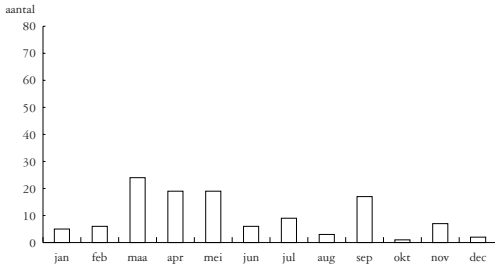
Landpissebedden zijn het hele jaar door te vinden: de dieren zijn immers levendbarend en zij kennen geen overwinterings- of ruststadia. Het is vanzelfsprekend dat het al dan niet aantreffen van een bepaalde soort op een bepaalde plaats, zoals bij deze inventarisatie gedaan is, mede afhankelijk is van de dichtheid waarin die soort voorkomt. Een soort wordt kortom vaker gemist naarmate zij in lagere dichtheden voorkomt. Maar indien fenologische gegevens gebaseerd zijn op zichtwaarnemingen speelt ook nadrukkelijk mee hoe lastig of eenvoudig zo'n soort te vinden is. Uit de waarnemingen blijkt dat weersomstandigheden en jaargetijden van invloed kunnen zijn op de gevonden soortensamenstelling. In deel 1 zijn hierover af en toe al opmerkingen gemaakt (deel 1, fig. 38). *Platyarthrus hoffmannseggii* is bijvoorbeeld in de lente het gemakkelijkst te vinden,



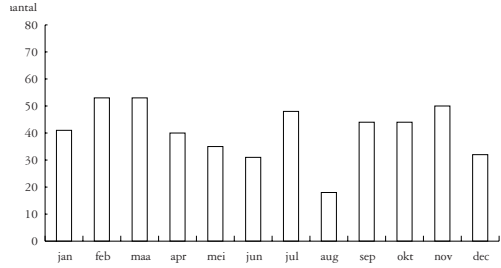
Figuur 25
Fenologie van *Oniscus asellus*.
Figure 25
Fenology of *Oniscus asellus*.

vóór aanvang van de broedperiode, juist wanneer de populatie getalsmatig op een dieptepunt zit. Fenologische gegevens ontmaskeren vooral soortspecifieke (verticale) migraties onder invloed van vochtigheid en temperatuur. In essentie is daarom sprake van een inventarisatie-effect en is het gevonden verloop in de presentie gedurende het jaar niet of nauwelijks gerelateerd aan de werkelijke populatieomvang. De onderstaande diagrammen moeten dus heel anders geïnterpreteerd worden dan bijvoorbeeld vliegtijdigrammen van vlinders. Wél zeggen deze gegevens dus iets over het gedrag van de soorten onder verschillende (weers-)omstandigheden. Op een indirecte manier zijn zo aanwijzingen te verkrijgen over hoe tolerant een soort is voor met name kou en droogte. *Trichoniscoides helveticus* vertoont een seizoensafhankelijk migratiepatroon (deel 1, fig. 38). Op inventarisatiedagen midden in de zomer, tijdens een droge periode, zit deze soort dieper in de grond waardoor ze licht gemist wordt. *Armadillidium vulgare* is goed tegen droogte bestand en kan dan aan de oppervlakte gevonden worden. Op zachte winterdagen is de situatie juist omgekeerd. *Armadillidium vulgare* zit dan diep in de grond, *T. helveticus* kan dicht onder de oppervlakte aangetroffen worden.

Uit de waarnemingen blijken de soorten voor wat betreft hun fenologie in drie categorieën te kunnen worden ingedeeld. Alle soorten zijn goed te vinden in het voorjaar en najaar, terwijl de



Figuur 26
Fenologie van *Armadillidium vulgare*.
Figure 26
Fenology of *Armadillidium vulgare*.



Figuur 27
Fenologie van *Trachelipus rathkii*.
Figure 27
Fenology of *Trachelipus rathkii*.

meeste de neiging vertonen zich in de zomer en de winter meer terug te trekken. De van origine West-Europees-Atlantische soorten *H. mengii*, *O. asellus* en *P. scaber* geven dit gebruikelijke beeld te zien (fig. 25). In de winter neemt vooral het aandeel van de oorspronkelijk 'mediterrane' soorten sterk af: *A. vulgare*, *H. danicus*, *P. hoffmannseggii*, *P. pruinosus* en *P. spinicornis*. Blijkbaar zijn zij gevoeliger voor lage temperaturen (fig. 26). Bij *T. rathkii* en *L. hypnorum* is nauwelijks iets van zo'n wintereffect te bespeuren. Beide komen in continentale klimaatzones van Europa algemeen voor, wat erop wijst dat zij lage temperaturen beter verdragen (fig. 27).

Bij inventarisaties of het interpreteren van inventarisatiegegevens is het van belang rekening te houden met dit soort effecten, die uiteraard ook dit onderzoek in bepaalde mate hebben beïnvloed.

Geslachtsverhouding

In het verleden zijn regelmatig gegevens gepubliceerd over de aantalsverhoudingen mannetjes en vrouwtjes voor de verschillende soorten landpissebedden. Een van de redenen voor deze aandacht is de vaststelling dat de fractie mannetjes tussen de soorten grote verschillen laat zien en meestal kleiner tot zeer veel kleiner is dan de fractie vrouwtjes (Meinertz 1950a). In eerste instantie zijn gevonden geslachtsverhoudingen beschouwd als karakteristiek voor een bepaalde soort. Meinertz (1950b) bijvoorbeeld geeft een

overzicht van een omvangrijke hoeveelheid Deense materiaal. De auteur vergelijkt de gevonden seksratio's voor zeven soorten met die van Vandel (1941) uit Frankrijk en constateert in zes gevallen een nauwe overeenkomst. De enige afwijking (*Haplophthalmus danicus*) wordt toegeschreven aan te kleine aantallen verzamelde dieren, terwijl Meinertz toevoegt: 'deels kan er echter sprake zijn van een werkelijk verschil tussen de Deense en Franse populaties'.

Inmiddels is duidelijk geworden dat de seksratio niet zozeer en uitsluitend een soortspecifiek en statisch gegeven is, maar dat zij in tegendeel door een samenspel van uiteenlopende factoren bepaald wordt en voortdurend aan veranderingen onderhevig is. Zo vond Stachurski (1972) dat bij een stijgend voedselaanbod de fractie vrouwtjes bij *L. hypnorum* sterk toeneemt.

De mechanismen die verantwoordelijk zijn voor het tot uitdrukking komen van de sekse zijn nog niet volledig ontraadseld. Naast genetische factoren spelen, zoals uit het bovenstaande voorbeeld blijkt, omgevingsomstandigheden een rol. Vrouwtjes van sommige soorten kunnen nakomelingen krijgen bestaande uit enkel of mannetjes of vrouwtjes (monogenie, Sutton (1972)). Bepaalde bacteriën kunnen van invloed zijn op de seksvorming. Het voert te ver hier nu op in te gaan.

De gegevens van de geslachtsverhouding van twaalf soorten uit de Ooijpolder staan in tabel 1. Sommige soorten zijn geïnventariseerd zonder veel

	ma (n)	vr (n)	sex ratio (%)
<i>L. hypnorum</i>	14	54	21
<i>H. riparius</i>	50	162	24
<i>T. albidus</i>	27	67	24
<i>T. pygmaeus</i>	9	5	(64)
<i>O. asellus</i>	317	495	39
<i>P. muscorum</i>	38	53	42
<i>P. hoffmannseggii</i>	24	59	29
<i>A. vulgare</i>	9	16	(36)
<i>P. scaber</i>	739	931	44
<i>P. spinicornis</i>	4	4	(50)
<i>P. pruinosis</i>	12	20	38
<i>T. rathkii</i>	26	29	47

Tabel 1

Sekseratio (percentage mannetjes) van twaalf soorten landpissebedden (zichtwaarnemingen en collectiemateriaal).

Table 1

Sex ratio (percentage males of total individuals) of twelve species of woodlice (field observations and collected animals).

aandacht te schenken aan het onderscheiden van de seksen, en van een paar andere soorten zijn te kleine aantallen beschikbaar ($n < 40$). Die percentages staan tussen haakjes. *Trichoniscus pusillus* figureert in dit verhaal niet: slechts één mannetje is in het gebied verzameld. Vermoedelijk is in de Ooijpolder het aandeel van deze steriele mannetjes kleiner dan een op duizend vrouwtjes.

Tabel 2 geeft een overzicht van de sekseratio's van collectiemateriaal, voor vier bodembewonende Trichoniscidae. Voordat de dieren volwassen zijn, beginnen de secundaire geslachtskenmerken tot ontwikkeling te komen. Deze subadulten zijn in de tabel onderscheiden. De fractie mannetjes is bij de adulten kleiner dan 50 %, terwijl die bij de subadulten van *T. helveticus* en *H. mengii* rond de 50% ligt. Waarschijnlijk start bij deze soorten iedere nieuwe generatie eenvoudig met gelijke aantallen van beide seksen.

Landpissebedden beschikken over een fijn-besnaard instrumentarium om de meest gunstige microbiotopen op te zoeken. Gedurende de veldbezoeken werd steeds meer duidelijk dat ook binnen één soort de dieren niet 'willekeurig verdeeld' zijn: juvenielen, mannetjes, vrouwtjes zonder en vrouwtjes met broed prefereren elk iets andere omstandigheden of zij vertonen verschillende activiteitspatronen. Dit kan van aanzienlijke invloed zijn op in het veld waargenomen verhoudingen tussen mannetjes en vrouwtjes. De hierboven gegeven sekseratio's krijgen daarom meer betekenis indien zij met andere (ecologische) gegevens worden in verband gebracht. Een directe vergelijking van literatuurgegevens is niet zonder meer verantwoord omdat de collectiemethode van invloed kan zijn op de gevonden geslachtsverhoudingen. Hieronder wordt uitgewerkt dat de in het veld gevonden sekseratio in relatie staat tot bepaalde facetten van de broedbiologie.

	subad ma (n)	subad vr (n)	sex ratio subad (%)	ad ma (n)	ad vr (n)	sex ratio ad (%)	sex ratio tot (%)
<i>T. helveticus</i>	69	66	51	227	398	36	39
<i>H. mengii</i>	28	29	49	262	304	46	47
<i>H. danicus</i>	1	3	(25)	32	69	32	31
<i>M. leydigii</i>	3	2	(60)	7	32	18	23

Tabel 2

Sekseratio (percentage mannetjes) voor subadulten en adulten van vier bodembewonende soorten landpissebedden.

Table 2

Sex ratio (percentage males) of subadults and adults of four soil-dwelling isopods.

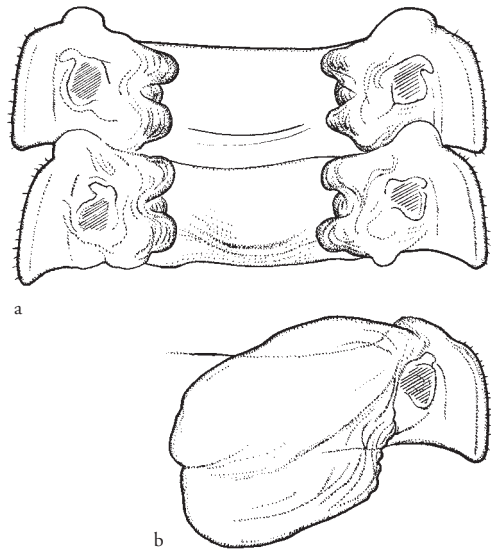
Broedbiologie en -fenologie

Omdat landpissebedden hun eieren en embryo's in een goed zichtbare broedbuidel met zich meedragen kunnen inventarisaties op een eenvoudige manier bijdragen aan onze kennis van de broedfenologie. Over de voortplanting van algemene, grotere soorten is door veld- en laboratoriumonderzoek veel bekend geworden, maar de broedbiologie en -fenologie van met name de kleine bodembewoners is vrijwel onontgonnen terrein (Meinertz 1951). Aan die laatste groep van soorten heb ik daarom ruimer aandacht besteed.

Broedperiode

Volwassen vrouwtjes vervellen in voorjaar of zomer om een broedzak aan te leggen, waarin de bevruchte eieren (in een waterig milieu) worden afgezet (Hoese 1984). Aan de vorming van de broedbuidel gaat nog een vervelling vooraf, tijdens welke de oostegieten aangelegd worden. Deze vrouwtjes zijn goed herkenbaar: de nog niet ontplooide oostegieten zijn te zien als kleine, tweetoppige lobben aan de binnenzijde van de pootbases (fig. 28). Voor een beter begrip van de ecologie van met name de bodembewonende Trichoniscidae is het van belang dit eerste broedstadium te onderscheiden (Wijnhoven in prep.). Na een volgende vervelling worden de broedplaten ontvouwen. Dit marsipium bestaat uit vier paar dakvormig over elkaar gelegen schubben, die aan de pootbases 2 tot en met 5 ontspringen (Willows 1984). Nadat de jongen geboren zijn wordt het marsipium door een vervelling afgestoten. Van de kleine bodembewonende Trichoniscidae echter sterft waarschijnlijk een groot deel van de vrouwtjes na geboorte van de jongen aan de gevolgen van uitputting. Na de broedperiode werden namelijk vrijwel geen vrouwtjes gevonden met een leeg marsipium of met afgestoten broedplaten.

Figuur 29 geeft per soort een overzicht van de verzamelde broedgegevens. Voor de ene soort zijn deze waarnemingen fragmentarisch, voor de andere zijn ze voldoende compleet voor het vaststellen van de hoofdbroedtijd.



Figuur 28

Onderaanzicht van *Haplophthalmus mengii*, vrouwtje. a. derde en vierde lichaamssegment in het eerste broedstadium. De poten zijn verwijderd (gearceerd), b. vierde segment met linker broedplaat of oostegiet.

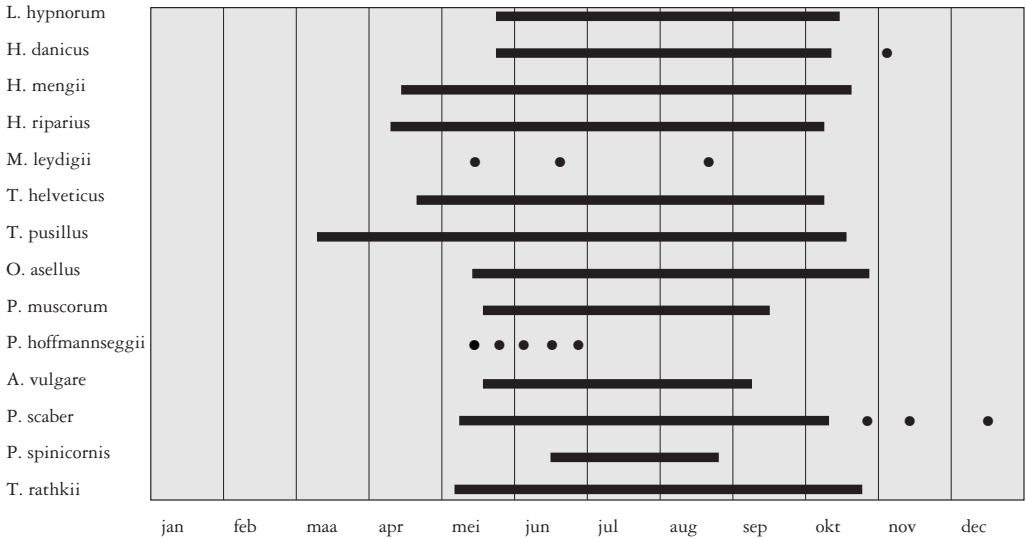
Figure 28

Ventral view of *Haplophthalmus mengii*, female. a. third and fourth body segment of a female in pre-brood stage. The legs have been removed, b. left part of fourth segment with oostegite.

In het voorjaar beginnen de vrouwtjes eerder met de aanleg van een broedzak als het voorafgaande broedseizoen gunstig is verlopen. Dit is voor *L. hypnorum* gevonden en gaat vrij zeker op voor alle andere pissebedsoorten. Het temperatuurverloop in het voor- en najaar heeft eveneens duidelijk invloed op het tijdstip waarop het broeden begint, respectievelijk eindigt. Omdat het schema een optelsom is van de jaren 1991 tot en met voorjaar 1998 zal, voor soorten waarvan veel broedgegevens zijn verzameld, een vertekend beeld zijn ontstaan, met 'ruimere' broedperioden dan zich binnen één bepaald jaar voordoen.

Porcellio scaber en *Oniscus asellus*

Regelmatig bleek in het veld dat dragende vrouwtjes iets andere microbiotopen verkiezen dan mannetjes en niet dragende vrouwtjes. In het



Figuur 29
Verzamelde gegevens van de broedfenologie (de doorgetrokken lijn is de broedperiode, een stip is een enkele waarneming).

Figure 29
Records of the breeding phenology (the line indicates a breeding period, single dots represent one record).

	Porcellio scaber		Oniscus asellus	
	sex ratio (%)	vr met broed (%)	sex ratio (%)	vr met broed (%)
duiker	29 (n=136)	79 (n=96)	0 (n=42)	83 (n=35)
greppel bij bosrand	44 (n=412)	17 (n=136)	32 (n=136)	11 (n=93)

Tabel 3
Sekseratio (percentage mannetjes) en het percentage vrouwtjes met broed (op het totaal aantal vrouwtjes) van *Porcellio scaber* en *Oniscus asellus* in twee microbiotopen: een bakstenen duiker, een greppel bij een bosrand 10 tot 30 meter van de duiker verwijderd.

Table 3
Sex ratio (percentage males) and percentage of breeding females (on total number of females) of *Porcellio scaber* and *Oniscus asellus* in two microhabitats: crevices in the brickstone wall of a ditch cutting (duiker), a ditch at a distance of 10 to 30 meters (greppel).

spletenmilieu van een bakstenen tunnel bij een greppel bijvoorbeeld zijn dicht opeengepakte aggregaties van *O. asellus* en *P. scaber* gevonden (tabel 3). Een opmerkelijk hoog percentage van de dieren bestaat hier uit vrouwtjes met broed. Aan dezelfde greppel 10 tot 30 meter er vandaan zitten

de twee soorten meer verspreid, onder stukken hout, in mollenritten en holle plantenstelen. Het aandeel vrouwtjes zonder broed en de fractie mannetjes is er aanzienlijk groter. De spleten en scheuren in het stenen muurtje van de tunnel worden gekenmerkt door een constant

vangstdiepte <i>H. mengii</i> (cm beneden maaiveld)	ma (n)	vr (n)	vr met broed (n)	sex ratio (%)	vr met broed (%)
0 - 10	217	185	34	50	16
10 - 35	45	49	36	35	42
totaal	262	234	70	46	23

Tabel 4

Haplophthalmus mengii. Sekseratio (percentage mannetjes) en het percentage vrouwtjes met broed verzameld op verschillende diepte in de bodem.

Table 4

Haplophthalmus mengii. Sex ratio (percentage males) and percentage of breeding females collected in different depths in the soil.

vangstdiepte <i>T. helveticus</i> (cm beneden maaiveld)	ma (n)	vr (n)	vr met broed (n)	sex ratio (%)	vr met broed (%)
0 - 10	148	248	7	37	3
10 - 35	79	100	43	36	30
totaal	227	348	50	36	13

Tabel 5

Trichoniscoides helveticus. Sekseratio (percentage mannetjes) en het percentage vrouwtjes met broed verzameld op verschillende diepte in de bodem.

Table 5

Trichoniscoides helveticus. Sex ratio (percentage males) and percentage of breeding females collected in different depths in the soil.

microklimaat met gemiddeld hogere temperaturen dan de omgeving. Regenwater dringt er niet binnen. Ook het vormen van aggregaties heeft tot gevolg dat schommelingen in temperatuur en luchtvochtigheid worden gedempt.

Haplophthalmus mengii en *Trichoniscoides helveticus*

Gedurende de inventarisatie, waarbij meestal tot ongeveer tien centimeter diepte gegraven is, trof ik van *H. mengii* en *T. helveticus* maar heel af en toe een enkel vrouwtje aan met een broedbuidel. In tabel 4 en 5 worden die inventarisatiegegevens vergeleken met aanvullende vangsten van tussen 10 en 35 centimeter diep.

Een groot deel van de vrouwtjes van zowel *H. mengii* als *T. helveticus* blijkt zich gedurende de broedtijd in de ondergrond terug te trekken. Bij *H. mengii* stijgt daardoor het aandeel mannetjes

in de hogere bodemlagen (tabel 4). Vrij zeker is de gemiddelde sekseratio van het verzamelde materiaal (46%) dus door deze verticale migraties beïnvloed. Bij *T. helveticus* lijkt er geen onderscheid te bestaan in de fractie mannetjes tussen boven- en ondergrond (tabel 5). Vermoedelijk openbaart zich hier een belangrijk verschil in de biologie van beide soorten. De mannetjes van *T. helveticus* gaan in de loop van de zomer dood (waardoor de sekseratio laag blijft), de meeste vrouwtjes produceren tijdens hun leven maar één broedsel, waarna ze sterven. De vrouwtjes van *H. mengii* kunnen waarschijnlijk tot twee of drie broedsels voortbrengen, veel van de mannetjes overleven tot in de nazomer.

Mobiliteit van vrouwtjes met een broedbuidel

Op een eenvoudige manier zijn aanwijzingen verzameld om te zien of vrouwtjes met een broed-

	sex ratio (%)	vr met broed (%)	aantal totaal (n)
dag 0	45,1 (n=259)	19,0 (n=60)	577
dag 2	48,1 (n=150)	7,4 (n=12)	312
dag 6	46,5 (n=94)	10,2 (n=11)	202

Tabel 6

Sekseratio (percentage mannetjes) en het percentage vrouwtjes met broed van *Porcellio scaber*; referentie (=dag 0), na 2 (dag 2) en na 4 activiteitsperioden (dag 6).

Table 6

Sex ratio (percentage males) and the percentage of breeding females of *Porcellio scaber*, reference (day 0), two days after removing all animals from the microsites (day 2), four days later (day 6).

sel inderdaad meer geneigd zijn in hun dagrustplaatsen te blijven dan vrouwtjes zonder broedzak en dan mannetjes.

Aan de rand van een populierenbos zijn tellingen verricht aan *P. scaber* vanaf 10 september 1993 (= dag 0). In deze tijd van het jaar zijn de meeste vrouwtjes bezig met hun tweede broedsel, terwijl de seksuele activiteit van de mannetjes sterk verminderd is (Beijer 1958).

De dieren zijn verzameld door dode, holle stengels van gewone bereklauw (*Heracleum sphondylium*) uit te schudden in een plastic bak. Dieren groter dan ca. 7 mm werden geteld en ter plekke gesext (loep 9x). Van de vrouwtjes is genoteerd of ze een broedzak hadden.

Op de eerste dag (dag 0) zijn de dieren op de beschreven wijze verzameld en geteld. De bereklauwstengels zijn teruggelegd op de oorspronkelijke plek, de pissebedden zijn ongeveer 50 meter verderop vrijgelaten om te voorkomen dat ze deze locaties meteen weer opzoeken. Na twee dagen (dag 2) is geteld welke dieren -uit de directe omgeving- de lege stengels hebben ontdekt tijdens de twee nachtelijke activiteitsperioden. Ook deze zijn op geruime afstand losgelaten om interferentie te voorkomen. Na nog eens vier dagen (dag 6) is dezelfde procedure herhaald. De dichtheden aan deze bosrand zijn zo hoog dat verondersteld mag worden dat het verwijderen van de fractie gevangen dieren een verwaarloosbaar effect heeft.

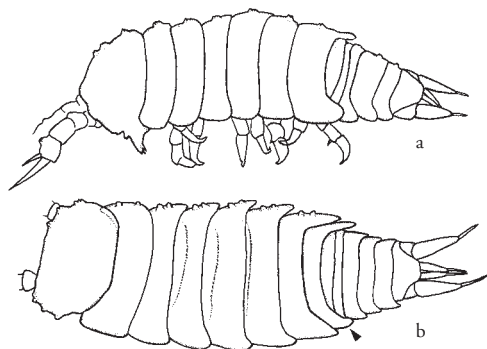
De resultaten in tabel 6 laten zien dat na twee dagen het relatieve aantal mannetjes en vooral dat

van de niet-broedende vrouwtjes *P. scaber* lijkt te zijn gestegen ten koste van het aandeel vrouwtjes met een broedsel. Na vier activiteitsperioden is het verschil met de uitgangspositie iets kleiner dan na twee. Blijkbaar zijn vrouwtjes minder geneigd zich te verplaatsen wanneer ze een broedsel dragen.

Opmerkingen

Landpissebedden zijn opportunisten, maar wel binnen een streng regime van temperatuur en vochtgraad, met soorteigen tolerantiegrenzen. De voortplanting van oorspronkelijk mediterrane soorten, zoals *H. danicus*, *A. vulgare* en *P. spinicornis*, komt daarom later op gang en houdt eerder op dan die van de goed ingeburgerde, van origine West-Atlantische en Continentaal-Europese soorten (fig. 29).

Naar mijn overtuiging zijn voor vrouwtjes met broed die tolerantiegrenzen in ongunstige zin verschoven. Zij zijn minder bestand tegen temperatuurschommelingen en variaties in de luchtvochtigheid. Daarop reageren zij door het opzoeken van de meest stabiele beschikbare micromilieus, waar ze vervolgens zo lang mogelijk blijven zitten. Gedurende het broedseizoen zullen deze activiteitspatronen van vrouwtjes met broed, die zonder broed en van mannetjes uitkristalliseren, met als gevolg dat per microbiotoop en per soort grote verschillen kunnen ontstaan in de aantalsverhoudingen tussen deze drie groepen. Een van de belangrijkste oorzaken van de gedragsveranderingen die broedende vrouwtjes te zien geven is naar mijn idee de toegenomen



Figuur 30
Metatrichoniscoides leydigii. a. pas geboren juveniel, met zes pereionsegmenten. b. juveniel, waarschijnlijk in het derde stadium (na twee vervellingen). De pijl wijst naar het zevende pereionsegment.

Figure 30
Metatrichoniscoides leydigii. a. Newly hatched juvenile, having six body segments. b. juvenile, probably of stadium three (after two moults). The arrow indicates the seventh pereonite.

hoeveelheid lichaamsvloeistof. De eieren en later de embryo's bevinden zich immers in een waterig milieu. Vooral bij de kleine bodembewonende soorten bereikt de broedbuidel in de loop van de draagtijd vergeleken met hun lichaamshoud enorme afmetingen (deel 1, fig. 19 en 37c).

Aangezien landpissebedden in het algemeen door middel van verticale en laterale activiteit hun waterbalans reguleren, ligt het voor de hand te veronderstellen dat de broeddragende vrouwtjes nog kwetsbaarder zijn en dat zij navenant reageren. Hun verminderde mobiliteit zal ook een rol spelen. Dat de draagtijd een bijzonder kwetsbare periode is blijkt uit de talloze vondsten van dode vrouwtjes met broed in de zomer.

Omdat de soorten die in de strooisellaag leven, zoals *P. scaber* en *O. asellus*, zich vooral lateraal verplaatsen, zullen de verschillende activiteitspatronen zich ook voornamelijk in horizontale dimensies manifesteren (tabel 3). Bij de bodembewonende soorten *T. helveticus* en *H. mengii* spelen zich dezelfde processen af, maar dan vooral in verticale richting. Afhankelijk van de diepte beneden het maaiveld veranderen gedurende het

broedseizoen de geslachtsverhouding en de fractie vrouwtjes met broed (tabel 4 en 5).

In de loop van de veldwerkperiode zijn geregeld waarnemingen gedaan die er sterk op wijzen dat alle landpissebedden in het gebied dit type gedrag vertonen. Zo zijn verscheidene keren broeddragende vrouwtjes van *H. riparius* diep in de grond aangetroffen, en vrijwel geen mannetjes. De in het veld gevonden sekseratio's kunnen dus verschillen van de werkelijke sekseratio's, door verschillen in gedrag tussen de mannetjes en vrouwtjes. Mochten de vermoedens die ik in dit hoofdstuk heb uitgewerkt op grond van aanvullend onderzoek bevestigd worden, dan heeft dat zeker ook consequenties voor het nemen van representatieve steekproeven in veldpopulaties.

Juvenielen

Vanaf het moment dat landpissebedden geboren worden, eenvoudigweg door tussen de dakvormig over elkaar gelegen oostegieten (broedplaten) van het moederdier naar buiten te kruipen, maken ze een aantal vervellingen door voordat ze geslachtsrijp of volwassen zijn. De vervellingen markeren de verschillende juveniele stadia. Zo doorloopt *T. pusillus* vijf vervellingen voordat de broedzak aangelegd kan worden (Standen 1970, Frankel 1979) en de dieren volwassen worden genoemd. De Trichoniscidae *T. pusillus*, *T. helveticus* en *H. mengii* maken elk een andere ontwikkeling door. Juvenielen van *H. mengii* en *H. danicus* worden met zeven lichaamssegmenten geboren (deel 1, fig. 22) die van *T. helveticus* en *M. leydigii* met zes (fig. 30). Van de genoemde soorten is de juveniele ontwikkeling nog onbekend (fig. 23a). Landpissebedden hebben een bepaalde voortplantingsperiode, maar juvenielen zijn het hele jaar in het veld te vinden, al zijn er wel pieken in het voorjaar en in de nazomer. De aanleg van een broedzak wordt gestuurd door daglengte en omgevingstemperaturen. *Trichoniscus pusillus* is de soort met het langste broedseizoen. Op 12 december is het laatste juveniel van het eerste stadium van de najaarsgeneratie gevangen, daarna op 31 maart het eerste van het voorjaar. In de tussenliggende winterperiode zijn juvenielen van *T. pusil-*

lus in alle stadia vanaf het tweede in het veld te vinden.

In de Ooijpolder zijn 's winters ook juvenielen van andere soorten gevonden in allerlei stadia: *H. riparius*, *T. helveticus*, *T. pygmaeus*, *H. danicus*, *H. mengii*, *P. scaber* en *P. muscorum*. De groei wordt onder koudecondities vrijwel stilgezet, de dieren overwinteren voornamelijk in het stadium waarin ze verkeerden bij inval van een koudeperiode. Wanneer in het voorjaar de temperatuur weer oploopt neemt de groeisnelheid toe, terwijl de eerste jongen van de volgende generatie alweer kunnen verschijnen. Het gevolg is dat de late najaarsgeneratie in haar ontwikkeling slechts een kleine voorsprong heeft op de vroege voorjaarsgeneratie, ondanks een leeftijdsverschil van enkele maanden.

Overigens lijkt slechts een kleine fractie van een populatie van bijvoorbeeld *T. pusillus* uit winterjuvenielen te bestaan, zodat de betekenis van deze dieren voor de populatieopbouw gering mag heten. Wel vormen deze waarnemingen een goede demonstratie van de enorme flexibiliteit die landpissebedden kunnen tentoonspreiden in extreme situaties. Wanneer de omstandigheden zich plotseling wijzigen (bijvoorbeeld kunstmatig, door in de winter gevangen dieren bij kamertemperatuur te houden) passen zij zich ogenblikkelijk aan. In die zin zijn het echte opportunisten. De totale veldpopulatie is opgebouwd uit dieren met uiteenlopende levensgeschiedenissen. De 'tactiek van risicospreiding' is zonder meer een belangrijke sleutel tot het wereldwijde succes van deze diergroep.

NATUURLIJKE VIJANDEN, SAPROFAGEN EN FORESIE

Terwijl in laboratoriumculturen landpissebedden geregeld door bepaalde ziekten en parasieten geplaagd worden, zijn waarnemingen in veldpopulaties schaars. Besmette dieren zijn meestal op het oog niet te onderscheiden van gezonde. Deze studie geeft geen goed beeld van het voorkomen van ziekten en parasieten omdat voornamelijk zichtwaarnemingen zijn gedaan. Alleen de ziekte

die door een iridovirus wordt veroorzaakt is geregeld geconstateerd. Door de opvallende blauwe verkleuring van de geïnfecteerde dieren is het optreden van dit virus eenvoudig bij inventarisaties te betrekken. Andere parasieten en ziekten zijn ongetwijfeld gemist of slechts incidenteel opgemerkt in de Ooijpopulaties.

Het aantal organismen dat op een of andere manier van pissebedden afhankelijk is als parasiet, predator, als saprofaag of anderszins, is opvallend klein. En dat terwijl ze aan allerlei 'gunstige' voorwaarden voldoen. Want landpissebedden komen het hele jaar voor, zij mijden extreme omstandigheden en veel soorten kunnen hoge dichtheden bereiken en grote aggregaties vormen. Bovendien zijn zij zo actief dat tussen populaties steeds uitwisseling plaatsvindt.

In biotopen die lang blijven bestaan, zoals grote volumes rottend hout, zal op den duur een invertebratenfauna tot ontwikkeling komen die desondanks voor een bescheiden deel direct dan wel indirect te maken heeft met of afhankelijk is van de soms enorme aantallen pissebedden die er leven. *Megaselia rufipes* (Meigen, 1804) (Diptera: Phoridae) bijvoorbeeld is een polyfage saprofaag. Het is voorstelbaar dat grote populaties pissebedden regelmatig door deze (of ook andere) saprofage vliegen worden 'begeleid'. Stellig zijn er meer ongewervelde dieren die op een of andere manier van hun talrijke aanwezigheid profiteren. Het geeft te denken dat de specialistische levenswijzen van enkele organismen (iridovirus, het gistachtig pathogeen en de foretische mijt) als zodanig pas zeer recent zijn ontmaskerd. Ferrar (1987) vond in de broedbuidel van enkele *Porcellio*'s (niet-geïdentificeerde) Dipteralarven en -puparia. Ongetwijfeld zal onderzoek op dit vlak nog onbekende feiten aan het licht brengen.

Nematoden

In het darmkanaal van *O. asellus* uit de Ooijpolder zijn verscheidene keren levende nematoden gevonden. Soms bevat een enkel dier honderden aaltjes. Deze nematoden zijn niet geïdentificeerd en het is onduidelijk of ze de conditie van de pissebed beïnvloeden. Wellicht is



Figuur 31
Een gistachtig pathogeen in de haemolymfe van *Armadillidium vulgare*. Foto Vrije Universiteit Amsterdam.

Figuur 31
Yeast-like organisms in the haemolymph of *Armadillidium vulgare*. Photo Free University Amsterdam.

het geen toeval dat een paar van de besmette individuen ook lijdt aan een infectie door gistachtige organismen. Sommige soorten aaltjes leven endoparasitair, andere zijn foretisch. Gericht onderzoek kan hier meer duidelijkheid verschaffen.

Een gistachtig pathogeen

Op enkele locaties in de Ooijpolder zijn individuen van *O. asellus* gevonden die lichtgrijs, soms lichtbruingrijs, gekleurd zijn. Aan de onderzijde zijn deze dieren troebel melkachtig wit. Vaak ook zijn ze iets gezwollen en reageren ze trager dan normaal gekleurde dieren. In de haemolymfe zijn zeer kleine, ovale organismen gevonden (fig. 31), die lijken op de 'yeast-like organisms' naar een beschrijving van Federici (1984). In gevangenschap stierven de geïnfecteerde exemplaren steeds binnen enkele weken. De individuen met de meest uitgesproken melkwitte kleur gingen het eerst dood, gevolgd door de aanvankelijk minder opvallend lichte exemplaren, wat erop wijst dat de gistcellen zich in de gastheer vermeerderen en ten slotte altijd zijn dood veroorzaken, vergelijkbaar met een besmetting door iridovirussen. Een andere overeenkomst met een iridovirus-

infectie is dat met gistcellen besmette vrouwtjes nooit eitjes dragen, ook niet in de hoofdbroed-tijd. In juni zijn 26 vrouwtjes van *O. asellus* verza-meld: 22 met broed, 4 zonder broedzak waarvan 3 zichtbaar met de gist-infectie. De zieke dieren kunnen zich blijkbaar niet voortplanten, wat wellicht veroorzaakt wordt doordat ze niet meer groeien c.q. vervellen.

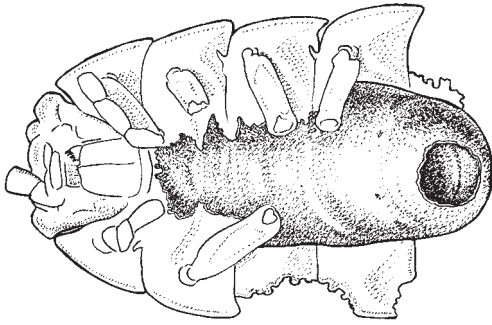
Melkwit verkleurde individuen zijn bovendien gevonden van *P. scaber* en *H. danicus*, op plaatsen met een hoog besmettingspercentage *O. asellus*. Aan een groepje *H. danicus*, dat al meer dan een jaar zonder noemenswaardige sterfte in een plastic bakje gevuld met strooisel werd gehouden, is een dode, geïnfecteerde *O. asellus* aangeboden. Een deel van de dieren ontwikkelde na verloop van tijd de typische symptomen en ging dood. Naar verwachting zijn deze besmet geraakt door het eten van strooiseldeeltjes die in contact zijn geweest met lichaamsvocht uit de dode *O. asellus*, want de diertjes zaten vaak in de buurt van en onder het lijkje.

Er is over deze ziekte weinig bekend. Pas in een later stadium van de inventarisatie werd mij duidelijk dat de lichtgekleurde exemplaren geen kleurvarianten maar zieke dieren waren. Hierdoor zijn de gegevens onvolledig. In elk geval liggen de plaatsen waar geïnfecteerde dieren gevonden zijn ver van elkaar af, op de stuwwal en in het rivier-kele gebied. Mogelijk is het pathogeen wijdver-spreid en speelt het een grotere rol in de regule-ring van veldpopulaties dan de schaarse waar-nemingen laten vermoeden. Naar verwachting is dit vooral het geval bij sterk aggregerende soorten als *H. danicus*, *O. asellus* en *P. scaber*.

Iridovirusinfecties

Pas in 1980 is uit landpissebedden een iridovirus (*Iridovirus*, Iridoviridae) geïsoleerd en als IIV (Isopod Iridescent Virus) benoemd (Federici 1980, Cole & Morris 1980). Er is niet zo veel bekend over de geografische verspreiding noch over ecologie en epidemiologie van het IIV in natuurlijke populaties.

Van de parasieten en ziekteverwekkers waaraan landpissebedden ten prooi kunnen vallen is een



Figuur 32

Het gebleekte skelet van *Porcellio scaber* is door soortgenoten aangevreten waardoor de pop van een pissebedvlieg (Rhinophoridae) is komen bloot te liggen. In dit geval is de parasiet zelf het slachtoffer geworden van een parasitaire sluipwesp (mannetje *Phygadeuon* sp., Hymenoptera, Ichneumonidae) die via een geknaagd gaatje aan de voorkant van de pop uitgevlogen is.

Figure 32

The bleached exoskeleton of *Porcellio scaber* is partly eaten by other woodlice, thus revealing the puparium of a rhinophorid fly. In turn the parasite itself acted as the host of a parasitic Hymenoptera (male *Phygadeuon* sp., Ichneumonidae). Through a hole at the frontal side of the puparium the hyperparasite has emerged.

besmetting met het altijd dodelijke iridovirus eenvoudig te diagnostiseren. De dieren worden in de loop van de tijd licht- tot fel gentiaanblauw en kunnen helemaal overdekt lijken met een opvallende, parelmoerachtige glans (zie foto omslag). Aan deze symptomen ontleent de virusgroep haar naam. In de Ooijpolder komt het iridovirus algemeen voor (Wijnhoven & Berg 1999, Wijnhoven 2000). Vooral in natte jaren kan de ziekte zich sterk uitbreiden, terwijl in droge zomerperioden het besmettingspercentage snel afneemt. De belangrijkste drager en verspreider van het virus in dit gebied is *T. pusillus*. Verder zijn kleine aantallen geïnfecteerde dieren van andere soorten verzameld: *L. hypnorum*, *T. albidus*, *T. helveticus*, *H. mengii*, *O. asellus*, *H. riparius*, *A. vulgare*, *P. scaber* en *T. rathkii*.

Pissebedvliegen (Diptera: Rhinophoridae)

Leden van de familie Rhinophoridae zijn de enige vliegen waarvan de larven obligaat parasitair leven

in verscheidene soorten landpissebedden (Sutton 1972). Tot nu toe zijn 7 soorten pissebedvliegen uit Nederland gemeld (Zeegers & van Veen 1993, Wijnhoven & Zeegers 1999). Daarvan komen er zes in het onderzoeksgebied voor: *Rhinophora lepida* (Meigen, 1824), *Stevenia umbratica* (Fallén, 1820), *Phyto melanocephala* (Meigen, 1824), *Frauenfeldia rubricosa* (Meigen, 1824), *Melanophora roralis* (Linnaeus, 1758) en *Paykullia maculata* (Fallén, 1820). De volwassen vliegen zijn vrij goed te vinden (fig. 21), in tegenstelling tot geparasiteerde pissebedden, die slechts zeer zelden tijdens inventarisatiewerk worden opgemerkt (fig. 32). In de Ooijpolder zijn maar enkele geparasiteerde lijkjes gevonden van *Porcellio scaber* met in de lichaamsholte een pop. Uit een van de poppen is *Rhinophora lepida* gekweekt, de algemeenste pissebedvlieg in het onderzoeksgebied. De verzamelde gegevens worden in een volgend nummer van NFM gepresenteerd (Wijnhoven in prep.).

Predatoren

Er zijn uit het onderzoeksgebied maar een handvol directe waarnemingen van landpissebedden die aan een of andere predator ten prooi vallen. Vaak vindt men onder een steen of stuk hout potentiële roof- en prooidieren ogenschijnlijk broederlijk naast elkaar, waaronder Carabidae (loopkevers). Een vertegenwoordiger van het genus *Notiophilus* heb ik een keer een *T. pygmaeus* zien aanvallen. Ook veel hooiwagens (Opiliona), waarvan enkele soorten in het gebied heel talrijk zijn, prederen volgens literatuuropgaven op pissebedden (Hopkin 1991). Dit geldt echter met name voor een groep notoire pissebeddenjagers: de duizendpoten (Chilopoda). Een enkele keer is *Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758) betrapt met een pas verschalkte *P. scaber*. Verscheidene soorten duizendpoten komen in het gebied zeer algemeen voor. *Lithobius microps* Meinert, 1868 wordt opmerkelijk vaak in biotopen van *T. helveticus* en *H. mengii* gevonden. Te oordelen naar zijn kleine formaat zou deze duizendpoot in staat moeten zijn de gangetjes te bereiken waar deze pissebedden leven. *Lithobius microps* eet voornamelijk springstaarten

(Collembola), maar denkkelijk staan ook de kleine bodempissebedden op zijn menu en maakt hij jacht op hen 'als een wezel op een muis'.

Bij een flinke populatie *H. danicus* is de pseudo-scorpioen *Neobisium muscorum* (Leach, 1817) (Pseudoscorpiones: Neobisiidae) gevonden. Het is de enige plek in de Ooijpolder waar meerdere malen grotere aantallen van deze fraaie roofdierdierjes waargenomen zijn. Het zou dus goed kunnen dat *H. danicus* op deze plek een belangrijke prooi voor hen vormt.

Van spinnen is bekend dat ze pissebedden eten. Meerdere malen zag ik echter ook hoe een spin een *P. scaber* overviel maar het dier na een kort contact met rust liet. Voor veel spinnen zijn zij bepaald geen favoriete kost en naar mijn mening wordt hun aandeel als predator nogal eens overschat. Binnenshuis vindt men vaak ingesponnen lijkjes van *P. scaber* en *O. asellus* als maaltijdresten van de hooiwagenspin *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Arachnida: Pholcidae). Twee in Nederland voorkomende spinnensoorten van het geslacht *Dysdera* (Arachnida: Dysderidae) zijn gespecialiseerd in het vangen van (meest grotere) landpissebedden. Mijn onbekendheid met het uiterlijk van deze spinnen en hun nachtelijke levenswijze zijn misschien de redenen dat ik ze maar weinig gevonden heb. De enige mij bekende waarneming van *Dysdera crocota* C.L. Koch, 1838 in de directe omgeving ligt op ongeveer 10 km ten noorden van het gebied, bij een boerderij. *Dysdera erythrina* (Walckenaer, 1802) echter komt algemeen voor in het grind aan de oevers van kanaal 'Het Meer'.

Het foeragegedrag van merels leidt tot de conclusie dat zij belangrijke predatoren moeten zijn voor enkele soorten pissebedden die in bossen leven. Merels gedragen zich op bosbodems als felle 'bladomkeerders' die, op zoek naar prooi, met de snavel bladeren oppakken en opzij gooien. Het zou goed kunnen dat deze zichtjagers in bepaalde mate op kleur selecteren bij *P. muscorum*. De rode, minder contrastrijk gevlekte vorm van *P. muscorum* zal in bladstrooisel eerder aan de aandacht ontsnappen. Het kan verklaren dat deze rode kleurvariteit in de Ooij verhou-

dingsgewijs algemener lijkt voor te komen in bossen en struwelen. Bruine en roodbruine tinten vinden we ook bij andere soorten pissebedden die zich veelal ophouden in vochtig bosstrooisel: *H. riparius*, *T. albidus* en *T. pusillus*.

Saprofagen

Landpissebedden kunnen aan een ziekte bezwijken of bij een vervelling, die elke keer opnieuw een vermoeiende en riskante noodzaak is. Tijdens en na de broedtijd gaan veel vrouwtjes dood. Ze besteden gedurende de broedperiode alle reserves aan het groeiende broed, wat hen erg kwetsbaar maakt voor uitdroging, verdrinking en uitputting. De dode dieren worden door talloze ongewervelden gegeten. De belangrijkste aaseters vormen welzeker soortgenoten en naaste verwanten van het dode beest zelf (fig. 32). Pissebedden kunnen door het eten van dit aas, zoals boven al ter sprake kwam, naar alle waarschijnlijkheid met pathogene micro-organismen worden besmet. Mogelijk wordt de mate waarin een soort door deze ziekten wordt geplaagd grotendeels bepaald door de 'graagte' waarmee zij haar eigen soortgenoten eet. Daarnaast speelt natuurlijk de kans mee waarop een individueel dier een pissebedlijkje kan tegenkomen, en die kans is bij de sterker aggregerende soorten groter dan bij soorten die meer verspreid leven zoals *P. muscorum* of *T. rathkii*. Daardoor lijken *P. scaber* en *O. asellus* de belangrijkste aaseters in het gebied, terwijl zij tegelijkertijd het meest frequent door met name het gistachtig pathogeen worden geveld. Van de meer diffuus in het strooisel- en bodemmilieu levende Trichoniscidae zijn door de jaren heen maar weinig dode dieren gevonden. Zij zijn klein, worden daardoor tijdens veldwerk minder opgemerkt en ze worden na hun dood ook snel in de kringloop opgenomen. Alleen van *H. danicus*, bij uitstek een vertegenwoordiger van de Trichoniscidae die aggregereert, trof ik regelmatig lijkjes aan, deels aangevreten. Het gistachtige pathogeen kan zich op deze manier in bepaalde populaties *H. danicus* handhaven en plaatselijk een aanzienlijke tol eisen.

In grotere dode pissebedden krielt het vaak van

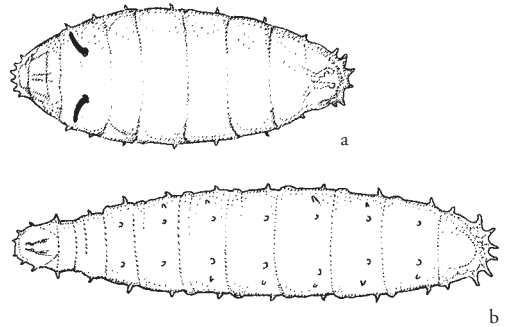


Figuur 33
Veel slakken eten ook graag aas. Hier een aantal grote Clausilia's (*Balea biplicata*) foeragerend op een dode *Oniscus asellus*. Foto Wiet Fliervoet.

Figure 33
Many species of snails are also scavengers. In this case some specimens of *Balea biplicata* are feeding on a dead woodlouse *Oniscus asellus*. Photo Wiet Fliervoet.

de nematoden en mijten. Een 'microkosmos' aan opruimbrigades slaat aan het werk. Een enkele keer ziet men mieren rondzeulen met een lichaamssegment. Een dode *O. asellus* bevatte 36 adulte en juveniele mijten (Acari). De mijtjes zaten in kop en epimeren in groepjes bij elkaar. Deze mijt is op meerdere lijkes gevonden, het is waarschijnlijk een polyfage saprofaag. Allerlei soorten slakken kan men op dode pissebedden zien foerageren (fig. 33). Een dode *O. asellus* vormde de kern van een 'nest' juveniele miljoenpoten (7 exemplaren *Choneiulus palmatus* (Nemec, 1895)), die in en om het lijke foerageerden.

In zo'n kadavertje worden ook geregeld vliegenmaden gevonden. Een *O. asellus* met daarin 10 maden is in een bakje met strooisel bewaard. De larven zijn volgroeid ongeveer 3 mm lang, wit en dorsoventraal afgeplat (fig. 34a). Ze grazen van binnenuit het dier leeg, kruipen in de afgeplatte epimeren, tot in de pootbases en rond de streek van de pleopoden. De volwassen maden kruipen naar buiten en zoeken elkaar op om te verpoppen (fig. 34b). In het strooisel vindt men de poppen dan in een los groepje bijeen. Ze verkleuren van wit naar vuilgeel naar lichtbruin. De poppen zijn



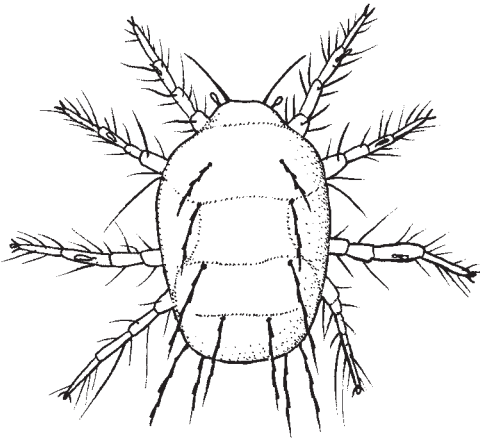
Figuur 34
Megaselia rufipes, verzameld uit een dode *Oniscus asellus*. a. pop, b. larve.

Figure 34
Megaselia rufipes, collected from a dead woodlouse *Oniscus asellus*. a. puparium, b. larva.

'pantoffelvormig', op de dorsale voorzijde staan twee zwarte prothorakaalhoortjes. De vliegjes die eruit te voorschijn komen horen tot de in ons land algemene soort *Megaselia rufipes* (Diptera, Phoridae) (Ferrari 1987). Ze staan bekend als polyfage saprofagen, voornamelijk levend in dode insecten. Zij schijnen echter ook facultatief endoparasitair te zijn. In totaal zijn Phoridae-maden (*Megaselia* spec.) in vijf kadavertjes van *O. asellus* gevonden.

De foretische mijt *Bakerdania elliptica*

Foresie komt bij veel mijten voor. Omdat ze zelf maar zeer kleine afstanden kunnen overbruggen, 'liften' ze met bepaalde dieren mee. Die relatie van 'liftgever' (ook wel 'carrier' genoemd) en mijt kan variëren van toevallig tot soortspecifiek foretisch. Het is nog niet zo lang bekend dat *Bakerdania elliptica* (Krczal, 1959) (Acari: Pygmephoridae) als foretische mijt geassocieerd is met landpissebedden. Colloff & Hopkin (1986, 1987) geven de resultaten van een eerste studie naar ecologie en gedrag van deze mijt in relatie tot *Oniscus asellus*, een uitgebreide nieuwe beschrijving van de morfologie van het vrouwtje en een eerste beschrijving van het zeldzame

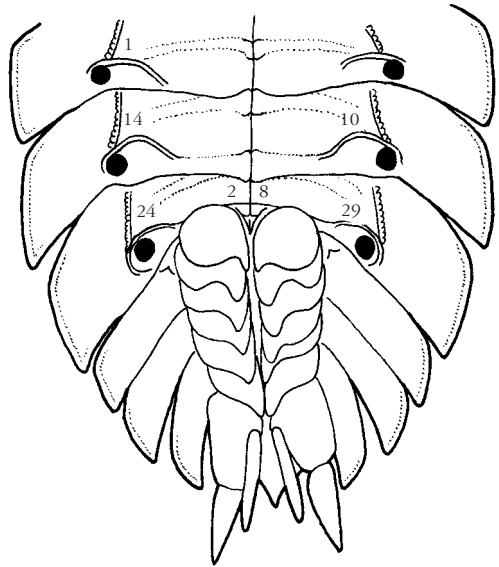


Figuur 35
Bakerdania elliptica, vrouwtje.
Figure 35
Bakerdania elliptica, female.

mannetje. In Nederland is tot nu toe aan dit fenomeen geen aandacht geschonken. In de Ooijpolder, maar ook in de stad Nijmegen, bleek *O. asellus* geregeld deze mijtjes met zich mee te dragen.

Vanaf december 1994 tot januari 1997 zijn in een populierenaanplant vrijwel maandelijks enkele tientallen exemplaren van *O. asellus* gevangen (zonder strooisel), die binnen een uur onder het binoculair zijn gecontroleerd op foretische mijten. Alle op *O. asellus* verzamelde mijten behoren, voor zover dat beoordeeld kon worden, tot dezelfde soort. De kenmerken komen overeen met de exemplaren die Colloff & Hopkin (1987) beschrijven als *Bakerdania elliptica*. De determinatie is bevestigd door de heer M. J. Colloff, op basis van enkele toegezonden exemplaren (schr. med. M.J. Colloff 1997).

De mijten zijn zo klein ($\pm 160 \mu\text{m}$) dat zij op de pissebed met het blote oog niet te vinden zijn. Ze zijn zwak gesclerotiseerd en de kleur is doorschijnend lichtbruinegel (fig. 35). Meestal zitten ze op het zesde of zevende sterniet, bij de pootbases (fig. 36). Ze vertonen geen enkele activiteit. Er zijn twee broeddragende vrouwtjes *O. asellus* gevangen met een mijtje. Alle verzamelde mijten zijn adulte vrouwtjes waarvan de meeste eitjes



Figuur 36
Ventraal aanzicht van *Oniscus asellus* met de plaatsen en totale aantallen gevonden mijten *Bakerdania elliptica*.
Figure 36
Ventral view of *Oniscus asellus* with the locations and the total numbers of mites *Bakerdania elliptica* found.

dragen, in het transparante abdomen zichtbaar als een troebele witte vlek.

Tabel 7 geeft een overzicht van de waarnemingen, die per maand zijn opgeteld. Van de 983 onderzochte pissebedden waren 56 dieren besmet, met 1 tot 5 mijten per dier. In totaal werden 88 mijten gevonden, die als volgt verdeeld waren (tussen haakjes: n = aantal carriers): 1 (42), 2 (6), 3 (2), 4 (2), 5 (4). Het gemiddelde aantal mijten per carrier bedraagt 1,63.

De resultaten in figuur 36 komen goed overeen met die van Colloff & Hopkin (1986). Het zijn precies de plaatsen waar de kwetsbare mijtjes niet het gevaar lopen beschadigd te worden door pootbewegingen van de pissebed zelf of bekneld te raken tussen pissebed en substraat. Colloff & Hopkin (1986) vermoeden (op grond van wat er tot nu toe over andere soorten van het genus *Bakerdania* bekend is) dat voedselgebrek forensie indiceert. De mijten zouden dan met hulp

	aantal <i>O. asellus</i>	aantal <i>O. asellus</i> met mijten	aantal mijten	% <i>O. asellus</i> met mijten	aantal mijten per carrier
januari	85	2	2	2,4	1,0
februari	-	-	-	-	-
maart	42	13	20	31,0	1,5
april	127	14	22	11,0	1,6
mei	89	2	2	2,2	1,0
juni	103	3	3	2,9	1,0
juli	46	0	0	0	0
augustus	39	1	1	2,6	1,0
september	63	0	0	0	0
oktober	124	2	3	1,6	1,5
november	112	4	12	3,6	3,0
december	153	13	23	8,5	1,8
totaal	983	54	88	5,2	1,67

Tabel 7

Waarnemingen van *Bakerdania elliptica*, foretisch op *Oniscus asellus* per maand.

Table 7

Records of the foretic mite *Bakerdania elliptica* on *Oniscus asellus* per month. Column 2: number of *O. asellus* examined, 3: number of *O. asellus* carrying one or more mites, 4: total number of mites found, 5: percentage of infested *O. asellus*, 6: number of mites per carrier.

van de pissebedden nieuwe voedselbronnen kunnen bereiken, voor de mijten zelf en/of voor hun nageslacht, in dit geval waarschijnlijk plaatsen met veel schimmels. In dit onderzoek werden alleen adulte vrouwtjes met eieren gevonden. Blijkbaar is foresie voor deze mijten vooral een middel om geschikte leefgebieden te bereiken voor hun nakomelingen.

Er lijkt zich een tendens voor te doen, waarbij zowel het aantal carriers als het gemiddelde aantal mijten per carrier in maart/april en november/december het hoogst zijn, terwijl in de andere maanden de mijten slechts een geringe neiging vertonen tot foretisch gedrag (tabel 7). Colloff & Hopkin (1986) vonden dit niet in de periode (van oktober tot januari) dat zij wekelijks *O. asellus* verzamelden ('No significant trends were observed in the percentage of each population of *O. asellus* which were infested with *Bakerdania elliptica*, or in the mean number of mites on the woodlice, over the 16-week sampling period', blz. 112-113). Wel vonden zij, voor de

betreffende proefperiode, vergelijkbare percentages van 6,1 tot 13,6% (gemiddeld 9,5%) voor vier verschillende bospercelen. Meer onderzoek kan duidelijk maken of deze seizoenseffecten werkelijk optreden.

De geschiktheid van landpissebedden in het algemeen en *O. asellus* in het bijzonder als carriers voor *B. elliptica* kan als volgt worden geresumeerd: 1) *O. asellus* is steeds zeer algemeen in velerlei bostypen, 2) de pissebedden zijn het hele jaar present, 3) ze leven in vochtige, vaak schimmelige biotopen, waar ze 4) overdag lange tijd inactief zijn, de minuscule mijten zo de mogelijkheid biedend op hen te klimmen en hun favoriete 'zitplaatsen' op te zoeken, 5) terwijl de pissebedden 's nachts juist zeer actief zijn en aanzienlijke afstanden kunnen afleggen, en 6) na die activiteitsperiode meestal een andere rustplaats uitkiezen dan de voorgaande dag. 7) *O. asellus* is een grote soort. De ventrale sculptuur is zo ingericht dat er genoeg plaatsen zijn, voor meerdere mijten, om veilig te kunnen worden vervoerd. Wanneer

voorzichtig wordt uitgegaan van zeven geschikte plaatsen op de carrier, elk met plek voor drie, kunnen 21 mijten worden vervoerd, terwijl het hoogste aantal gevonden mijten op één carrier vijf is. De gegevens van Colloff & Hopkin (1986) laten een stabilisatie zien bij rond de 50 mijten per pissebed (onder laboratoriumomstandigheden).

Andere soorten zoals *P. scaber* voldoen echter ook aan de bovengenoemde voorwaarden. Hoewel ik de mijten tot nu toe op deze soort niet heb aangetroffen, blijft het voorlopig onzeker of *B. elliptica* soortspecifiek foretisch is.

De relatie van *B. elliptica* met *O. asellus* opent perspectieven voor verder onderzoek, onder andere naar de manier waarop de mijt een geschikte carrier onderscheiden kan, hoe de mijt zich, eenmaal op de pissebed, weet te oriënteren, en welke rol *O. asellus* speelt in de levenscyclus van de mijt. Colloff & Hopkin (1986) geven hiervoor een aantal aanknopingspunten.

Mogelijk is de relatie pissebed/mijt nog hechter dan we denken, bijvoorbeeld doordat de mijten gespecialiseerd zijn in het eten van fungi die op de faeces van landpissebedden groeien. Inderdaad zijn tussen deze uitwerpselen, naast mijtensorten uit talloze andere families, meestal ook Pygmephoridae te vinden.

ECOLOGIE

In dit hoofdstuk komen factoren aan de orde die direct dan wel indirect het voorkomen en de verspreiding van landpissebedden beïnvloeden, op grote of op kleine schaal van ruimte en tijd. Naast de gestandaardiseerde formuliergegevens zijn losse veldwaarnemingen en aantekeningen verwerkt. De jaarlijkse dynamiek in de luchtvochtigheid van biotopen bepaalt hoofdzakelijk welke soorten zich kunnen vestigen. Die dynamiek op haar beurt wordt bepaald door een complex van aan elkaar gerelateerde factoren: bodemtype, waterhuishouding, (micro-)klimaat en temperatuur, hoogteligging en expositie ten opzichte van de zon. Deze factoren bepalen mede de aard van de vegetatie, en aldus de kwaliteit en samenstelling

van het voedsel en de beschikbare hoeveelheid. Omgekeerd heeft de vegetatie invloed op de luchtvochtigheid van microbiotopen, de beschaduwing, het voedselaanbod en de hoeveelheid dagrustplaatsen (strooisel, dood hout, holle stengels).

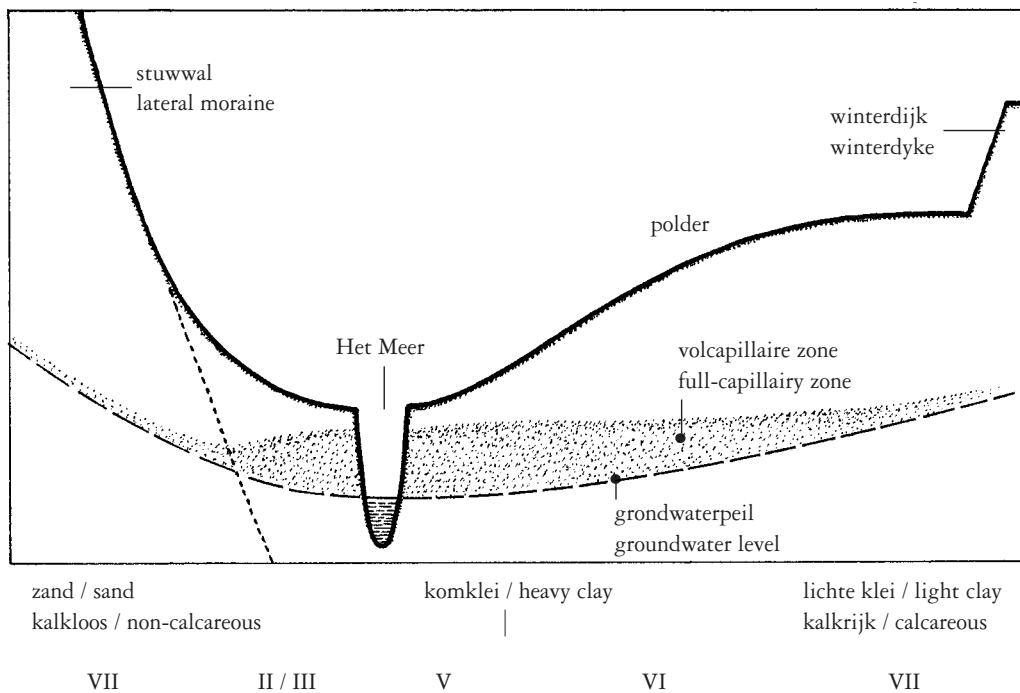
Wanneer verspreidingspatronen van landpissebedden vergeleken worden met bodem- of vegetatiekaarten, dient men er erg voor te waken om aan gevonden verbanden zonder meer een oorzakelijke betekenis toe te kennen. Doorgaans zijn die verbanden direct terug te voeren op fysische habitafactoren. Een goed voorbeeld uit de literatuur (Fussey 1984) is het voorkomen van *T. pusillus provisorius* in Engeland, dat sterk gecorreleerd is met kalkhoudende bodems en gesteenten in vergelijking met *T. pusillus pusillus*. De auteur suggereert dat deze associatie niet veroorzaakt wordt door het kalkgehalte zelf, maar door het sterker fluctuerende microklimaat op deze bodems en dan vooral door de gemiddeld hogere januari-temperaturen.

Voor *H. danicus* geldt vermoedelijk een dergelijke indirecte relatie. Zijn associatie in de Ooijpolder met lemigzandige bodems is bij de soortbespreking in deel I verklaard als een grotere warmtebehoefte van deze soort vergeleken met *H. mengii*, die ook voorkomt op zwaardere, in het voorjaar minder snel opwarmende kleigronden.

In de uiterwaarden treden de meest extreme situaties op, wat duidelijke gevolgen heeft voor de soortensamenstelling. De binnendijkse kleigronden zijn juist soortenrijk omdat de variaties in de omstandigheden die er heersen, binnen een jaar en van jaar tot jaar, relatief gering zijn. De dynamiek in deze gebieden wordt voornamelijk veroorzaakt door een normaal, jaarlijks verloop van het grondwaterpeil.

In de rivierkleigronden van de Ooijpolder zijn gradiënten aan te wijzen, niet alleen in de grondwaterstand, maar ook in de minerale samenstelling en in het kalkgehalte van de bodem.

Ofschoon deze factoren elk van een heel andere orde zijn, kunnen zij hier niet anders dan in hun samenhang behandeld worden. Figuur 37 geeft een dwarsdoorsnede van zuid naar noord, waarbij



Figuur 37

Geschematiseerde dwarsdoorsnede van het onderzoeksgebied van zuid (links) naar noord (rechts).

Figure 37

Schematised cross section of the surveyed area from the south (left) to the north (right).

die gradiënten zijn aangegeven. Overigens vertonen veel rivierkleigronden in ons land een vergelijkbare opbouw.

Grondwaterstand

Door een bepaald jaarlijks verloop van het grondwaterpeil, verschillen in hoogteligging en afwatering kunnen grondwatertrappen worden onderscheiden (tabel 8). Hoewel die indeling zeer grof is en in essentie ontwikkeld is als een karakterisering van de landbouwkundige kwaliteiten van een bodem, heb ik toch willen nagaan welke effecten die verschillende grondwaterstanden te zien geven op de presentie van landpissebedden, vooral natuurlijk omdat de factor water voor deze dieren zo belangrijk is. Eigenlijk is het evident ervan uit te gaan dat die verbanden zullen bestaan omdat landpissebedden, met name die soorten die in de

grond leven, net als landbouwgewassen reageren op hoeveelheden bodemlucht en bodemwater. Boven de grondwaterspiegel ligt de vol-capillaire zone die, door capillaire opstijging van grondwater, volledig met water doordrenkt is en waarin geen landpissebed lang leven kan. Nog hoger boven het grondwatervlak ligt de open-capillaire zone die capillair water in de fijnere holten bevat en bodemlucht in de wijdere gangen. Strikt genomen is dus niet het grondwaterpeil zélf alswel de bovengrens van de vol-capillaire zone de hier te hanteren maat, of beter nog -en biologisch correcter- het luchtvolume van de bodem. In fijnere capillairen kan het grondwater hoger stijgen dan in grovere. Daardoor ligt op zware kleigrond de bovengrens van de vol-capillaire zone aanzienlijk hoger (in de grootte-orde van 0,8 tot 2 m hoger, Kuipers (1956)) dan in zandgrond

grondwatertrap	Gt 2	Gt 3	Gt 5	Gt 6	Gt 6/7	Gt 7
GHG						
[cm beneden maaiveld]	-	<40	<40	40-80	30-50	>80
GLG						
[cm beneden maaiveld]	50-80	80-120	>120	>120	>120	>120

Tabel 8

Indeling in grondwatertrappen. Gt = grondwatertrap, GHG = gemiddeld hoogste grondwaterstand, GLG = gemiddeld laagste grondwaterstand (bron Stiboka 1975).

Table 8

Groundwater level types. Gt = groundwater level type, GHG = mean highest level, GLG = mean lowest level (source Stiboka 1975).

(fig. 37). Aangezien in de Ooijpolder de hoogteverschillen maximaal drie meter bedragen, zal de dikte van deze vol-capillaire zone van niet geringe invloed zijn (deel 1, fig. 2).

De factor temperatuur ten slotte kan direct (bodenvorst op komklei) of indirect (uitdroging van zandgrond) de effecten versterken.

Tabel 9 geeft een overzicht van de presentie per soort en per grondwatertrap. Voor deze berekeningen zijn de waarnemingen van de uiterwaarden, de rivierduinen en winterdijktaluds buiten beschouwing gelaten. De tabel geeft aldus voor elke soort de relatieve presentie per grondwatertrap, binnen drie landschapstypen: binnendijkse kleigronden en overgangen naar de kommen, het komkleigebied, de stuwwal. Gt 2 en Gt 3 zijn samengevoegd. Zij omvatten samen met een deel van Gt 5 het komkleigebied. Omdat een Gt 7 in de polder een heel andere waterhuishouding behelst dan een Gt 7 op de stuwwal wordt in de tabel een onderverdeling gehanteerd in: binnendijkse kleigronden met Gt 6/7 + Gt7 en stuwwalgronden met Gt 7.

De grondwaterstand is voor een deel gekoppeld aan de bodemsamenstelling. De lichtste gronden liggen hoger en de zwaarste kleigronden, door inklinking, lager. *Porcellio scaber* bijvoorbeeld is meer een soort van zandgronden, *T. helveticus* een van de meest typische 'kleisoorten'.

De sterk aan antropogene biotopen gebonden *P. pruinosus*, *P. spinicornis* en ook *A. vulgare* lijken niet afhankelijk van een bepaalde ondergrond.

Het hoge percentage *P. pruinosus* op de komklei komt voor rekening van een grote populatie bij een tuincentrum (deel 1, fig. 69). Opvallend genoeg is *A. vulgare* toch nog in 10% van de hectometerhokken met Gt 2+3 present, terwijl deze soort als droogteminnend bekend staat. De soorten *L. hypnorum*, *P. muscorum*, *T. pusillus*, *O. asellus*, *T. rathkii*, *P. scaber*, *A. vulgare* en *H. riparius* kunnen leven op plaatsen waar 's winters hoge grondwaterstanden optreden. *Ligidium hypnorum* preferereert deze zelfs (99%), terwijl *P. muscorum*, *T. pusillus*, *O. asellus* en *T. rathkii* tamelijk indifferent reageren. *Porcellio scaber* zit liever wat droger.

Het is moeilijk te zeggen of *H. riparius* algemener is op de beter ontwaterde bodemtypen doordat zijn verspreiding in de komkleigebieden nog niet is voltooid, of dat hij kalkminnend is en daarom de kalkarme komklei mijdt. Dat laatste is mogelijk het geval, zoals hieronder naar voren komt. De bodembewonende landpissebedden ontbreken bij Gt 2/3. Via hogergelegen wegbermen kunnen zij sporadisch dit gebied binnendringen. De twee *Haplophthalmus*-soorten lijken, ten opzichte van *T. helveticus*, de beter ontwaterde grondsoorten met een hogere zandfractie te prefereren. Het hoge percentage *P. hoffmannseggii* bij Gt 5 is veroorzaakt door gericht zoeken op de grens van komklei en hogere gronden (deel 1, fig. 58).

	Grondwatertrappen				
	Gt 2+3	Gt 5	Gt 6	Gt 6/7+7	Gt 7
<i>L. hypnorum</i>	99	70	67	65	2
<i>H. danicus</i>	0	2	4	9	10
<i>H. mengii</i>	7	35	32	52	2
<i>H. riparius</i>	6	23	13	11	0
<i>M. leydigii</i>	0	1	2	7	0
<i>T. helveticus</i>	4	44	63	61	0
<i>T. albidus</i>	0	3	4	10	0
<i>T. pusillus</i>	90	90	92	94	73
<i>T. pygmaeus</i>	0	1	1	1	0
<i>O. asellus</i>	40	54	43	52	98
<i>P. muscorum</i>	90	94	89	94	81
<i>P. hoffmannseggii</i>	3	21	6	12	2
<i>A. vulgare</i>	10	7	10	26	2
<i>P. scaber</i>	13	29	23	29	93
<i>P. spinicornis</i>	1	1	0	0	2
<i>P. pruinosis</i>	7	1	0	0	1
<i>T. rathkii</i>	37	41	42	42	1

Tabel 9

Het voorkomen van landpissebedden in relatie tot de grondwaterstand. Het aantal hectarehokken is per grondwatertrap gesteld op 100% (aantal geïnventariseerde hectarehokken per grondwatertrap: Gt 2+3 = 70 ha, Gt 5 = 150 ha, Gt 6 = 534 ha Gt 6/7+7 = 223 ha Gt 7 = 127 ha).

Table 9

The occurrence of isopod species per type of groundwater level. The number of hectares for each level has been regarded 100% (number of hectares per type of groundwater level: Gt 2+3 = 70 ha, Gt 5 = 150 ha, Gt 6 = 534 ha, Gt 6/7+7 = 223 ha, Gt 7 = 127 ha).

Kalk

Landpissebedden hebben calcium nodig voor de opbouw van hun exoskelet, dat voornamelijk bestaat uit chitine, arthropodine en calciumcarbonaat. De primitievere Ligiidae en Trichoniscidae zijn minder sterk gesclerotiseerd dan vertegenwoordigers van onder meer de Porcellionidae en Armadillidiidae. Meestal gaat men ervan uit dat kalkhoudende bodems een rijkere Oniscidenfauna herbergen dan kalkloze en zure bodems, en dat de sterker bepantserde soorten meer kalkminnend zijn. Dit lijkt vanzelfsprekend en is aan de hand van waarnemingen bevestigd, maar er zijn tot nu toe slechts weinig directe verbanden gelegd. Bovendien komen enkele soorten met een tamelijk fors kalkskelet, zoals *P. scaber* en *O. asellus*, ook nog voor op vrij zure bodems.

De Ooijpolder bestaat uit kleigronden met verschillende kalkgehaltes. De ontkalkte, oude komgronden in het zuiden liggen echter grotendeels lager en hebben een ander grondwaterverloop dan de kalkrijkere hoger gelegen ruggen (fig. 37). Een kalkrijke grond heeft, vergeleken met een kalkloze, bovendien een luchtigere structuur, een groter waterbergend vermogen en een bredere open-capillaire zone. Hierdoor is het leggen van een direct verband niet zonder meer mogelijk. Om de gecombineerde effecten van waterstand en kalkgehalte te minimaliseren zijn in de polder vier gebieden onderscheiden (tussen haakjes: aantal bezochte hectarehokken): kalkrijk west (523), kalkrijk oost (130), kalkloos west (175) en kalkloos oost (169). De stuwwal is buiten beschouwing gelaten. De verwachting is dat in het oostelijk

	A west (n=523)	C west (n=175)	A oost (n=130)	C oost (n=169)	A west / C west	A oost / C oost
L. hypnorum	67	83	57	66	0,8	0,9
P. muscorum	98	90	88	82	1,1	1,1
T. pusillus	93	88	86	94	1,1	0,9
O. asellus	50	43	40	38	1,2	1,1
T. rathkii	43	44	45	29	1,0	1,6
P. scaber	33	11	19	17	3,0	1,1
H. riparius	18	12	20	2	1,5	10,0
A. vulgare	14	10	9	15	1,4	0,6
H. mengii	45	19	48	49	2,4	1,0
T. helveticus	63	35	63	64	1,8	1,0

Tabel 10

Het voorkomen van landpissebedden in relatie tot het kalkgehalte van de bodem. Het aantal hectarehokken is per deelgebied gesteld op 100%. A = kalkrijk, C = kalkloos. De twee kolommen rechts geven de verhouding in het voorkomen tussen kalkrijk en kalkloos.

Table 10

The occurrence of isopod species compared to the amount of calciumcarbonate in the soil. The number of hectares per area = 100%. A = rich of chalk, C = poor of chalk. On the right the fraction A/C is given.

deel de 'echte' invloed van het bodemkalkgehalte beter zichtbaar wordt omdat daar minder grote verschillen in de grondwaterstanden optreden. In tabel 10 staan voor elk van de vier gebieden de presentiepercentages voor de tien algemeenste soorten. In de twee kolommen rechts is per soort de verhouding in de presentie weergegeven tussen kalkrijk en kalkloos, zodat de presentie binnen de twee gebieden onderling vergeleken kan worden. De resultaten zijn, zoals gezegd, niet betrouwbaar te interpreteren. *Ligidium hypnorum*, *P. muscorum*, *T. pusillus* en *O. asellus* lijken niet te reageren op het bodemkalkgehalte.

Trichoniscoides helveticus en *H. mengii* zijn in het westen vaker op kalkrijke bodem gevonden. Dit effect wordt zeer waarschijnlijk niet door het kalkgehalte zelf maar voornamelijk door de grondwaterstand veroorzaakt: in het oostelijke gebied zijn geen verschillen merkbaar.

In de kalkloze gebieden komt *H. riparius* bijna alleen voor aan kanaal Het Meer, waarvan de oevers overigens grotendeels met kalkrijk grind en puin zijn versterkt. Het zou kunnen dat hij dit gebied nog niet heeft gekoloniseerd, maar

vermoedelijk is *H. riparius* toch in bepaalde mate kalkminnend (zie ook soortbespreking).

Armadillidium vulgare, die in de literatuur steeds als een kalkminnende soort wordt getypeerd, geeft nauwelijks een positief verband te zien. Op de schaal van microbiotopen echter blijkt hij wel degelijk kalkminnend. In de kalkloze gebieden wordt *A. vulgare* vaak gevonden bij puinhopen, gemetselde bruggetjes, duikers en aan kanaal Het Meer (fig. 38).

Porcellio scaber is in het westen drie keer zo vaak op kalkrijke grond gevonden, maar dit is waarschijnlijk weer een gevolg van zijn preferentie voor beter ontwaterde en zandhoudende grondsoorten, in het oosten is geen effect te zien.

Trachelipus rathkii daarentegen is in het oosten vaker op kalkrijke grond present. Wellicht is deze soort licht kalkminnend. Het zou kunnen dat dit één van de redenen is waarom op goed ontwaterde, kalkarme bodems *T. rathkii* zich moeilijker weet te handhaven tegenover *P. scaber* en *O. asellus*, die in dit opzicht opportunisten zijn. In het hoofdstuk Interspecifieke concurrentie wordt verder ingegaan op de relatie *T. rathkii* met *P. scaber* en *O. asellus*.



Figuur 38
Een hoop puin in een greppel vormt een soortenrijk micro-milieu voor pissebedden. Ondanks de natte omstandigheden op zware komkleigronden is *Armadillidium vulgare* er meestal te vinden.

Figure 38
A pile of rubble in a ditch is a microhabitat rich in woodlouse species. Despite the wet conditions of the soils on heavy clay, *Armadillidium vulgare* regularly was found here.

Temperatuur, microklimaat en weer

De levensprocessen van ongewervelde dieren zijn sterk temperatuurafhankelijk. Dat geldt voor landpissebedden in het bijzonder vanwege de samenhang die per definitie bestaat tussen temperatuur en relatieve luchtvochtigheid. Het zal daarom niet verrassen dat weersomstandigheden en variaties in het microklimaat ook een belangrijke invloed kunnen hebben op de ruimtelijke verdeling van deze dieren over het landschap, al is het niet altijd even duidelijk of de temperatuur of de vochtigheid hoofdvantwoordelijk is voor gevonden verschillen. De eigenschappen van de bodem spelen ook hier weer een grote rol. Landpissebedden verdragen temperaturen onder het vriespunt uitermate slecht. Bij *P. scaber* zijn seizoensgebonden fysiologische aanpassingen gevonden: in de lichaamcellen worden antivriestoffen geaccumuleerd, die in december de hoogste concentraties bereiken (Tanaka & Udagawa 1993). Desondanks is voor deze soort een temperatuur van $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ lethaal. De belangrijkste manier voor landpissebedden om een periode van vorst te doorstaan is 's winters te migreren naar diepere bodemlagen, grote volumes dood hout, enzovoort. Het is waarschijnlijk dat niet alle soorten in gelijke mate tolerant zijn voor lage

temperaturen, waardoor er verschuivingen kunnen optreden in de populatiedichtheden en in de soortensamenstelling. Mogelijk zijn de 'continentale' soorten *L. hypnorum* en *T. rathkii* op de komklei zo algemeen omdat zij beter bestand zijn tegen lage temperaturen dan *T. helveticus* en *H. mengii*.

Doorgaans zijn de in ons klimaat warmteminnende soorten ook beter bestand tegen droge omstandigheden. De beste voorbeelden vormen wel de soorten die sterk aan antropogene (gemiddeld warmere) biotopen gebonden zijn: *P. pruinosus* en *P. spinicornis*. Zij lijken minder resistent te zijn tegen temperaturen onder het vriespunt. In spouwmuren, kelders en gebouwen kunnen ze overwinteren. Hogere temperaturen in voorjaar en zomer leiden zeker tot een beter broedsucces, vooral omdat de vrouwtjes een groter formaat bereiken waardoor zij ook een groter broedsel kunnen produceren.

Enkele soorten die niet uitsluitend aan synantropische biotopen gebonden zijn tonen een voorkeur voor de warmere zuidhellingen van dijken, zoals *A. vulgare* en *P. hoffmannseggii*. Omgekeerd prefereren *L. hypnorum* en *P. muscorum* juist de noordhellingen.

Jaarlijkse variaties in temperatuurverloop en neer-

slaghoeveelheden kunnen niet te verwaarlozen gevolgen hebben voor de absolute aantallen en de onderlinge verhoudingen waarin de soorten optreden. *Ligidium hypnorum* boekte aanzienlijk terreinwinst tijdens de natte zomer van 1993.

Door de gunstige groeiomstandigheden van de in dat jaar geboren jongen werd eerder de geslachtsrijpe leeftijd bereikt waardoor vervolgens in 1994 de broedperiode vroeg kon worden ingezet. Maar in het droge seizoen van 1995 leek het areaal weer geslonken ten gunste van de meer droogteresistente soorten.

In een door akker- en graslanden omringd populierenbos dat regelmatig onderzocht is hebben zich in verbazingwekkend korte tijd vergelijkbare verschuivingen gemanifesteerd. Van de twaalf soorten zijn *P. scaber* en *O. asellus* er het rijkst. In 1993 was *P. scaber* uitgesproken dominant ten opzichte van *O. asellus* (zie ook de soortbesprekingen deel 1). In de droge zomer van 1995 domineerde *A. vulgare*.

De langdurige vorstperioden in de winters van 1995-1996 en van 1996-1997 hebben in de polder ook hun tol geëist onder de bodembewonende soorten. In 1996 en 1997 waren soorten als *T. helveticus* en *H. mengii* lastiger te vinden dan in de periode ervoor.

Voedsel

Landpissebedden zijn voor hun voedselvoorziening niet gebonden aan het voorkomen van waardplanten of bepaalde prooidieren. Ze eten zeer uiteenlopende vormen van voornamelijk dood plantaardig (en ook wel dierlijk) materiaal. Incidenteel zijn zij predatoren (Edney et al. 1974).

In een stadstuin heb ik *P. scaber* op onder andere de volgende voedselbronnen zien foerageren: broodkruimels, vers spinazieblad, het slijm van een slakken spoor, algen op een steen, krantenpapier, de vrucht van een paardekastanje, aardbeien, abrikozen, groen blad van *Narcissus* en *Allium* en aardappelschillen.

Landpissebedden geven de voorkeur aan stikstofrijke plantaardige stoffen (Gunnarson 1987).

Sommige soorten spelen een belangrijke rol in het decompositieproces. De oorzaak van het vrijwel

ontbreken van vertegenwoordigers van deze diergroep in beukenbossen wordt gezocht in de lage pH, de taaiheid en het lage stikstofgehalte van het beukenstrooisel (Beijer 1964) en de hoge concentraties aan phenolen en tanninen.

In de Ooij komen de voorkeuren voor voedselrijke plaatsen tot uiting. In voedselarm beukenbos op de stuwwal komen inderdaad vrijwel uitsluitend *O. asellus* en *P. scaber* voor, maar deze bossen zijn om te beginnen al voor de meeste andere soorten te droog. Toch zijn ook in de vochtige oeverzone van relatief voedselarme beekjes aan de voet van de stuwwal de dichtheden van de karakteristieke soorten opmerkelijk laag. Anderzijds kunnen in een voedselrijke populierenaanplant met een floristisch oninteressante, monotone ondergroei van brandnetel (*Urtica dioica*), hondsdrif (*Glechoma hederacea*) en vlier (*Sambucus nigra*) tot 12 soorten landpissebedden gevonden worden en in enorme aantallen (fig. 21).

Een grote soortenrijkdom en hoge dichtheden zijn gevonden bij een sloot grenzend aan een laagstamboomgaard. Aan deze voedselrijke slootkant leven onder andere vier bodembewoners: *T. helveticus*, *T. albidus*, *H. mengii* en *H. danicus*. In totaal zijn hier 10 soorten gevonden, waaronder *A. vulgare*.

Opmerkingen

Het voorkomen en de verspreiding van landpissebedden wordt voor een aanzienlijk deel bepaald door de hydrologie van de bodem. De omgevingstemperatuur speelt mee omdat die deels de relatieve luchtvochtigheid bepaalt. In autecologische termen betekent het dat elke soort bepaalde tolerantiegrenzen heeft voor temperatuur en (lucht-)vochtigheid. De ruimtelijke verdeling van de dieren over het landschap wordt aldus voor het belangrijkste deel ingegeven door die soortspecifieke fysiologie. In feite is op basis van deze eenvoudige visie de ecologie, het gedrag en de verspreiding van landpissebedden en van de afzonderlijke soorten voor een belangrijk deel te verklaren.

Het bodemtype en het kalkgehalte van de bodem spelen hierin mee, al blijven deze gegevens veelal

te anekdotisch. Ook blijkt dat de voedselrijkdom van invloed is. Bij een toenemend voedselaanbod kan niet alleen de dichtheid per soort toenemen, maar ook het aantal soorten. Dit betekent echter niet a priori dat er een direct verband bestaat.

Deels of vooral zal de structuur van de vegetatie bepalend zijn: op voedselrijke plaatsen wordt een grote plantaardige massa geproduceerd, met veel schuilmogelijkheden. Een rijke verticale structuur geeft per oppervlakte-eenheid een grote verscheidenheid aan micromilieus. Ook beneden het maaiveld zal een rijke verticale structuur leiden tot meer soorten en hogere dichtheden. Op kalkrijke, vochtige, goed ontwaterde en niet te zware kleigronden komen daarom de meeste soorten voor, met name aan voedselrijke bosranden en ruig begroeiende oevers.

Een belangrijke algemene conclusie is dat de samenstelling van de pissebedfauna op een zekere plaats een afspiegeling vormt van de actuele biotoopfactoren, maar voor een aanzienlijk deel ook van die in de voorafgaande jaren. Vooral de invloed van droge zomers en koude, natte winters blijft lang merkbaar. Allerlei grootheden (zoals dichtheid, percentage juvenielen en broedperiode) van een soort in een bepaald biotoop op een bepaald tijdstip zijn, met andere woorden, mede bepaald door de geschiedenis die de populatie heeft doorgemaakt. Als een langetermijngeheugen is die geschiedenis in elke populatie verankerd.

INTERSPECIFIEKE CONCURRENTIE

In het algemeen zal concurrentie tussen nauwverwante soorten zelden leiden tot het verdwijnen van een soort. Daarom is deze inventarisatie geen geschikt middel om vat te krijgen op dergelijke dichtheidsafhankelijke processen, die zich bovendien op een veel kleinere schaal afspelen dan een hectare. Toch is een aantal interessante aanwijzingen uit de gegevens te distilleren, die een basis zouden kunnen vormen voor verdere studies over dit onderwerp.

Bij landpissebedden blijkt telkens weer dat abiotische habitatfactoren een oppermachtige invloed uitoefenen op hun gedrag en ecologie, waardoor

het idee kan ontstaan dat interspecifieke concurrentie nauwelijks een rol speelt. Voedsel bijvoorbeeld is, voor de Nederlandse situatie, zelden een schaars goed. Ze zijn in dit opzicht bijzonder opportunistisch en leven meestal letterlijk in hun voedsel. Een groter voedselaanbod betekent, zoals al ter sprake kwam, doorgaans ook een meer gevarieerde verticale vegetatiestructuur, met per oppervlak meer microbiotopen, zodat het aantal soorten navenant kan toenemen.

Ook komen in ons land relatief weinig soorten voor. Veel van hen kunnen nauwelijks met elkaar interfereren omdat ze in verschillende biotopen leven. Omgekeerd leven sommige soorten misschien wel in verschillende biotopen doordat zij elkaar beconcurreren. In dit verband is vooral de positie van *Trachelipus rathkii* interessant. De mate waarin twee soorten in hun verspreiding overeenkomen is uitgedrukt in een similariteitsquotiënt. $S = 2x$ (het aantal hectarehokken waar beide soorten voorkomen) gedeeld door (het aantal hectarehokken waar soort 1 voorkomt + het aantal hectarehokken waar soort 2 voorkomt) (Van Veen & Zeegers 1993). Deze waarde wordt gebruikt in onderstaande bespreking van een aantal soortkoppels.

Haplophthalmus mengii en *H. danicus*

De twee soorten van het geslacht *Haplophthalmus* sluiten elkaar meestal uit als gevolg van verschillende biotoopvoorkeuren (fig. 5, $S=0,11$).

Haplophthalmus mengii leeft, bijvoorbeeld in bossen, onder dood hout, in bodem en strooisel. Op de weinige plaatsen waar beide soorten in de Ooijpolder samen voorkomen, wordt *H. danicus* vrijwel alleen onder stukken hout gevonden, en *H. mengii* in strooisel en bodem. Mogelijk verdringt *H. danicus*, vanwege zijn grotere formaat en massale optreden, in deze omstandigheden *H. mengii* naar de bodem.

Ligidium hypnorum en *Philoscia muscorum*

Voor de twee 'renners' *L. hypnorum* en *P. muscorum*, die qua habitus, formaat en gedrag overeenkomsten vertonen, kan eenzelfde vergelijking gemaakt worden als voor *O. asellus* / *P. scaber*. Alle

twee stellen net andere eisen aan de vochtigheid van het micromilieu, waarbij *L. hypnorum* op de natste plekken leeft, *P. muscorum* op de drogere. In grazige vegetaties zit de laatste veelal hoger in de zode, en aan greppelkanten en dijken is hij hogerop nog te vinden, terwijl *L. hypnorum* in de oevervegetatiezone domineert. De microbiotopen van deze twee soorten overlappen elkaar niet volledig, ondanks een sterke clustering op hectareschaal ($S=0,74$; fig. 3, 5, 6). Harding & Sutton (1985) trekken gelijksoortige conclusies. De soorten lijken elkaar soms uit te sluiten, niet als gevolg van concurrentie, maar van hun individuele toleranties.

Hyloniscus riparius en Trichoniscus pusillus

De relatie tussen *H. riparius* en *T. pusillus* blijft onduidelijk. Onder bepaalde omstandigheden lijkt sprake van concurrentie. Op een vijftal binnendijkse locaties met veel dood hout en/of puin komt *H. riparius* in hoge dichtheden voor en is *T. pusillus* vrijwel verdwenen. Aan een paar greppelkanten binnendijks is *T. pusillus* talrijk, maar kan van *H. riparius* slechts een enkel exemplaar gevonden worden. Ook de clusterdiagrammen van het binnendijks gebied en de komklei (fig. 5, 6) wijzen erop dat deze soorten, hoewel zij in vergelijkbare microbiotopen voorkomen, nauwelijks bij elkaar leven.

Porcellio scaber en Oniscus asellus

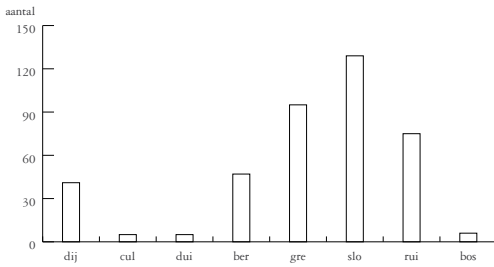
Twee soorten die in het gebied heel vergelijkbaar zijn voor wat betreft formaat, habitus, gedrag en verspreiding zijn *P. scaber* en *O. asellus*. Ze komen vaak voor in hetzelfde biotoop en in elkaars gezelschap ($S=0,72$, fig. 4, 5, 7). In micromilieus neemt *P. scaber*, zoals eerder gezegd, de drogere, *O. asellus* de gemiddeld iets vochtigere plekjes voor zijn rekening, zodat er nooit sprake is van een volledige overlapping van hun leefgebieden. In een dode, overeindstaande wilg bijvoorbeeld, zit de eerste soort tot meters hoog achter stukken schors, de tweede lager, aan de voet van de stam en onder afgebroken takken en stukken schors die in het strooisel liggen. Bij wijzigende weersomstandigheden treden er verschuivingen op. In de verschillende biotopen domineert, afhankelijk van

de vochtigheidsgraad, de een dan wel de ander. In ruimte en tijd vullen de twee soorten elkaar aan, zou men kunnen zeggen.

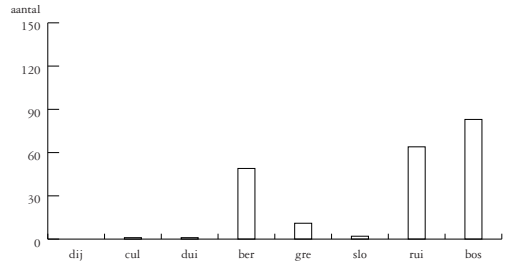
Toch is er in bepaalde gevallen duidelijk sprake van competitie tussen de twee. In de nazomer van 1993 bereikte *P. scaber* in een populierenaanplant zulke enorme dichtheden dat *O. asellus* voornamelijk naar aangrenzende greppels en rottende afvalhopen -de meest vochtige microbiotopen- verdrongen was, terwijl in andere jaren een meer evenredige verdeling van de twee soorten over het bos bestond. Inter- en intraspecifieke concurrentie om overwinteringsplaatsen speelt zeker een rol, getuige de vondsten van groepen doodgevroren dieren in de lente.

Trachelipus rathkii

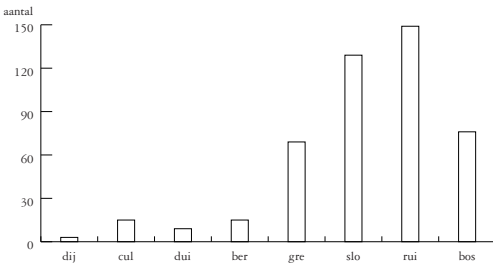
De habitus, het formaat en gedrag van *T. rathkii* heeft veel gemeen met *P. scaber* en *O. asellus*, maar het verspreidingspatroon van *T. rathkii* is duidelijk anders. Het vermoeden bestaat dat de verspreiding van *T. rathkii* vrij sterk bepaald en beperkt wordt door concurrentie met deze twee soorten. *Trachelipus rathkii* komt voor in de uiterwaarden, binnendijks en op de komklei, *P. scaber* en *O. asellus* leven binnendijks, op de komkleigronden en op de stuwwal (deel 1, fig 50, 63 en 72). Het meest valt op dat *T. rathkii* binnendijks vooral in het open veld leeft (fig. 39), terwijl hij in de uiterwaarden algemeen in ruigten en bossen voorkomt (fig. 40). Ook bij de eerder besproken clusterdiagrammen (fig. 3-6) blijkt dat *T. rathkii* in de verschillende landschapstypen steeds met andere soorten samen voorkomt. De figuren 41 en 42 geven de waarnemingen van *O. asellus* en *P. scaber* in de binnendijkse biotopen. Hun verdeling is vrijwel identiek. Binnendijks, dus waar alle drie de soorten voorkomen, geeft *T. rathkii* (fig. 39) een nagenoeg complementair beeld te zien. Figuur 43 geeft een samenvatting van de relaties tussen deze drie soorten. Hierin is ook gekeken naar de hectarehokken waarin *T. rathkii* samen met beide andere soorten voorkomt (*P. scaber* en *O. asellus*), en waar *T. rathkii* samen met één van de twee andere soorten voorkomt (*P. scaber* of *O. asellus*).



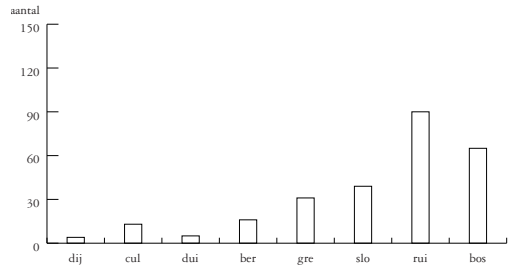
Figuur 39
Biotopen van *Trachelipus rathkii* binnendijks.
Figure 39
Second order habitats of *Trachelipus rathkii* in the polder.



Figuur 40
Biotopen van *Trachelipus rathkii* buitendijks.
Figure 40
Second order habitats of *Trachelipus rathkii* in the river foreland.



Figuur 41
Biotopen van *Oniscus asellus* binnendijks.
Figure 41
Second order habitats of *Oniscus asellus* in the polder.

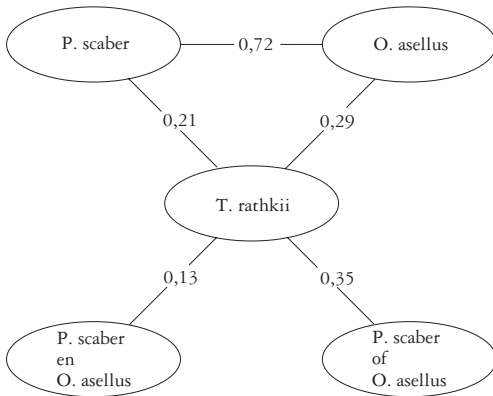


Figuur 42
Biotopen van *Porcellio scaber* binnendijks.
Figure 42
Second order habitats of *Porcellio scaber* in the polder.

Vermoedelijk heeft *T. rathkii* niet zozeer 'van nature' een voorkeur voor open terrein, maar kan hij er leven. Een van de aanwijzingen dat concurrentie een rol speelt is dat in kleinere bosjes vaak óf *T. rathkii* gevonden wordt óf *P. scaber* en *O. asellus*. Het is denkbaar dat in grotere bossen binnendijks en op de stuwwal *O. asellus* en *P. scaber* zozeer domineren dat ze de gelederen voor *T. rathkii* gesloten houden, waardoor diens potentiële verspreiding beperkt blijft tot de open gebieden en tot de periferieën van zulke bossen. Door zijn opportunistische aard kan hij de 'niche' van een ontbrekende soort opvullen. *Trachelipus rathkii* beschikt over een efficiënt ademhalingssysteem. Hij is in het onderzoeksgebied de enige soort met vijf in plaats van twee paar pseudotracheëen. Hij is daardoor bestand tegen inundatie

en kan de uiterwaarden koloniseren. Doordat hij lange regenperiodes verdraagt kan hij ook overleven in de open binnendijkse gebieden. Vanwege zijn tolerantie voor uitdroging en lage temperaturen kunnen biotopen met een hoge dynamiek en weinig schuilplaatsen (bijv. zandige wegbermen) permanent worden bezet.

Wellicht wordt de concurrentiepositie van *T. rathkii* mede ondermijnd doordat hij iets meer kalkminnend lijkt te zijn dan de in dit opzicht zeer opportunistisch reagerende *P. scaber* en *O. asellus*. Op kalkloze, goed ontwaterde bodems zijn de laatste twee daardoor vermoedelijk in het voordeel. Mogelijk kan *T. rathkii* zich daarom op de kalkrijke steenfabrieksterreinen beter handhaven (fig. 4). De verspreiding van *T. rathkii* in de Ooij kan samenvattend heel goed verklaard worden als we



Figuur 43
De relaties tussen *Trachelipus rathkii*, *Porcellio scaber* en *Oniscus asellus*. Ook is de similariteit gegeven voor de hectarehokken waar beide soorten voorkomen (*P. scaber* en *O. asellus*) en de hokken waar een van de twee soorten voorkomt (*P. scaber* of *O. asellus*).

Figure 43
The relationships between *Trachelipus rathkii*, *Porcellio scaber* and *Oniscus asellus*. Also the similarity is given for hectometer squares where both species occur (*P. scaber* and/en *O. asellus*) and where one of the species occurs (*P. scaber* or/of *O. asellus*).

ervan uitgaan dat hij niet alleen uitzonderlijk eurytoop is, maar bovendien over een heel geringe concurrentiekracht beschikt, met *P. scaber* en *O. asellus* als zijn aartsrivalen.

De dieperliggende oorzaken van de onverdraagzame relatie tussen *P. scaber* en *O. asellus* enerzijds en *T. rathkii* anderzijds worden naar mijn overtuiging volstrekt helder als we de geschiedenis en de herkomst van deze soorten bezien (zie Zoögeografie). *Porcellio scaber* en *O. asellus* zijn Nederland postglaciaal binnengedrongen, maar ongetwijfeld zijn zij ook reeds preglaciaal over een groot deel van West-Europa verspreid geweest, zoals enkele fossiele vondsten suggereren (Vandel 1962). Ze zijn beide van West-Atlantische origine, leven al zeer lange tijd in elkaars nabijheid en zijn als het ware perfect op elkaar ingespeeld. *Trachelipus rathkii* daarentegen is postglaciaal veel later en bovendien vanuit het zuidoosten naar West-Europa getrokken, waarbij hij op zeker



Figuur 44
In de uiterwaarden komt *Trachelipus rathkii* zowel voor in bossen als in graslanden. Achter de winterdyk liggen de bossen van de Groenlanden, het domein van *P. scaber* en *O. asellus*.

Figure 44
In the river foreland *Trachelipus rathkii* is found in woodlands as well as in grasslands. Behind the winterdyke the woodlands of the Groenlanden can be seen, where *P. scaber* and *O. asellus* dominate.

moment *O. asellus* en *P. scaber* moet hebben ontmoet. Omdat de ecologie van *T. rathkii* veel lijkt op die van *O. asellus* en *P. scaber* sámen, kon *T. rathkii* alleen verder doordringen en zich vestigen op die plaatsen die niet door dat duo gedomineerd werden: in de Ooijpolder bezet *T. rathkii* voornamelijk 'tweederangs'-biotopen. Dit verklaart ook waarom de literatuuropgaven met betrekking tot het biotoop van *T. rathkii* zozeer uiteenlopen. De resultaten van Beijer (1964) voor Midden-Duitsland wijzen in dezelfde richting. Deze auteur geeft daarnaast in zijn artikel één voorbeeld (blz. 380) van 'vermoedelijk wederzijdse verdringing', en wel van de twee *Trachelipus*-soorten *T. rathkii* en *T. ratzeburgii*, waarbij de eerste soort op bepaalde plaatsen het onderspit lijkt te delven. Op blz. 359 merkt Beijer over *T. rathkii* op: 'Zijn ontbreken in minder vochtige bosgezelschappen behoeft nader onderzoek'. In Europa zijn van zuid naar noord en van west naar oost *O. asellus* en *P. scaber* steeds meer aangevoerd op strikt antropogene biotopen en komen zij steeds minder voor in bossen. Deze situatie doet zich voor in Oostenrijk. Het zou goed

kunnen verklaren waardoor *T. rathkii* in Oostenrijk net zo algemeen voorkomt in loofbossen als in velden (Vandel 1964).

Concurrentiemechanismen

Landpissebedden houden zich op in een substraat en hun maten bepalen door welke 'mazen van het net' zij kunnen kruipen. Daarom zullen soorten met overeenkomstige afmetingen meer risico lopen elkaar dwars te zitten. Interferentie wordt geacht bij veldpopulaties landpissebedden een belangrijk dichtheidsafhankelijk proces te zijn (voor *P. scaber*, Dangerfield (1989)). Anders geformuleerd: waar zij in hoge dichtheden voorkomen zitten ze elkaar letterlijk in de weg, ze vallen elkaar lastig. Een hogere motorische activiteit geeft in de besteding van energiereserves een verschuiving te zien van groei en reproductie naar metabolisme. Deze regulerende processen treden op binnen een soort en tussen soorten. Aangezien abiotische habitatfactoren een zo belangrijke rol spelen, zal (inter- en intraspecifieke) interferentie meer negatieve gevolgen hebben naarmate het aantal geschikte refugia afneemt. In de winter zullen zij elkaar beconcurreren om vorstvrije plaatsen, in droge zomerperioden om plekken die voldoende vochtig zijn. In de Ooijpolder is dit verschijnsel heel vaak waargenomen. En al blijven hier die waarnemingen meestal anekdotisch, gericht onderzoek zal naar mijn overtuiging uitwijzen dat dit concurrentiemechanisme belangrijker is dan we nu vermoeden.

Waarschijnlijk is de ene soort gevoeliger voor interferentie dan de andere en kan de soortensamenstelling op een bepaalde plaats als gevolg van die tolerantieverschillen veranderen. Het ligt voor de hand om te denken dat soorten als *P. scaber* en *O. asellus*, die men vaak in grote (en gemengde) aggregaties aantreft, interferentie beter verdragen dan de minder tot aggregeren geneigde soorten zoals *T. rathkii*.

De waarnemingen geven bovendien genoeg aanleiding te concluderen dat interferentie tussen twee soorten een verschuiving in hun biotoopkeuzen kan teweegbrengen. Daar waar *P. scaber* zeer hoge dichtheden bereikt, bezet hij naast de

'bij hem passende' micromilieus ook de voor hem minder geschikte vochtige, terwijl *O. asellus* verdrongen wordt naar de allervochtigste microbiotopen, die werkelijk te nat zijn voor *P. scaber*. Ook voor alle andere hier besproken soorten zou dit zo kunnen werken, met *T. rathkii* als meest extreme voorbeeld.

De tolerantiegrenzen voor temperatuur en vochtigheid spelen in het leven van landpissebedden een heel directe rol, maar daarnaast kunnen deze soortspecifieke fysiologische beperkingen wellicht indirect, via interferentieprocessen, mede bepalen of een soort in staat is een gebied te koloniseren. Mogelijk kunnen enkele soorten die afhankelijk zijn van bossen en die niet zo 'flexibel' zijn als bijvoorbeeld *T. rathkii* zich maar moeilijk in het West-Europese laagland vestigen, niet omdat zij per se montane soorten zijn, maar juist vanwege de dominante aanwezigheid van *P. scaber* en *O. asellus* in de gematigde klimaatzones van West-Europa. Een toenemende invloed van de mens op het landschap werkt bovendien nog steeds enorm in het voordeel van de cultuurvolgers *P. scaber* en *O. asellus*. Het lijkt me niet onmogelijk dat met name *Porcellium conspersum* en *Cylisticus convexus* zich om deze reden op den duur in Nederland niet zullen kunnen handhaven (Berg et al. 1999, Soesbergen 1999).

Ongetwijfeld zijn er naast interferentie nog andere processen werkzaam die op concurrentieprincipes berusten. Predatie zou er een kunnen zijn. Dangerfield (1989) vond dat *P. scaber* predeert op juvenielen van *A. vulgare*. Allspach (1992): '*P. scaber* kann anderen, kleineren Isopodenarten gefährlich werden, auf engem Raum werden diese angegriffen und angefressen'. Uit proeven blijkt dat *T. rathkii* veel lastiger te kweken is dan *O. asellus* en *P. scaber* (pers. meded. G. Heimans, Alterra, 1997). De juvenielen worden opvallend vaak door de oudere dieren opgevreten. In het vrije veld zal deze vorm van predatie nauwelijks optreden vanwege de lage dichtheden. Maar mogelijk zijn *T. rathkii*-juvenielen smakelijke hapjes voor *O. asellus* en *P. scaber*, en wordt het *T. rathkii* mede via dit heel directe mechanisme belet zich in bossen te vestigen.

BEDREIGING, BESCHERMING EN BEHEER

Jammer genoeg worden pissebedden door velen geassocieerd met viezigheid, verval en bederf. Aan dat twijfelachtige imago zijn met name *Oniscus asellus* en *Porcellio scaber* debet, die zich zó in onze woonomgeving hebben genesteld, dat er werkelijk iets ernstig mis moet zijn willen zij eens niet gevonden kunnen worden. De wetenschappelijke vraag welke soorten in aantal vooruit- en welke achteruitgaan of in hun voortbestaan bedreigd worden, moet vooralsnog door gebrek aan vergelijkend materiaal onbeantwoord blijven. Plekken in het landschap 'waar iets gebeurt' zijn gunstig voor een rijke bodemfauna, de landpissebedden inclusief: bosjes, hagen, een solitaire knotwilg, een strook riet etc. Maar ook: een stapel stenen, afvalhopen van organisch materiaal, stapels hout, een vervallen schuur of stal in het open landschap, enzovoort. Het is daarom goed om niet al te rigide dergelijke onnatuurlijke elementen als ontsierend voor het landschap te bestempelen en ze kwijt te willen. De waarde van zeer voedselrijke biotopen of intensief agrarische gebieden mag hierbij niet worden onderschat, al groeien er vaak minder bijzondere planten. Algemene beheersmaatregelen die ten doel hebben een grote diversiteit aan (micro-)biotopen te laten ontstaan, ze in stand te houden en met elkaar te verbinden, zijn ongetwijfeld toereikend. Geen doemscenario dus zoals dat, in een hoofdstuk als dit, voor veel diergroepen geschetst moet worden. Natuurlijk gaat het met landpissebedden in het algemeen goed vanwege hun voorkeur voor voedselrijke plaatsen. In tuinen kan de aanleg van een composthoop en de verwerking van compost in de grond een heel gunstige invloed hebben op het bodemleven. Ook kunnen met puin en afvalhout aantrekkelijke microbiotopen worden geschapen. Voor educatieve doeleinden zijn dergelijke kunstmatige biotopen uitermate dankbare objecten.

Veel landpissebedden vond ik steeds na hoogwater in de door de rivier achterlaten zoom van aanspoelsel. De vreemde soortencombinaties geven aan dat dieren afkomstig van verschillende

micromilieus door het wassende water zijn 'bijeengeveegd'. Het is jammer om te zien dat dit materiaal steeds binnen korte tijd wordt opgeruimd, meestal verbrand. Een probleem vormt natuurlijk het plastic afval waarmee het is vervuild. Maar het zou goed zijn op strategische plaatsen, waar niemand er last of schade van ondervindt, de vloedzoom te laten liggen en er alleen het zwerfvuil uit te verwijderen. Zo ontstaat voor invertebraten die een overstroming hebben overleefd een eerste vaste voet aan de grond.

Omdat er over verspreiding en voorkomen van de Nederlandse landpissebedden relatief weinig bekend was beschikte ik bij aanvang van de inventarisatie nauwelijks over een referentiekader. Een aantal van zeventien soorten in een betrekkelijk klein gebied, waaronder zelfs enkele die helemaal niet verwacht konden worden, lijkt dan al gauw hoog en 'stemt tot tevredenheid'. Toch zijn er soorten waarvan men mocht verwachten ze in het gebied te vinden, op grond van eerdere inlandse vindplaatsen en literatuurgegevens over hun biotopen: *Armadillidium pictum*, *A. opacum* en *A. pulchellum*. De *Armadillidium*-soorten zijn meer of minder kalkminnend en alle hier genoemde soorten leven bij voorkeur in loofbossen. Eerder is al opgemerkt dat *A. vulgare* op de stuwwal alleen in de nabijheid van huizen voorkomt en niet in de omliggende bosgebieden. Mogelijk zijn veel biotopen in ons land voor kalkminnende pissebedden ongeschikt geworden door verzuring van bosmilieus. Wellicht gaan deze soorten hierdoor in aantal achteruit of worden zij in hun voortbestaan bedreigd. Dat geldt misschien ook voor in ons land zeer zeldzame soorten *Porcellium conspersum* (Soesbergen 1999) en *Cylisticus convexus* (Berg et al. 1999). Concurrentie met het tweetal soorten dat onder zuurdere omstandigheden nog goed gedijt, *P. scaber* en *O. asellus*, zou, zoals eerder opgemerkt, de positie van deze kwetsbare soorten verder kunnen ondermijnen.

NAWOORD

De rijkdom en complexe organisatie van de bodemflora en -fauna zijn maar weinig begrepen ('One of the last great frontiers in biological and ecological research is the soil.', Coleman & Crossley (1996)). Onze kennis over de faunistiek van veel, zelfs algemene, bodemdiergroepen is nog verre van volledig. In Nederland geldt dat bijvoorbeeld voor hooiwagens (Opiliona), springstaarten (Collembola) en pseudoschorpioenen (Pseudoscorpiones).

Inventariserend veldwerk aan invertebraten legt een fundament voor de formulering van vragen die betrekking hebben op hun biologie en ecologie. Bij het werk aan landpissebedden is het een groot voordeel dat de afzonderlijke soorten, vergeleken met veel andere groepen ongewervelde dieren, goed herkenbaar zijn. Hierdoor raakt men snel bekend met (soort-)typische gedragingen en doemen allerlei vragen op. Ieder voorzichtig antwoord genereert weer nieuwe vragen, die een steeds gedetailleerder karakter krijgen. Ik heb dit als een onverwacht rijke inspiratiebron ervaren. Als je je blikveld versmalt, door in de grond te gaan zitten peuteren, wordt de wereld ineens reusachtig groot. Uit nieuwsgierigheid heb ik eens -met een natte vinger- uitgerekend in welke orde van grootte gedacht moet worden wanneer men spreekt van dé populatie *T. helveticus* in de Ooijpolder, een soort die nota bene niet van dit gebied bekend was. Ik kwam met mijn rekensom uit op een in deze context illustratief totaal, namelijk overeenkomend met het aantal mensen dat in Nederland leeft.

Sommige waarnemingen konden niet verder worden uitgediept. Er volgt een persoonlijke keuze uit een aantal vragen, geformuleerd als probleemstelling/werktitel voor vervolgonderzoek.

1. De relatie tussen *Oniscus asellus* en de mijt *Bakerdania elliptica*.
2. Verspreiding, biologie en ecologie van *Metatrichoniscoides leydigii*.
3. De betekenis van ziekten voor de populatiedynamiek van landpissebedden.
4. Sekse- en seizoensafhankelijke activiteitspatro-

nen van landpissebedden.

5. De biologie en ecologie van de bodembewonende Trichoniscidae en hun onderlinge relaties.
6. De relatie tussen pissebedvliegen (Diptera: Rhizophoridae) en hun gastheren.
7. De invloed van interspecifieke concurrentie op de verspreiding van landpissebedden.

Landpissebedden, daar kwam ik achter, zijn eigenaardige wezens. Het meest karakteristieke, vond ik, is dat zij zo sterk afhankelijk zijn gebleven van de fysische kwaliteiten van hun omgeving, waartegen zij zich slechts in beperkte mate hebben weten te wapenen. Daarentegen hebben zij fijngevoelige zintuigen ontwikkeld om de voor hen meest gunstige biotopen te kunnen opsporen. Hun negatieve imago is misschien wel grotendeels te wijten aan het feit dat zij altijd en overal voor ongunstige omstandigheden op de loop gaan. Maar indien die omstandigheden wél met hun eisen overeenstemmen, tonen ze zich juist weer buitengewoon opportunistisch. Het lijkt bijna een keuze, een levensstrategie. Als het gaat om aanpassen of verkassen, kiezen zij voor het laatste. Verstokte nomaden zijn het, die 'met hun hoofd' nog in het water leven. Misschien lijken pissebedden daarom zo ouderwets, zo op 'herinnering'.

DANKWOORD

Graag bedank ik hier een aantal mensen die mij behulpzaam zijn geweest van harte: C. van Achterberg (NNM Naturalis, Leiden), J. Burgers (Alterra, Wageningen), Mr. M.J. Colloff (Department of Zoology, University of Glasgow, Scotland), G. Heijmans (Alterra, Wageningen), I. Jansen (Hogeschool Arnhem Nijmegen), W. Renema (NNM Naturalis) en M. van Veen (EIS-Nederland, Leiden). Johan Bekhuis (Wereld Natuur Fonds, beheerder en voorlichter Millingerwaard) dank ik voor het leveren van gegevens over waterstanden in de uiterwaarden. De heer L.B. Holthuis (NNM Naturalis, Leiden) bedank ik hartelijk voor de waardevolle én plezierige correspondentie. Mijn tweelingbroer Peter

maakte een mooie dia op een van onze gezamenlijke tochten. Ook Wiet Fliervoet ben ik erkentelijk voor enkele foto's. René Krekels maakte de schitterende omslagfoto. Museum Het Valkhof Nijmegen stelde een dia ter beschikking. Roy Kleukers (EIS-Nederland, Leiden) heeft een aantal gegevens omgewerkt naar diagrammen. Ik ben hem erg dankbaar voor zijn creatieve en heldere oplossingen. Matty Berg (Vrije Universiteit, Amsterdam) heeft ook het tweede deel van belangrijk commentaar voorzien, waarvoor heel veel dank.

LITERATUUR

- Allspach, A. 1989. Neunachweise von vier Landasseltarten (Isopoda: Oniscoidea) für Deutschland. – Stuttgartar Beiträge zur Naturkunde 436: 1-8.
- Allspach, A. 1992. Die Landasseln (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea) Hessens. – Naturschutz Heute 12: 1-146.
- Berg, M.P. 1996. Preliminary atlas of the terrestrial isopods of the Netherlands. – Vrije Universiteit, Amsterdam. [Report D95006].
- Berg, M.P., H. Wijnhoven & D. Tempelman 1999. *Cylisticus convexus*, een in Nederland zeldzame synantropische landpissebed (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 8: 77-84.
- Beijer, R. 1958. Ökologische und brutbiologische Untersuchungen an Landisopoden der Umgebung von Leipzig. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Karl-Marx-Universität Leipzig 7: 291-308.
- Beijer, 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.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1956. Studies in diurnal rhythms. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice (Isopoda). – Journal of Experimental Biology 33: 576-582.
- Cole, A. & T.J. Morris 1980. A new Iridovirus of two species of terrestrial isopods, *Armadillidium vulgare* and *Porcellio scaber*. – Intervirology 14: 21-30.
- Coleman, D.C. & D.A. Crossley Jr. 1996. Fundamentals of soil ecology. – Academic Press, San Diego etc.
- Colloff, M.J. & S.P. Hopkin 1986. The ecology, morphology and behaviour of *Bakerdania elliptica* (Acari: Prostigmata: Pygmephoridae), a mite associated with terrestrial isopods. – Journal of Zoology, London 208: 109-123.
- Colloff, M.J. & S.P. Hopkin 1987. Description of the adult male of *Bakerdania elliptica* (Krczal, 1959) with a redescription of the adult female (Acari: Pygmephoridae). – Acarologia 28: 325-330.
- Dangerfield, J.M. 1989. Competition and the effects of density on terrestrial isopods. – Monitore Zoologico Italiano Monografia 4: 411-423.
- Edney, E.B., W. Allen & J. McFarlane 1974. Predation by terrestrial isopods. – Ecology 55: 428-433.
- Federici, B.A. 1980. Isolation of an Iridovirus from two terrestrial isopods, the pill bug, *Armadillidium vulgare*, and the sow bug, *Porcellio dilatatus*. – Journal of Invertebrate Pathology 36: 373-381.
- Federici, B.A. 1984. Diseases of terrestrial isopods. – Transactions of the Zoological Society of London 53: 233-245.
- Ferrar, P. 1987. A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. – Entomograph 8: 1-478.
- 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.
- Gruner, H.-E. 1966. V. Isopoda. Krebstiere oder Crustacea. – Die Tierwelt Deutschlands 53 (2): 1-371.
- Gunnarson, B. 1987. Selective feeding on a maple leaf by *Oniscus asellus* (Isopoda). – Pedobiologia 30: 161-165.
- Harding, P.T. & S.L. Sutton 1985. Woodlice of Britain and Ireland: distribution and habitat. – Natural Environmental Research Council, Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- Hoeksema, K.J. 1959. Bodemfauna en profielontwikke-

- ling. – In: Anonymus. (red.), Bodemkunde. Directie landbouwonderwijs, Ministerie van Landbouw en Visserij, Den Haag: 28-42.
- Hoese, B. 1984. The marsipium in terrestrial isopods. – Symposium of the Zoological Society of London 53: 65-76.
- 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.
- Kuipers, S.F. 1956. Bodemkunde. – Educaboek, Culemborg.
- Mabelis, A.A. 1983. De betekenis van dood hout voor ongewervelde dieren. – Nederlands bosbouw tijdschrift 55: 78-85.
- 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 i Kopenhagen 112: 166-223.
- Meinertz, T. 1950b. Über die Geschlechtsverhältnisse und die Brutzeit der Dänischen Landisopoden. – Archives Society Zoologica Botanica Fennica 4: 143-150.
- Meinertz, T. 1951. Die Vermehrungsintensität bei Landisopoden. – Zoologische Jahrbücher, Abteilung Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere 63: 1-24.
- Melchers, M., M. Soesbergen & G. Timmermans (red.) 1998. Paardenbijters en mensentreters, de veelpoters van Amsterdam. – Schuyt & Co, Haarlem.
- Soesbergen, M. 1999. *Porcellium conspersum*, een in Nederland zeer zeldzame landpissebed van vochtige bossen (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 9: 140-141.
- Stachurski, A. 1972. Population density, biomass and maximum natality rate and food conditions in *Ligidium hypnorum* L. (Isopoda). – Ekologia Polska 20: 185-198.
- Standen, V. 1970. The life history of *Trichoniscus pusillus pusillus* (Crustacea: Isopoda). – Journal of Zoology, London 161: 461-470.
- Striboka 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. 1941. Recherches sur la génétique et la sexualité des isopodes terrestres. – Bulletin biologique de la France et de la Belgique 75: 491-500.
- Vandel, A. 1960. Isopodes Terrestres. – Faune de France 64: 1-416.
- Vandel, A. 1962. Isopodes Terrestres. – Faune de France 66: 417-863.
- Veen, M. van & Th. Zeegers (red.) 1993. Insekten basisboek. – Jeugdbondsuitgeverij: 1-166. [tweede druk]
- Wijnhoven, H. 2000. Landpissebedden van de Ooijpolder: deel 1. Verspreiding (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea). – Nederlandse Faunistische Mededelingen 11: 55-133.
- 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: Rhinophoridae). – 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, Th. & M. van Veen 1993. Pissebedvliegen (Rhinophoridae) in Nederland: een voorlopig overzicht. – De Vliegenmepper 2 (2): 1-10.

SUMMARY

Terrestrial isopods of the Ooijpolder: part 2. ecology (Crustacea: Isopoda: Oniscidea)

From 1991 up to 1998 the isopod fauna of 1464 squares of 100x100 m was sampled in the Ooijpolder. This area is situated along the river Waal, east of Nijmegen (the Netherlands), close to the German border. In part 1 (Wijnhoven 2000) the distributions and habitats of seventeen species of woodlice were discussed. In that paper the basic information on topography, methods, species list and list of first and second order habitats can be found.

In this second and last part the ecological information is summarised. First the zoogeographical position of the species is indicated. This proved to be important in understanding the distribution patterns and habitats of the species in the Ooijpolder. Two species originate from the alpine region: *Trichoniscoides helveticus* and *Hyloniscus riparius*. They are rare in the western parts of our country but common and widespread in Germany. These species represent the Central-European influence on the eastern part of the country. In contrast two other species occurring in the Ooijpolder are of Western-Atlantic origin: *Metatrichoniscoides leydigii* and *Trichoniscoides albidus*. Both are regularly found in the western parts of the Netherlands, but very rarely in Germany.

In figures 3-7 a cluster analysis is presented for each first order habitat. It is clear that each habitat has its own species composition. Some species were often found together, like the soil-dwelling *H. mengii* and *T. helveticus*, *O. asellus* and *P. scaber*, and *T. pusillus*, *L. hypnorum* and *P. muscorum*. The woodlice fauna of each first and second order habitat is discussed, represented by the figures 8 to 12 and 13 to 20. On the regularly flooded area along the river Waal only two species were found: *T. rathkii* and *H. riparius*. The clay soils were richest in species, being especially important for the soil-dwelling Trichoniscids. Roadside verges, arable fields and grasslands were poor in species, whereas woodlands on clay soils, water edges, ditches and shrubland could contain up to twelve species.

The sex ratio's of the species are given in table 1. In *H. mengii* and *T. helveticus* the sex ratio of the subadults seemed to be 50% (table 2). Tables 4 and 5 demonstrate that most females of *H. mengii* and *T. helveticus* moved to the deeper levels of the soil when breeding. Especially in *H. mengii* these vertical migrations of the breeding females lead to a greater relative number of males near the surface layers of the soil. This may also explain the low incidence of gravid females reported for several soil-dwelling species collected by hand. Gravid females are probably particularly vulnerable to fluctuations in air humidity. For this reason they move to microsites having the most stable microclimatological conditions. Probably this behaviour can be found for other species of woodlice too. It is likely that breeding females of the soil-dwelling species as well as other species tend to stay in their shelters (table 6) for a long time.

Woodlice have remarkably few natural enemies. During the Ooijpolder-survey some interesting observations were made. Numerous specimens were found infested with yeast-like organisms (fig. 31; *P. scaber*, *O. asellus* and *H. danicus*). Ten species were found infested with iridovirus (Wijnhoven & Berg 1999). Six species of woodlouse-flies (Diptera: Rhinophoridae) were recorded: *Rhinophora lepida* was the most common and widespread (fig. 21, 32). Larvae of *Megaselia rufipes* (Diptera: Phoridae) were regularly found scavenging on *O. asellus*. Records of the phoretic mite *Bakerdania elliptica* associated with *O. asellus* are presented in table 7. In March/April and

November/December the percentage of *O. asellus* which were infested seemed higher, as well as the mean number of mites per carrier. All phoretic mites were adult females carrying eggs. It is suggested *B. elliptica's* phoretic behaviour is a means to find suitable microsites for its offspring.

Table 9 illustrates that the distribution of woodlice largely depends on the groundwater level of the soil. Some species show a preference for the more calcareous habitats, like buildings, walls and stones: *P. spinicornis* and *A. vulgare* (fig. 38). Yet this did not coincide with the amount of calcium-carbonate in the soil (table 10). Probably *T. rathkii* and *H. riparius* prefer the more calcareous soil types.

The ecology of *T. rathkii* is rather complex. Also in literature the ecological data on *T. rathkii* are somewhat confusing. The figures 3, 5 and 6 show *T. rathkii* is associated with different species in different habitats. On the flood plains *T. rathkii* was often found in shrubs and woodlands, but in the polder it avoided these habitats (fig. 38, 39), occurring in the open fields mainly. It is suggested here that the species competes with *P. scaber* and to some extent with *O. asellus*. The distribution of *T. rathkii* in the Ooijpolder shows a strong vicariant pattern with those of the other two species (fig. 41, 42). In figure 43 their similarity is given. *Trachelipus rathkii* often seems to fill in the niche left by one of the 'missing' species, but being absent where both *P. scaber* and *O. asellus* occur.

H. Wijnhoven
Groesbeeksedwarsweg 300
6521 DW Nijmegen