

TIJDSCHRIFT OVER PLANTEZIEKTEN

Onder redactie van Mej. H. L. G. DE BRUYN; Dr. J. A. A. M. H. GOOSSENS;
Prof. Dr. A. J. P. OORT; Mej. F. QUAK; Dr. J. P. H. VAN DER WANT
en Dr. H. J. DE FLUITER (Secretaris)

Redactie-adres:

p/a Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek, Binnenhaven 4a, Wageningen

Drukkers-Uitgevers: H. Veenman & Zonen - Wageningen

64e JAARGANG (1958)

T. Pl.ziekten 64 (1958):1-103

EEN OECOLOGISCH ONDERZOEK OVER DE APPELBLOEDLUIS, *ERIOSOMA LANIGERUM* (HAUSM.), EN HAAR PARASIET *APHELINUS MALI* (HALD.) IN NEDERLAND¹⁾

With a summary: Ecological investigations on the woolly aphid, Eriosoma lanigerum (HAUSM.), and its parasite Aphelinus mali (HALD.) in the Netherlands

DOOR

H. H. EVENHUIS

Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek (I.P.O.), Wageningen

INHOUD

1. INLEIDING	3
2. BIOLOGIE VAN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET IN NEDERLAND	5
2.1. BIOLOGIE VAN DE APPELBLOEDLUIS	5
2.2. BIOLOGIE VAN DE BLOEDLUISPARASIET	6
3. VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN BLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET	7
3.1. VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN DE APPELBLOEDLUIS	7
3.2. VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN DE BLOEDLUISPARASIET	26
3.3. VERGELIJKING VAN DE VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET	44
4. FENOLOGIE VAN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET	46
4.1. FENOLOGIE VAN DE APPELBLOEDLUIS	46
4.2. FENOLOGIE VAN DE BLOEDLUISPARASIET	46
4.3. WAARNEMINGEN OVER DE DIAPAUSE VAN DE BLOEDLUISPARASIET	53
4.4. VERGELIJKING VAN DE PERIODEN, WAARIN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET IN HET VELD ACTIEF ZIJN	54

¹⁾ Aangenomen voor publikatie 21 januari 1958.

5. WEDERZIJDSE BEÏNVLOEDING VAN APPELBLOEDLUI EN BLOEDLUIPARASIE	55
5.1. WAARDREEKS VAN DE BLOEDLUIPARASIE	55
5.2. AANTAL EIEREN VAN DE BLOEDLUIPARASIE PER WAARDIER	56
5.3. DE ONTWIKKELINGSSTADIA VAN DE APPELBLOEDLUI, WELKE WOR- DEN BEPARASIEERD	58
5.4. DUUR VAN DE VOORTPLANTINGSPERIODE EN GROOTTE VAN DE NA- KOMELINGSCHAP VAN DE APPELBLOEDLUI, NADAT DEZE BEPARASI- TEERD IS	59
5.5. INVLOED VAN HET LICHT OP DE PARASITERING	60
5.6. VOEDING VAN DE BLOEDLUIPARASIE	61
6. ANDERE BIOTISCHE FACTOREN, WELKE DE POPULATIE- DICHTHEID VAN DE APPELBLOEDLUI BEÏNVLOEDEN	62
6.1. INVLOED VAN ROOFVIJANDEN	62
6.2. INVLOED VAN HYPERPARASieten	64
6.3. INVLOED VAN ANDERE PARASieten	65
6.4. INVLOED VAN HET OPTREDEN VAN GEVLEUGELDE BLOEDLUZEN	65
7. INVLOED VAN CULTUURMAATREGELEN OP DE POPULA- TIEDICHTHEID VAN APPELBLOEDLUI EN BLOEDLUI- PARASIE	66
7.1. INVLOED VAN DE GRONDBEWERKING	66
7.2. INVLOED VAN HET SNOEIEN	66
7.3. INVLOED VAN BESPUITINGEN	67
8. VERLOOP VAN DE POPULATIEDICHTHEID VAN APPEL- BLOEDLUI EN BLOEDLUIPARASIE IN HET VELD	68
8.1. POPULATIESCHOMMELINGEN VAN DE APPELBLOEDLUI IN DE LOOP VAN HET SEIZOEN	68
8.2. POPULATIESCHOMMELINGEN VAN DE BLOEDLUIPARASIE IN DE LOOP VAN HET SEIZOEN	74
8.3. VERGELIJKING VAN DE POPULATIEDICHTHEID VAN APPELBLOEDLUI EN BLOEDLUIPARASIE AAN HET BEGIN VAN HET SEIZOEN	76
9. VERLOOP VAN DE PARASITERING GEDURENDE HET SEI- ZOEN	77
10. SLOTBESCHOUWING	83
SUMMARY	87
LITERATUUR	100

1. INLEIDING

De appelbloedluis, *Eriosoma lanigerum* (HAUSM.), is één van de ernstigste plagen van de appelcultuur. Over deze plaag bestaat een uitgebreide literatuur uit alle werelddelen. Door DE FLUTER (1931) is een overzicht gegeven van de biologie en de oecologie van dit insekt in Nederland.

De appelbloedluis, die afkomstig is uit N.-Amerika, werd omstreeks 1787 in Europa ingevoerd en heeft zich hier snel uitgebreid. Thans komt ze voor in vrijwel alle delen van de wereld, waar de appelteelt wordt uitgeoefend.

De schade, die dit insekt aanricht, kan zeer groot zijn. Daarbij is niet in de eerste plaats de directe schade van zo groot belang, maar wel de indirecte schade, welke veroorzaakt wordt door de galvorming. Hierdoor kan de bast overlangs splijten, waardoor grote wondplaatsen ontstaan, welke bijzonder gunstige voorwaarden bieden voor de vruchtboomkanker, *Nectria galligena* BRES. Men heeft een positief verband opgemerkt tussen het optreden van bloedluis en van vruchtboomkanker (CHILDS, 1929 en CLAUSEN, 1956, in N.-Amerika).

Reeds lang heeft men gezocht naar een afdoende bestrijding van de appelbloedluis. In de eerste helft van deze eeuw werd de aandacht van de Franse entomoloog MARCHAL gevestigd op het voorkomen van de sluipwesp *Aphelinus mali* (HALD.) in het gebied van oorsprong van de bloedluis, N.O.-Amerika (MARCHAL, 1921). Deze sluipwesp bleek daar een vrij belangrijke parasiet van de appelbloedluis te zijn.

In 1918 heeft MARCHAL zich in verbinding gesteld met de Amerikaanse entomologen HOWARD en BECKER met de bedoeling om de parasiet in Frankrijk in te voeren. De eerste zending appeltakken met beparasiteerde bloedluizen uit Amerika in 1919 mislukte, omdat de wespjes reeds gedurende de reis uitkwamen.

In het zomerseizoen van 1920 maakte HOWARD echter een reis naar Europa en nam appeltakken en ook takken van de Amerikaanse iep ¹⁾ mee naar Frankrijk. Deze takken werden gedurende de reis in een koelkast bewaard, waardoor de ontwikkeling van de parasiet tijdelijk werd stilgezet. MARCHAL heeft de parasieten in Frankrijk opgekweekt en in kooien vermeerderd. Tenslotte zijn de parasieten in verschillende delen van Frankrijk in appelboomgaarden met bloedluis uitgezet, waar ze zich vermeerderd en goed gehandhaafd hebben.

Door internationale samenwerking is *Aphelinus mali* over Europa en andere werelddelen verbreid. Hierover is o.a. door HOWARD (1929), MARCHAL (1929), SPRENGEL (1931a) en BORG (1952) een uitvoerig overzicht gegeven. Ook bleek dat op enkele plaatsen *Aphelinus mali* reeds onopgemerkt was ingevoerd; KOVAČEVIČ (1932) vermeldt, dat de sluipwesp al in Joego-Slavië aanwezig bleek te zijn, toen men hem daar wilde invoeren. SPRENGEL (1931b) vermeldt, dat hij in Duitsland dode, zwarte, beparasiteerde bloedluizen waarnam op ingevoerde appels uit Australië.

Van de literatuur over *Aphelinus mali*, welke tussen 1851 en 1950 gepubliceerd is, heeft YOTHERS (1953) een overzicht gegeven.

In 1924 werden door MARCHAL appeltakken met beparasiteerde bloedluizen verzonden naar Nederland, waar de parasieten eerst door de Plantenziekten-

¹⁾ In N.-Amerika migreert de appelbloedluis tussen de appel als zomerwaard en de Amerikaanse iep als winterwaard.

kundige Dienst in Wageningen werden vermeerderd (VAN POETEREN, 1925; SCHOEVERS, 1925, 1934). In het najaar van 1926 waren er reeds zoveel aanwezig, dat op grote schaal kon worden overgegaan tot het verstrekken van appeltakken met beparasiteerde bloedluizen aan fruittelers. In totaal hadden toen 90 zendingen naar ongeveer 80 over ons gehele land verspreid liggende gemeenten plaats (VAN POETEREN, 1926, 1928; SCHOEVERS, 1934).

Hoewel de allereerste pogingen tot vestiging van de sluipwesp in Wageningen en Lunteren in 1924 gunstig schenen te zijn verlopen, bleek het resultaat later enigszins teleurstellend te zijn (VAN POETEREN, 1928, 1929). In 1931 meende men echter te kunnen vaststellen, dat de bloedluisplaaq in de voorafgaande jaren opmerkelijk gering was geweest (VAN POETEREN, 1932). In de jaren 1933 en 1934 nam de verbreiding van *Aphelinus mali* in ons land zeer grote afmetingen aan, volgens VAN POETEREN (1935a) waarschijnlijk tengevolge van de droge zomers. Ook voor 1935 (VAN POETEREN, 1936) wordt de werking van de parasiet gunstig beoordeeld. Na die tijd worden in de jaarverslagen van de Plantenziektenkundige Dienst geen gegevens meer vermeld over de uitbreiding en de handhaving van *Aphelinus mali*.

Thans, ruim dertig jaar na de invoering van de bloedluisparasiet in Nederland, blijkt deze hier in vrijwel alle appelboomgaarden met bloedluis voor te komen. Men kan dus aannemen, dat *Aphelinus mali* zich hier thans volkomen heeft ingeburgerd. Een feit is echter, dat de appelbloedluis in Nederland desondanks nog steeds een ernstige plaag voor onze appelcultuur is. Daaruit moet worden besloten, dat de werking van de parasiet hier onvoldoende is om een chemische bestrijding van de bloedluis geheel overbodig te maken. Toch kan de parasiet een welkome aanvulling zijn bij de bloedluisbestrijding.

De doelstelling van dit onderzoek is om na te gaan, hoe groot de invloed van *Aphelinus mali* op zijn waard, de appelbloedluis, is.

Voor dit onderzoek is het noodzakelijk om zowel van de parasiet als van de bloedluis verschillende biologische en oecologische feiten nauwkeurig te kennen.

Van degenen, die tot de totstandkoming van deze publikatie hebben bijgedragen, wil ik in het bijzonder bedanken Prof. Dr. D. J. KUENEN, Prof. Dr. G. P. BAERENDS en Dr. H. J. DE FLUITER voor hun belangstelling en hun waardevolle kritiek, de heer D. HILLE RIS LAMBERS voor verschillende nuttige raadgevingen, Dr. J. G. TEN HOUTEN voor het feit, dat deze publikatie tevens als I.P.O.-mededeling kan verschijnen, het toenmalige bestuur van „Zeelands Proeftuin”, thans „Proefstation voor de Fruitteelt in de Volle Grond” en de toenmalige Rijkstuinbouwconsulent te Goes, Ir. W. VAN SOEST, voor de medewerking en de vrijheid, die ik bij het onderzoek in Zeeland genoot, mej. E. GROEN voor haar zorgvuldige en toegewijde assistentie, de heren C. VAN DEN ANKER en M. KEULS voor de statistische bewerking van de gegevens, mevr. F. NIJHOFF-ROMBACH voor het afstaan van gegevens over de invloed van roofvijanden op de appelbloedluis, de heer J. GOOSSEN voor het vervaardigen van enkele instrumenten en mevr. J. C. M. VAN ES-GOUDRIAAN, litt. dra., voor de hulp bij de vertaling van de Engelse samenvatting.

I am indebted to Dr. A. M. MASSEE for revising the English texts.

2. BIOLOGIE VAN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIT IN NEDERLAND

2.1. BIOLOGIE VAN DE APPELBLOEDLUIS

De levenswijze van de appelbloedluis is in verschillende landen van W.-Europa door een groot aantal onderzoekers beschreven, in Nederland door DE FLUITER (1931).

Hier zal slechts een beknopt overzicht worden gegeven van de biologie van dit insekt in ons land, waarbij vooral die feiten zullen worden aangestipt, welke voor dit onderzoek van belang zijn.

De voornaamste waardplant van de appelbloedluis is de appel. In de literatuur worden echter ook nog enkele andere waardplanten vermeld (vgl. GREENSLADE, 1936), terwijl in N.-Amerika *Ulmus americana* L. als winterwaardplant wordt opgegeven.

In ons land zijn van de appelbloedluis in hoofdzaak van belang de ongeveugelde, zich ongeslachtelijk voortplantende, levendbarende wijfjes, de z.g. virginogeniae, welke het gehele jaar op de appelboom aanwezig zijn. Deze overwinteren gewoonlijk als jonge larven (in de regel bijna allemaal van het eerste stadium). Gedurende de winter staat de ontwikkeling vrijwel stil, doch vroeg in het voorjaar, meestal reeds in de tweede helft van maart, is aan de hernieuwde wasafscheiding te zien dat de dieren hun groeiactiviteit hebben hervat. De jonge larven van het eerste stadium zijn na vier vervellingen volwassen; de volwassen dieren beginnen dan zeer spoedig met het voortbrengen van nakomelingen. Als deze nakomelingen volwassen zijn, brengen ze op hun beurt jonge luizen voort. Zodoende kan in één seizoen een groot aantal generaties van ongeveugelde, zich ongeslachtelijk voortplantende, levendbarende bloedluiswijfjes elkaar opvolgen.

Tussen deze ongeveugelde wijfjes kunnen in het zomerseizoen twee typen van geveugelde, levendbarende wijfjes optreden, die eveneens zonder bevruchting nakomelingen voortbrengen:

1. De virginoparen, die voornamelijk in juni en juli voorkomen en uitsluitend zich ongeslachtelijk voortplantende, ongeveugelde, levendbarende wijfjes voortbrengen, welke identiek zijn met de eerder genoemde virginogeniae. Deze virginoparen treden in ons land in zeer gering aantal op en zijn derhalve voor de verspreiding en het massale optreden van de bloedluis van weinig of geen belang (DE FLUITER, 1931).

2. De sexuparen, die in de loop van augustus, september en oktober optreden. Ze brengen de geslachtelijke generatie voort, welke bestaat uit de kleine mannetjes en wijfjes. Deze wijfjes leggen na de bevruchting één winterei. In het voorjaar kan uit dit ei de jonge fundatrix tevoorschijn komen, welke in ons land dan echter steeds te gronde gaat (DE FLUITER, 1931). Hoewel de sexuparen in de nazomer en herfst in vrij groot aantal kunnen voorkomen, zijn ze voor de verspreiding van de soort in ons land dus niet van belang. Binnen het kader van de ontwikkeling van de bloedluispopulatie betekent hun optreden uiteindelijk een vermindering.

In ons land zijn dus alleen de virginogeniae voor de ontwikkeling van de populatie van belang. In dit onderzoek zijn dan ook slechts deze in beschouwing genomen.

De appelbloedluizen worden op de appelboom aangetroffen op die plaatsen, waar ze met hun monddelen het phloëem of althans het weefsel in de buurt van het phloëem (WARTENBERG, 1954) gemakkelijk kunnen bereiken, dus op wondplaatsen, in de oksels van de bladeren en op de dunne bast van de jonge twijgen. Ook treft men ze soms op de ondergrondse delen van de appelboom aan en wel daar, waar ze die delen via spleten en andere openingen in de grond kunnen bereiken.

In enkele bloempotten, waarin in het laboratorium appelzaailingen met bloedluis werden gekweekt, bleken de wortels onder in de pot in de buurt van de opening sterk met bloedluizen te zijn bezet, terwijl ze hoger in de pot, waar de aarde dichter was, niet voorkwamen. Het ligt voor de hand om aan te nemen, dat de luizen deze wortels van buiten af via de opening onder in de pot hadden bereikt.

De bloedluizen kunnen op de wortels het gehele jaar worden aangetroffen, dus niet alleen in de winter; de luizen op de wortels zijn geen afzonderlijke morfologische of fysiologische vorm van de appelbloedluis.

DE FLUITER (1931) nam in de omgeving van Leiden in het voorjaar een gerichte migratie van de larven waar van de ondergrondse delen naar boven en in de herfst in de omgekeerde richting. Ook ROSENBERG (1934) vermeldt, dat de appelbloedluis in de herfst naar de wortels migreert. KJELLANDER (1953) kon geen migratie van de bloedluis tussen kroon en wortels van de appel vaststellen.

Zelf heb ik in Zeeland en in Wageningen op lijmringen, welke in het voorjaar om de stammen van appelbomen waren aangelegd, nooit bloedluizen in groot aantal waargenomen. In de zomer, als bepaalde appelbomen een zeer grote bloedluispopulatie bezitten, zijn de jonge luizen op vrijwel alle delen van de appelboom te vinden, stellig op zoek naar een geschikte plaats om zich vast te zetten; van een gerichte trek is dan echter geen sprake.

Gedurende de winter heeft een grote sterfte onder de bloedluizen plaats. Deze kan vooral in strenge winters buitengewoon hoog zijn. Zo was de bloedluis na de strenge winterperiode in februari 1956 in vele streken, o.a. in de omgeving van Wageningen, zo goed als verdwenen (EVENHUIS, 1956). JANCKE (1929) vermeldt hetzelfde voor de appelbloedluis na de strenge winters van 1927/1928 en 1928/1929 in Naumburg (Duitsland); SPEYER (1942) vond eveneens dat de appelbloedluis na de strenge winters van 1939/1940 en 1940/1941 in het gebied van de beneden-Elbe bijna uitgestorven was.

Als in de tweede helft van maart de hernieuwde activiteit van de bloedluis begint, blijkt het aantal aanwezige jonge larven zeer gering te zijn. In de voorzomer heeft een snelle groei van de populatie plaats, welke in de loop van de zomer afneemt; midden in de zomer kan de populatiedichtheid sterk dalen. In de nazomer en herfst treeds als regel een nieuwe stijging van de populatiedichtheid op, waarna verder in de herfst en in de winter weer een daling volgt. Daarbij daalt de populatiedichtheid tot slechts weinig individuen per boom.

2.2. BIOLOGIE VAN DE BLOEDLUISPARASIEL

De bloedluisparasiet, *Aphelinus mali*, overwintert als volwassen larve binnen de huid van zijn dode waard, welke huid dan hard en zwart is en met de buikzijde op het substraat – als regel de stam of een twijg – zit vastgekit. De overwinterende larve bevindt zich in een echte diapause, welke in het voorjaar

wordt afgebroken. Dan wordt de inhoud van het darmkanaal geledigd, waarna de verpopping plaats vindt. Na enige tijd komt de imago uit de pop en knaagt een ronde opening in de zwarte, harde huid van de bloedluis. De imagines zijn bij het uitkomen reeds geslachtsrijp. De al of niet bevruchte wijfjes zoeken de bloedluizen op en leggen daarin hun eieren.

Er komen gedurende het seizoen enkele generaties voor. In de nazomer en herfst gaan de larven binnen het waarddier in diapause en brengen zo de winter door.

3. VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN BLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET

Om de invloed van de bloedluisparasiet op de bloedluispopulatie te leren kennen, is het in de eerste plaats noodzakelijk om de vermeerderingscapaciteit van de beide diersoorten met elkaar te vergelijken.

Onder de vermeerderingscapaciteit van een diersoort versta ik het gemiddelde aantal nakomelingen per wijfje na een bepaalde tijd, als de werking van biotische factoren (roofvijanden en parasieten) wordt uitgeschakeld, terwijl voedsel – en bij parasieten de waarddieren – in overmaat aanwezig zijn.

Daar de ontwikkelingssnelheid van twee met elkaar te vergelijken diersoorten in de regel niet gelijk is, is het noodzakelijk om de vermeerderingscapaciteit onder dezelfde uitwendige omstandigheden te bepalen na een zekere periode, welke voor beide diersoorten gelijk is. Deze periode moet verder minstens even lang zijn als de duur van pas gelegd ei – of in geval van viviparie van pasgeboren larve – tot geslachtsrijp wijfje aan het einde van haar voortplantingsperiode van die soort, waarbij deze periode het langste is.

Het begrip vermeerderingscapaciteit wordt hier dus ingevoerd om deze grootheid bij twee diersoorten met elkaar te vergelijken, niet om deze grootheid in een absolute waarde uit te drukken.

De factoren, die de vermeerderingscapaciteit van een diersoort bepalen, zijn de volgende:

1. ontwikkelingssnelheid van pas gelegd ei (of in geval van viviparie van pasgeboren larve) tot geslachtsrijp dier;
2. totaal aantal nakomelingen per wijfje;
3. duur van de voortplantingsperiode van het wijfje;
4. verdeling van het aantal nakomelingen over de voortplantingsperiode;
5. wijfjesindex.

Deze vijf factoren zullen zowel voor de appelbloedluis als voor haar parasiet allereerst nader moeten worden beschouwd.

3.1. VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN DE APPELBLOEDLUIS

3.1.1. *Ontwikkelingssnelheid*

Over de ontwikkelingssnelheid van de appelbloedluis worden door een aantal onderzoekers gegevens verstrekt. Deze opgaven kunnen we in twee categorieën indelen:

1. de ontwikkelingsduur – van pasgeboren larve tot het ogenblik dat het dier volwassen is en zelf jonge luizen gaat voortbrengen – bij bepaalde constante temperaturen (en eventueel bepaalde constante luchtvochtigheden);
2. het aantal generaties gedurende één seizoen.

De opgaven over de ontwikkelingsduur bij bepaalde constante temperaturen hebben een meer algemene betekenis, voor zover de appelbloedluizen in verschillende delen van de wereld identiek met elkaar zijn. De opgaven van het aantal generaties per seizoen zullen vooral afhankelijk zijn van de klimatologische omstandigheden, die op de plaats van waarneming heersen; daardoor zijn zij dus meer van lokale betekenis.

3.1.1.1. Ontwikkelingsduur bij constante temperaturen

MARCOVITCH (1934) deed in Tennessee kweekproeven bij verschillende constante temperaturen, waarbij de planten met de bloedluizen in een thermostaat werden gezet. Hij vond de volgende waarden voor de ontwikkelingsduur, gerekend van het ogenblik dat de luis geboren werd tot zijn laatste vervelling: 15°C: 22,7 dagen; 20°C: 14,5 dagen; 25°C: 8,8 dagen; 30°C: 14,7 dagen. Als deze waarnemingen in een grafiek worden uitgezet, blijkt, dat de punten welke worden voorgesteld door de ontwikkelingsduur bij 15°C, 20°C en 25°C, vrijwel op een rechte lijn komen te liggen. Het punt, voorgesteld door de ontwikkelingsduur bij 30°C, krijgt een sterk afwijkende ligging. Door deze vier punten kan moeilijk een vloeiende kromme worden getrokken.

Bij 30°C stierven de planten spoedig. Het is duidelijk, dat een dergelijke hoge temperatuur op de voedselplant een ongunstige invloed uitoefent. Misschien is op deze wijze het merkwaardige verloop van de waarden, welke MARCOVITCH voor de ontwikkelingsduur van de appelbloedluis bij verschillende constante temperaturen vindt, te verklaren.

EHRENHARDT (1940b) deed een onderzoek over de invloed van de temperatuur en de luchtvochtigheid op de ontwikkelingsduur van de appelbloedluis. Hij kweekte de bloedluizen op appelboompjes in bloempotten, welke in een thermostaat werden gezet, waarvan zowel de temperatuur als de luchtvochtigheid kon worden geregeld. Hij kweekte enkele generaties van de bloedluis achter elkaar, welke hij onderscheidde als uitgangskweek, eerste generatie van nakomelingen en tweede generatie van nakomelingen. In de volgende tabel zijn zijn gegevens vermeld.

Ontwikkelingsduur van de appelbloedluis bij verschillende constante temperaturen en luchtvochtigheden (volgens EHRENHARDT, 1940b)

temp.	rel. luchtvochtigheid	gemiddelde ontwikkelingsduur in dagen			aantal onderzochte dieren
		uitgangskweek	1e generatie nakomelingen	2e generatie nakomelingen	
16°C	75-80%	16,7	13,9	14,3	6-10
16°C	60%	18,0	15,0	—	?
24°C	75-80%	13,9	11,0	9,0	3
24°C	60%	13,3	10,8	—	?

Dat de ontwikkeling van de uitgangskweek in alle gevallen zoveel langzamer plaats vond dan die van de kweken van de nakomelingen, schrijft EHRENHARDT

toe aan de langere duur van het eerste larvestadium bij de uitgangskweek; dit blijkt duidelijk uit zijn gespecificeerde gegevens over de duur van het eerste larvestadium.

EHRENHARDT concludeert uit zijn gegevens, dat ook de luchtvochtigheid invloed heeft op de ontwikkelingsduur van de appelbloedluis; bij 16°C zou de ontwikkeling bij een lagere luchtvochtigheid iets langer duren, bij 24°C iets korter dan bij een hogere luchtvochtigheid. De verschillen, welke hij bij 24°C vindt, zijn echter zo gering, dat ze stellig binnen de proeffout liggen; bij 16°C vindt hij, dat de ontwikkelingsduur bij 60 % relatieve luchtvochtigheid ruim een dag langer is dan bij 75–80 %. Daar EHRENHARDT zijn waarnemingen éénmaal per dag heeft verricht, kan niet met zekerheid worden gezegd in hoeverre dit verschil in ontwikkelingsduur van ruim één dag significant is. Aan de conclusie van EHRENHARDT over de invloed van de relatieve luchtvochtigheid op de ontwikkelingssnelheid van de appelbloedluis kan derhalve geen waarde worden gehecht, temeer daar hij bovendien vermoedt, dat verschillen in de fysiologische toestand tussen zijn proefbomen een rol hebben gespeeld. Het is moeilijk in te denken, hoe een niet extreem lage luchtvochtigheid invloed zou kunnen uitoefenen op de ontwikkeling van een dier, dat met zijn voedsel een overmaat aan water opneemt.

HEADLEE (1914) heeft reeds voor de bladluis *Toxoptera graminum* (ROND.) en de wants *Blissus leucopterus* (SAY), welke beide op tarwe werden gekweekt, aangehouden, dat de luchtvochtigheid geen invloed had op de ontwikkelingsnelheid van deze insecten. Daaruit heeft hij de voor de hand liggende conclusie getrokken, dat de snelheid van de stofwisseling van bepaalde, zich met een overmaat water in het voedsel voedende insecten niet wordt beïnvloed door grote verschillen in luchtvochtigheid.

WEED (1927) deed een onderzoek over de invloed van de temperatuur en de relatieve luchtvochtigheid op de ontwikkelingssnelheid van *Myzus persicae* (SULZ.) die, zoals alle bladluizen, met haar voedsel een overmaat aan water opneemt. Hij heeft de invloed van de temperatuur en de relatieve luchtvochtigheid telkens in verschillende combinaties onderzocht (10°C en 60 % rel. luchtvochtigheid, 16°C en 65 %, 21°C en 70 %, 24°C en 75 %, 28°C en 85 %). Daar hij de beide factoren temperatuur en luchtvochtigheid in zijn onderzoek niet gescheiden heeft, is zijn conclusie over de invloed van deze beide factoren op de ontwikkelingssnelheid van *Myzus persicae* zonder waarde.

UVAROV (1931) heeft in zijn samenvattend werk „Insects and climate” deze publikatie als volgt gerefereerd: „Weed (1927) working on the Aphid, *Myzus persicae* Sulz., found that an increase in both the temperature and humidity accelerated metabolism, and that a reduction in both factors inhibited all metabolic processes”. SPEYER (1937), die de oorspronkelijke publikatie van WEED blijkbaar niet heeft gelezen, citeert foutief de conclusie van WEED uit UVAROV, dat de ontwikkelingssnelheid van blaadluizen afhangt „von dem Zusammenwirken von Temperatur und Feuchtigkeit”.

Ook BODENHEIMER (1947) geeft enkele opgaven over de ontwikkelingssnelheid van de appelbloedluis in Israël bij verschillende temperaturen. Hij heeft echter niet bij constante temperaturen gekweekt, doch verkreeg zijn gegevens uit 550 individuele kweken in het veld, welke kweken bijna regelmatig over het gehele jaar waren verdeeld. De ontwikkelingsduur voor een bepaalde temperatuur is telkens bepaald uit de gemiddelde ontwikkelingsduur bij gelijke temperatuur-

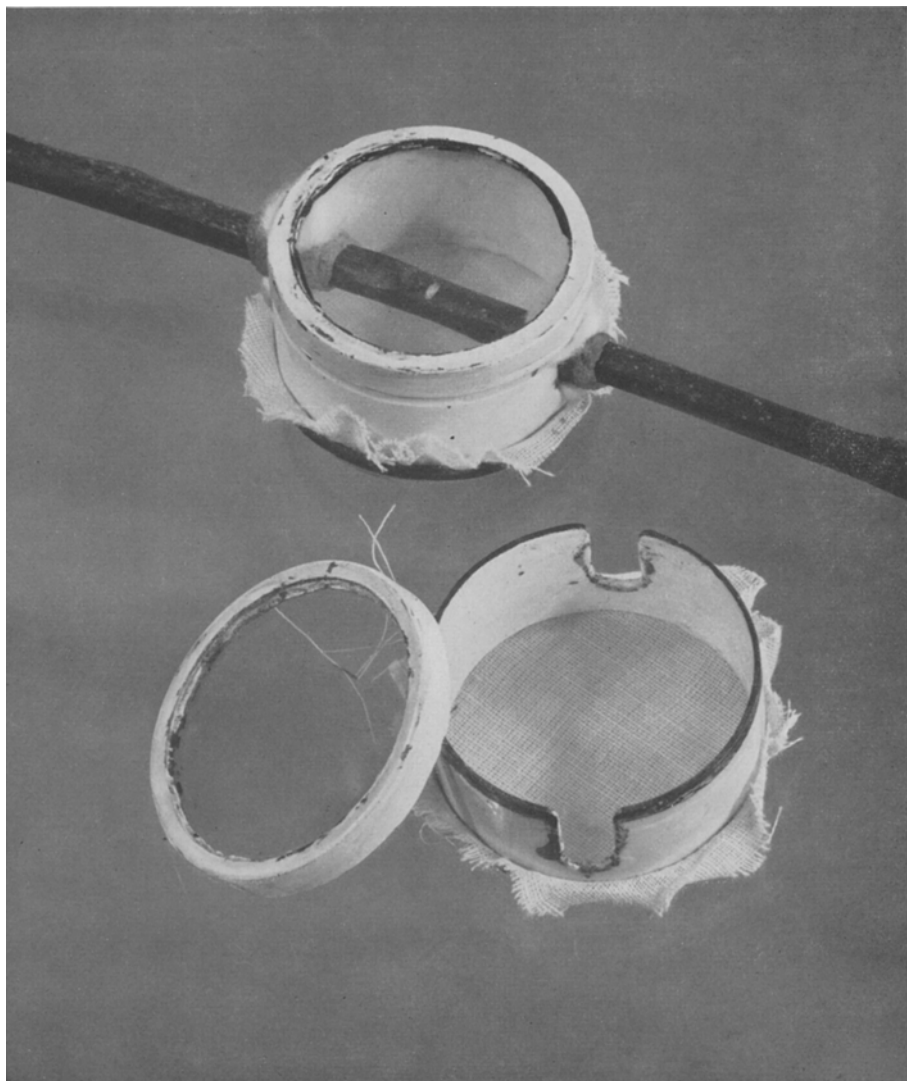


FIG. 3. Metalen doos met bodem van kaasdoek en glazen deksel om bloedluizen in het veld te kweken
Metal box with cheese-cloth bottom and glass lid for breeding woolly aphid in the field

luizen volwassen te zijn. Daarna begonnen ze reeds spoedig met het voortbrengen van jonge luizen; op de eerste dag werden als regel reeds enkele jongen voortgebracht.

Tabel 1 geeft een overzicht van de waarnemingen. De luizen zijn individueel genummerd; de nummers van de luizen in de proeven van begin 1949 zijn met A aangeduid. Het cijfer vóór de dubbele punt geeft het nummer van het kastje aan, het cijfer achter de dubbele punt de plaats in het kastje. Zijn verschillende luizen op dezelfde plaats in het kastje opgekweekt, dan zijn deze aangeduid met de letters a, b, c. Zijn ze niet gelijktijdig, doch na elkaar opgekweekt, dan is dit bovendien aangeduid met 1e en 2e generatie.

TABEL 1. Ontwikkelingsduur van *Eriosoma lanigerum* bij constante temperaturen.
Duration of development of *Eriosoma lanigerum* at constant temperatures.

	No. van de luis No. of aphid	No. van de generatie No. of generation	Temperatuur in °C Temperature in °C	Datum van infectie Date of infection	Vervellingsdata van de verschillende stadia Dates of moulting of the different instars				Ontwikkelingsduur van de verschillende stadia in dagen Duration of development of the different instars in days					
					1	2	3	4	1	2	3	4	2+3 +4	1+2 +3 +4
1948	1:2		16½°	10/2	18/2			28/2	8				10	18
	1:4			22/2	28/2			10/3	6				11	17
	3:2		26°	11/2	16/2	18/2	19/2	22/2	5	2	1	3	6	11
	3:3a	1		7/2	10/2	11/2	13/2	16/2	3	1	2	3	6	9
	3:3b	2		17/2	20/2	22/2	24/2	26/2	3	2	2	2	6	9
	3:4a	1		2/2	4/2			10/2	2				6	8
	3:4b	2		23/2	26/2	28/2	1/3	2/3	3	2	2	1	5	8
	3:5a	1		23/1	27/1	29/1	30/1	1/2	4	2	1	2	5	9
1949	3:5b	2		20/2	24/2	25/2	27/2	29/2	4	1	2	2	5	9
	A1:1a		21°	16/1	21/1	23/1	25/1	28/1	5	2	2	3	7	12
	A1:1b			16/1	22/1	24/1	27/1	29/1	6	2	3	2	7	13
	A2:3		20½°	8/1	17/1	20/1	22/1	25/1	9	3	2	3	8	17
	A2:5			22/1	25/1	27/1	30/1	2/2	3	2	3	3	8	11
	A3:1			28/1	1/2	3/2	6/2	9/2	4	2	3	3	8	12
	A3:2			24/1	28/1	30/1	2/2	5/2	4	2	3	3	8	12
	A3:3a			24/1	29/1	1/2	4/2	7/2	5	3	3	3	9	14
	A3:3b			24/1	29/1	2/2	5/2	8/2	5	4	3	3	10	15
	A3:5			16/1	22/1	25/1	27/1	30/1	6	3	2	3	8	14
	A4:1		18½°	13/1	19/1	22/1	25/1	29/1	6	3	3	4	10	16
	A4:2			23/12	2/1	5/1	8/1	12/1	10	3	3	4	10	20
	A4:3			28/1	3/1	7/2	9/2	14/2	6	4	2	5	11	17
	A4:4			24/1	30/1	2/2	6/2	10/2	6	3	4	4	11	17
	A4:5			13/1	22/1	26/1	30/1	2/2	9	4	4	3	11	20
	A6:1		17°	13/1	23/1	26/1	31/1	5/2	10	3	5	5	13	23
	A6:3			24/1	30/1	2/2	7/2	11/2	6	3	5	4	12	18
	A6:4a	1		23/12	4/1	11/1	15/1	19/1	12	7	4	4	15	27
	A6:4b	2		20/1	24/1			6/2	4				13	17
	A6:4c	2		20/1	24/1			6/2	4				13	17
	A6:5			24/1	29/1	2/2	5/2	9/2	5	4	3	4	11	16

Uit de in de tabel vermelde gegevens kunnen de volgende conclusies getrokken worden.

1. De duur van het eerste larvestadium kan bij een bepaalde constante temperatuur sterk variëren.

2. De duur van de overige larvestadia varieert bij een bepaalde constante temperatuur in veel mindere mate (uitgezonderd bij A6:4a, 2e larvestadium).

3. In het algemeen is de duur van het eerste larvestadium vrij lang ten opzichte van die van de overige stadia.

EHRENHARDT (1940b) merkt reeds op, dat de duur van het eerste larvestadium betrekkelijk lang is; hij schrijft dit toe aan het feit, dat het geruime tijd kan duren voordat de larven zich vastzuigen; de jonge luizen blijven inderdaad vaak bijzonder lang op de takken rondlopen. Hierdoor wordt het tevens begrijpelijk, waarom de infectie met pasgeboren luizen zo moeilijk gaat. Hij vindt tevens, dat de ontwikkelingsduur van het eerste stadium veel korter is als pasgeboren luizen zich vlak bij het moederdier vestigen, waar door galvorming gunstige voedingsomstandigheden op de appeltak aanwezig zijn.

Doordat de duur van het eerste larvestadium zo sterk varieert, is het moeilijk deze voor een bepaalde constante temperatuur op te geven. Bedenken we echter, dat de grote variatie in de duur van het eerste larvestadium veroorzaakt moet zijn doordat de groei pas begint, nadat de luis goed met zijn zuigactiviteit begonnen is, dan ligt de oplossing van deze moeilijkheid voor de hand. De kortste waargenomen duur van het eerste larvestadium bij een bepaalde constante temperatuur in tabel 1 moet dan het dichtste bij de ware duur liggen.

TABEL 2. Gemiddelde ontwikkelingsduur van *Eriosoma lanigerum* in dagen bij constante temperaturen.
Average duration of development of Eriosoma lanigerum in days at constant temperatures.

Temp. in °C	Kortste duur 1e larvestadium Shortest duration 1st nymphal instar	Gemiddelde duur van de 3 laatste larvestadia <i>Average duration of the 3 last nymphal instars</i>					Berekende ont- wikkelingsduur van de appel- bloedluis <i>Calculated duration of development of the woolly aphid</i>
		2	3	4	2+3+4	gemiddelde van 2e, 3e en 4e average of 2nd, 3rd and 4th	
26°	2	10/6=1,7	10/6=1,7	13/6=2,2	39/7=5,6	1,9	5,6+1,9=7½
20½°	3	19/7=2,7	19/7=2,7	21/7=3,0	59/7=8,4	2,8	8,4+2,8=11
18½°	6	17/5=3,4	16/5=3,2	20/5=4,0	53/5=10,6	3,5	10,6+3,5=14
17°	4	17/4=4,3	17/4=4,3	17/4=4,3	77/6=12,6	4,2	12,6+4,2=17

Van de series met een niet te gering aantal waarnemingen (26°C, 20½°C, 18½°C, 17°C) zijn de gegevens in tabel 2 vermeld. Uit deze tabel blijkt:

1. De duur van de drie laatste larvestadia bij een bepaalde constante temperatuur is in grote trekken gelijk.

2. De kortste duur van het eerste larvestadium bij 26°C, 20½°C en 17°C is gelijk aan de gemiddelde duur van het tweede, derde en vierde larvestadium. Slechts bij 18½°C is de kortste duur van het eerste stadium aanmerkelijk langer dan het gemiddelde van de overige larvestadia. Bij een groter aantal waarnemingen bij deze temperatuur zou echter waarschijnlijk wel een kortere duur dan 6 dagen waargenomen zijn.

De conclusie uit de gegevens van tabel 2 is dus, dat de duur van alle vier larvestadia van de appelbloedluis bij constante temperatuur bij benadering gelijk is.

Om nu de ontwikkelingsduur van de appelbloedluis van larve tot volwassen dier bij verschillende constante temperaturen te leren kennen, kunnen we dus de duur van het tweede tot en met het vierde larvestadium met een derde deel vermeerderen (zie tabel 2, laatste kolom; in deze tabel zijn slechts de gegevens over de ontwikkelingsduur bij een bepaalde temperatuur, berekend uit meer dan twee waarnemingen, vermeld).

In fig. 2 is de ontwikkelingssnelheid van de appelbloedluis in een grafiek uitgezet. Door de vier waarnemingspunten kan een vloeiende kromme worden getrokken, welke het verband tussen de temperatuur en de ontwikkelingsduur weergeeft.

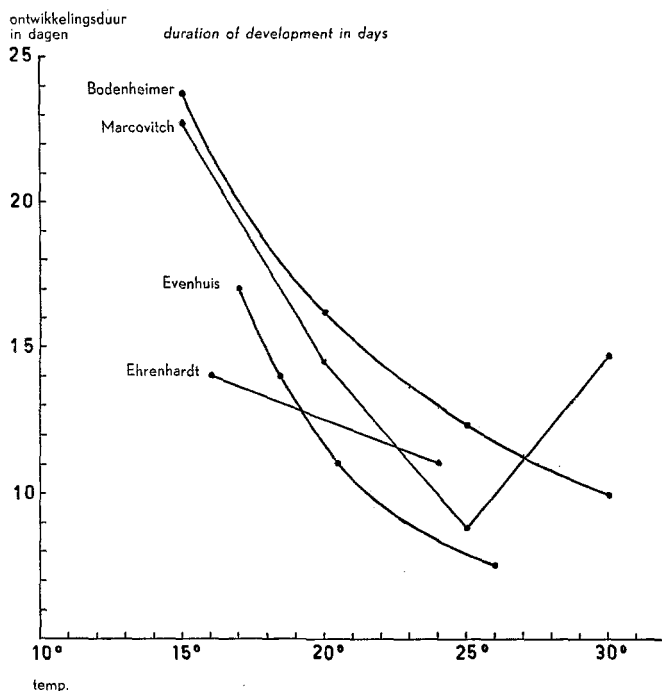


FIG. 2. Ontwikkelingsduur van *Eriosoma lanigerum* bij constante temperaturen
Duration of development of *Eriosoma lanigerum* at constant temperatures

Worden de gegevens van MARCOVITCH (1934), EHRENHARDT (1940b), BODENHEIMER (1947) en van mij met elkaar vergeleken, dan blijkt er helemaal geen overeenstemming te zijn. Deze verschillen kunnen zijn veroorzaakt: 1. door de verschillende herkomst van het proefmateriaal (resp. Tennessee, Duitsland, Israël, Nederland), 2. door een verschillende proeftechniek. BODENHEIMER heeft niet bij een constante temperatuur gekweekt; EHRENHARDT en MARCOVITCH, die onderling tot sterk verschillende resultaten komen, hebben de gehele plant in een thermostaat bij een bepaalde constante temperatuur gezet.

Bij beschouwing van de door mij verkregen resultaten moeten de volgende punten in acht worden genomen.

1. Slechts een gering gedeelte van de plant (een deel van een tak) heeft bij een hoge, ongunstige temperatuur gestaan.

2. De ontwikkelingsduur is slechts bepaald aan de gezamenlijke duur van het tweede, derde en vierde larvestadium; de totale ontwikkelingsduur is berekend, door de duur van het eerste larvestadium gelijk te stellen aan die van elk van de drie volgende stadia, welke onderling ongeveer gelijk zijn.

Over het ontwikkelingsnulpunt kan uit mijn gegevens weinig worden geconcludeerd. Volgens EHRENHARDT (1940b) ligt dit bij ongeveer 7°C ; beneden deze temperatuur had geen afscheiding van was en van honingdauw meer plaats en vervelden de larven niet meer. Volgens BODENHEIMER (1947) ligt het ontwikkelingsnulpunt bij $4,2^{\circ}\text{C}$; deze waarde is echter uit onjuiste gegevens berekend (zie blz. 9). KJELLANDER (1953) vermeldt, dat in zijn proeven bij $7-8^{\circ}\text{C}$ bijna geen luizen meer werden geboren, bij $4-5^{\circ}\text{C}$ helemaal niet meer.

Uit de door mij geconstrueerde ontwikkelingskromme ben ik geneigd om het ontwikkelingsnulpunt zeker niet beneden 7°C te plaatsen. Het laagste punt van waarneming (17°C) ligt echter te ver van het ontwikkelingsnulpunt af om daarover een nauwkeurige conclusie te rechtvaardigen.

Het ontwikkelingsoptimum moet zeker boven 26°C liggen. Uit de gegevens van MARCOVITCH (1934) en van EHRENHARDT (1940b) valt hierover niets op te maken. Volgens BODENHEIMER (1947) zou boven 23°C de ontwikkelingsduur van de appelbloedluis weer worden verlengd; dit is echter niet in overeenstemming met de tabel, welke hij daarbij geeft.

3.1.1.2. Aantal generaties per seizoen

Een vrij groot aantal onderzoekers uit verschillende landen heeft waarnemingen gedaan over het aantal zich ongeslachtelijk voortplantende generaties. Onder de ontwikkelingsduur van een generatie wordt dan verstaan de tijd, die verloopt vanaf het ogenblik dat de luis geboren wordt tot het ogenblik dat zij voor de laatste maal verveld is en nakomelingen gaat voortbrengen.

LIGNIÈRES (1896) geeft voor Frankrijk 12 tot 14 generaties per jaar op; volgens MARCHAL (1928) geeft BÖRNER (1909) voor Duitsland 7 tot 10 generaties op en THIELE (1902) 14 generaties voor Z.-Duitsland. MORDWILKO (1924) schat het aantal generaties in Rusland (waarschijnlijk in de buurt van Leningrad) op 10 tot 14.

MARCHAL (1928) schat het aantal in Frankrijk (in de buurt van Parijs) volgens zijn eigen waarnemingen op 10 tot 14, waarbij hij de opmerking maakt, dat jonge luizen, die in de buurt van het moederdier opgroeien, zich sneller ontwikkelen dan die, welke voor nieuwe infecties worden gebruikt. Dit stemt overeen met de waarnemingen van EHRENHARDT (1940b) en van mij, dat bij nieuwe infecties het eerste larvestadium vaak bijzonder lang duurt (zie blz. 12).

BODENHEIMER (1947) heeft uit de door hem bepaalde gegevens over de ontwikkelingssnelheid van de appelbloedluis het aantal generaties voor een groot aantal plaatsen op aarde berekend aan de hand van gegevens over de temperatuur op die plaatsen. Het grootste aantal generaties per jaar, nl. 40, berekent hij voor Tel Aviv, het geringste aantal, nl. 13,5, voor Berlijn. Deze gegevens berusten echter op theoretische beschouwingen en zijn niet aan de praktijk getoetst.

BORG (1952) geeft voor Z.-Zweden 7 à 8 generaties op, terwijl KJELLANDER (1953) voor dezelfde streek 6 à 7 generaties vermeldt.

In ons land heb ik in een reeks van jaren in Wilhelminadorp en in Wageningen het aantal generaties van de appelbloedluis nagegaan. Daarbij werd in principe de methode van MARCHAL (1928) gevolgd. In het vroege voorjaar werd op regelmatige tijden nagegaan, wanneer de eerste jonge larven, die overwinterd hadden op de bovengrondse delen van de appel, begonnen met was af te scheiden. Deze wasafscheiding werd dus als criterium genomen voor het feit, dat de groei van de appelbloedluis in het nieuwe seizoen weer was begonnen. Na de laatste vervelling begonnen de dieren spoedig met het voortbrengen van nakomelingen. Zodra jonge luizen bij de oude werden waargenomen, werden de oude gedood. Waren de jonge luizen volwassen en hadden zij hun eerste nakomelingen voortgebracht, dan werden zij op hun beurt gedood, terwijl enkele van de jonge luizen van de nieuwe generatie in leven werden gelaten. Op deze manier kon het aantal generaties van de bloedluis tot laat in de herfst en zelfs tot in de winter worden gevolgd.

De bloedluizen bevonden zich steeds in ronde, metalen dozen, welke wit geverfd waren; het deksel was voorzien van een glaasje, de bodem van een stukje kaasdoek (fig. 3). Door een paar tegenover elkaar gelegen sleuven was het mogelijk om de doos rondom een tak te bevestigen. De openingen tussen tak en doos werden met watten opgevuld. De dozen waren zodanig opgesteld, dat ze zo weinig mogelijk door direct zonlicht werden beschenen. De luizen binnen de dozen konden niet worden bereikt door *Aphelinus mali* noch door roofvijanden. De waarnemingen geschieden om de 2 à 3 dagen (driemaal per week aan meestal 3 tot 6 dozen); laat in het seizoen, als de temperatuur sterk begon te dalen, werd veelal minder vaak gecontroleerd.

Voor sommige individuen verliep de ontwikkeling veel minder snel dan voor andere; deze dieren bevonden zich blijkbaar op een minder gunstige plaats van de voedselplant. Daarom was het niet steeds mogelijk om de ontwikkelingsduur nauwkeurig te bepalen. Ontwikkelden de luizen in de verschillende dozen zich niet even snel, dan werd steeds met de kortst waargenomen ontwikkelingsduur rekening gehouden. Bij de nieuwe infecties op de jonge loten werd op dezelfde wijze gehandeld.

De jonge luizen, die overwinterd hebben (als regel waarschijnlijk alleen in het eerste stadium), ontwikkelen zich min of meer gelijktijdig en worden ook min of meer gelijktijdig volwassen. In het veld is het ogenblik van de eerste wasafscheiding een vrij gemakkelijk waarneembaar tijdstip, evenals het ogenblik, waarop de luizen die overwinterd hebben, volwassen zijn en de eerste jonge luizen van de volgende generatie bij de moederdieren verschijnen. Daarna zijn de opeenvolgende generaties in het veld niet meer afzonderlijk te onderscheiden.

Tabel 3 geeft een overzicht van het aantal waargenomen generaties in de verschillende jaren van onderzoek. Tevens zijn in deze tabel voor elk jaar de data aangegeven, waarop de eerste wasafscheiding en de eerste nakomelingen van de generatie, die overwinterd had, werden waargenomen. Veldwaarnemingen werden in deze tijd ongeveer elke 2 à 3 dagen verricht.

Uit de gegevens kan geconcludeerd worden, dat het aantal generaties van de appelbloedluis in Nederland op 11 à 12 per jaar kan worden gesteld. De eerste wasafscheiding van de larven, die overwinterd hadden, werd steeds in de tweede

TABEL 3. Veldwaarnemingen over het aantal generaties van *Eriosoma lanigerum* in Nederland.
Field observations on the number of generations of Eriosoma lanigerum in the Netherlands.

Jaar <i>Year</i>	Plaats <i>Locality</i>	Datum van eerste waargenomen wasafscheiding <i>Date of first observed secretion of wax</i>	Datum van eerste waargenomen na- komelingen van de bloedluizen, die over- winterd hebben <i>Date of first observed progeny of the aphids, that have hibernated</i>	Totaal aantal waar- genomen generaties <i>Total number of gene- rations observed</i>
1950	Wilhelminadorp	15 maart	18 april	12
1951	"	21 "	24 "	11 à 12
1952	"	17 "	21 "	11
1953	Wageningen	18 "	24 "	12
1954	"	22 "	6 mei	11
1955	"	24 "	3 "	11

helft van maart waargenomen, de eerste nakomelingen van deze generatie in de tweede helft van april of in het begin van mei.

3.1.2. Grootte van de nakomelingschap

Verschillende onderzoekers hebben de grootte van de nakomelingschap van het ongevleugelde, levendbarende wijfje van de appelbloedluis bepaald.

BAKER (1915) schat het aantal nakomelingen op ± 30 . MORDWILKO (1924) vermeldt, dat één wijfje van de bloedluis in de zomer tot 50 nakomelingen kan voortbrengen. MARCHAL (1928) vermeldt als het aantal nakomelingen van een drietal wijfjes, dat hij onderzocht, resp. 133, 118 en 109. DE FLUITER (1931) vermeldt een gemiddeld aantal nakomelingen van 34 per wijfje over een periode van 9 dagen. MARCOVITCH (1934) geeft op als gemiddeld aantal nakomelingen bij 15°C: 117,6 (gemiddelde van 15 wijfjes), bij 20°C: 119¹ (17 wijfjes), bij 25°C: 93,5 (20 wijfjes), bij 30°C: 6,6 (16 wijfjes).

EHRENHARDT (1939a) vermeldt een bijzondere methodiek om het aantal nakomelingen van de appelbloedluis te bepalen. Hij toonde aan, dat het niet nodig is om de nakomelingschap uitsluitend te bepalen aan de jonge luizen welke geboren worden; het is ook mogelijk de nakomelingschap van een bloedluis op een zeker ogenblik te bepalen door het aantal geboren luizen op te tellen bij de nog aanwezige embryonen, mits op dat ogenblik de begincellen in de ovarioelen geen nieuwe eicellen meer afsnoeren. Het vrouwelijke geslachtsorgaan bestaat nl. uit 8 ovarioelen, welke in twee groepen van vier in een kort oviduct uitmonden. De beide oviducten komen weer uit in een korte, brede uterus, welke in een dwarse vulva eindigt. De eicellen worden regelmatig afgesnoerd van de begincellen, waarvan er telkens één aan het begin van elke ovariool aanwezig is. In één ovariool zijn dus alle embryonale ontwikkelingsstadia van pas afgesnoerde eicel tot volledige larve aanwezig. De afsnoering van nieuwe eicellen gaat volgens EHRENHARDT slechts gedurende betrekkelijk korte tijd, 3 à 8 dagen nadat het moederdier volwassen is geworden, door. Het moederdier blijft echter jonge luizen voortbrengen tot de ovarioelen geheel uitgeput zijn. Daarna kan het dier nog enige tijd leven zonder nakomelingen voort te brengen.

EHRENHARDT (1940b) vond zodoende als gemiddelde nakomelingschap van 4 wijfjes uit zijn uitgangskweek bij 16°C (en 75–80 % relatieve luchtvochtigheid)

179 nakomelingen. Voor de nakomelingschap van deze bloedluizen vond hij als gemiddelde van 3 wijfjes 145 nakomelingen.

Bij 24°C (en 75–80 % relatieve luchtvochtigheid) heeft hij slechts twee waarnemingen, nl. één van 154 voor de uitgangskweek en één van 112 voor de generatie van nakomelingen. Dat het aantal jonge luizen van deze generatie nakomelingen steeds geringer is dan van de uitgangskweek, schrijft hij toe aan de toestand van de voedselplant, welke hoe langer hoe ongunstiger wordt voor de bloedluis.

BODENHEIMER (1947) heeft in Israël een groot aantal waarnemingen (143 stuks) over het aantal nakomelingen op appelbomen in verschillende tijden van het jaar gedaan. Hij vond aantallen, die varieerden tussen 5 en 194. BORG (1952) geeft als gemiddeld aantal van 36 wijfjes 87,1 op; als grootste aantal vond hij 197.

3.1.2.1. Aantal nakomelingen bij constante temperaturen

In het Zoölogisch Laboratorium te Groningen werden in de kamer van constante temperatuur waarnemingen gedaan over het aantal nakomelingen van het ongevleugelde, levendbarende wijfje in dezelfde kastjes als bij de bepaling van de ontwikkelingsduur bij constante temperatuur (fig. 1).

Van enkele juist volwassen wijfjes, die elk binnen een lijmring waren ingesloten, werd dagelijks het aantal jonge luizen geteld en verwijderd. De moederluis bleef als regel steeds zitten op de plaats, waar ze zich na de laatste verveling had vastgezogen. Sommige jonge luizen werden in de lijmring teruggevonden, het grootste gedeelte bevond zich echter bij het moederdier; het verwijderen van deze jonge dieren geschiedde steeds zeer voorzichtig met behulp van een prepareernaald. Omdat het moederdier soms verontrust werd, gebeurde het nogal eens dat het van haar plaats afging en in de lijmring terecht kwam. De potentiële nakomelingschap van deze verongelukte wijfjes werd dan bepaald volgens de methode van EHRENHARDT (1939a). Er werd echter zoveel mogelijk getracht om een volledige nakomelingschap van de moederdieren te verkrijgen, wat slechts in enkele gevallen gelukte. Deze moederdieren vertoonden bij sectie na de voortplantingsperiode geen embryonen meer, wat dus een bevestiging is van de bewering van EHRENHARDT (1940b), dat een bloedluiswijfje voldoende lang leeft om alle embryonen tot ontwikkeling te laten komen.

Tabel 4 geeft een overzicht van het aantal nakomelingen bij de constante temperaturen van 15½°C en 26°C en bij een temperatuur van afwisselend 15½°C en 26°C (door al of niet afknijpen van de toevoerslang van de HÖPPLER-thermostaat). Meestal werd hier de temperatuur elke dag veranderd. Bovendien is er één waarneming bij 18½°C, welke echter als individuele waarneming van betrekkelijk geringe waarde is. Evenals bij de bepaling van de ontwikkelingssnelheid werd niet getracht om de relatieve luchtvochtigheid constant te houden; ook de grootte van de nakomelingschap kan niet van deze factor afhankelijk zijn.

Uit tabel 4 kunnen de volgende conclusies worden getrokken.

1. Het gemiddelde aantal nakomelingen bij 15½°C bedraagt 170 (gemiddelde van 4 wijfjes).
2. Het gemiddelde aantal nakomelingen bij 26°C bedraagt 135 (gemiddelde van 6 wijfjes).
3. Het gemiddelde aantal nakomelingen bij alternerende temperaturen van 15½°C en 26°C bedraagt 160 (gemiddelde van 4 wijfjes).

4. Bij $15\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ werden na ongeveer 10 dagen door de begincellen van de ovariolen geen eicellen meer afgesnoerd, bij 26°C na ongeveer 10 à 12 dagen niet meer, bij alternerende temperaturen van $15\frac{1}{2}^{\circ}$ en 26°C na 6 tot 10 dagen niet meer. Globaal werden dus in alle onderzochte gevallen na 10 dagen geen nieuwe eicellen meer gevormd.

TABEL 4. Aantal nakomelingen van *Eriosoma lanigerum* bij constante temperaturen.
Number of progeny of Eriosoma lanigerum at constant temperatures.

	No. van de luis No. of aphid	Temp. in $^{\circ}\text{C}$	Voortplantings- periode Period of repro- duction		Duur van de voortplantings- periode in dagen Duration of repro- duction period in days	Aantal nakomelingen Number of progeny			Functionerende begincellen in de ovariolen al (+) of niet (-) aan- wezig Functioning cells at the beginning of ovarioles present (+) or absent (-)
			van from	tot to		larven larvae	embry- onen embryos	totaal total	
1948	1:3	$15\frac{1}{2}^{\circ}$	26/1	16/2	21	136	29	165	-
	1:2		29/2	12/3	12	99	76	175	-
	1:4		4/2	22/2	18	139	56	195	-
	1:4a		11/3	13/3	2	7	141	148	+
	1:5		6/2	15/2	9	46	154	200	+
	1:5		1/3	11/3	10	56	90	146	-
	3:1	26°	23/1	2/2	10	18	90	108	+
	3:2		29/1	11/2	13	164	4	168	-
	3:2a		23/2	7/3	13	110	0	110	-
	3:3		31/1	7/2	7	47	89	136	+
	3:3a		17/2	17/2	0	4	136	140	+
	3:3b		26/2	10/3	13	165	0	165	-
	3:4		11/2	23/2	12	106	1	107	-
	3:5		1/2	18/2	17	133	0	133	-
	3:5a		29/2	9/3	9	90	42	132	-
	2:1	$15\frac{1}{2}^{\circ}$ - 26°	10/2	1/3	20	150	7	157	-
	2:2		18/2	2/3	13	108	39	147	-
	2:3		8/2	9/3	30	178	0	178	-
	2:4a		12/2	18/2	6	27	111	138	+
	2:4b		2/3	12/3	10	87	75	162	-
1949	A4:2	$18\frac{1}{2}^{\circ}$	12/1	3/2	22	152	45	197	-

Uit een vergelijking van de punten 1 en 2 blijkt, dat de grootte van de nakomelingschap bij $15\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ en 26°C verschilt. De grootte van de nakomelingschap bij alternerende temperaturen van $15\frac{1}{2}^{\circ}$ en 26°C ligt tussen die bij $15\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ en bij 26°C in. De verschillen zijn echter tengevolge van het te geringe aantal waarnemingen in verband met de sterke schommeling niet significant ¹⁾.

De waarnemingen van EHRENHARDT (1940b) over het aantal nakomelingen in zijn uitgangskweek bij 16°C en 24°C stemmen vrij goed overeen met die van mij, hoewel ook het aantal door hem verrichte waarnemingen vrij gering is. MARCOVITCH (1934) geeft bij 25°C een veel lager aantal op (gemiddeld 93,5).

¹⁾ In deze publikatie wordt een verschijnsel significant genoemd als een betrouwbaarheidsniveau van 0,95 of hoger wordt bereikt en zeer significant als dit niveau 0,99 of hoger is.

3.1.2.2. Aantal nakomelingen bij niet constante kamertemperatuur

Ook in het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek te Wageningen werden in 1954 en 1955 bepalingen gedaan over de grootte van de nakomelingschap van de appelbloedluis. Hiertoe werden appelzaailingen uit pitten van verschillende appellrassen en van verschillende herkomst in bloempotten opgekweekt; ze werden in het laboratorium bij niet constante kamertemperatuur gehouden.

De appelboompjes werden op verschillende plaatsen op de stam met een mes verwond, waardoor het voor de jonge luizen mogelijk was om zich in het phloëm vast te zuigen. Voor de proeven werden jonge luizen gebruikt, die afkomstig waren van moederdieren uit Wageningen, welke in een petrisschaal met een stuk vochtig filtreerpapier waren gezet. De jonge luizen waren hoogstens 24 uur oud.

De opgroeiende luizen werden afzonderlijk binnen lijmringen geïsoleerd; na de laatste vervelling werden hun nakomelingen drie maal per week geteld en met een prepareernaald weggenomen. Evenals bij de in Groningen uitgevoerde proeven bij constante temperatuur, werd ook hier de moeilijkheid ondervonden, dat de moederdieren soms tijdens het wegnemen van de jonge luizen zodanig gestoord werden, dat ze hun plaats verlieten en in de lijmring terecht kwamen. Dan kon echter weer door uitprepareren van de ovaria en het tellen van de embryonen de totale nakomelingschap worden bepaald.

In tabel 5 is de nakomelingschap van 58 wijfjes weergegeven; de opgaven van de laatste 8 stuks zijn minder betrouwbaar, omdat de voedselplanten van deze wijfjes in een slechte conditie verkeerden.

Uit tabel 5 kunnen de volgende conclusies worden getrokken.

1. Van 28 wijfjes, welke hun gehele nakomelingschap als levende larven hebben voortgebracht (1a t.e.m. 19), is het gemiddelde aantal nakomelingen 149 met als uitersten 115 en 195.

2. Van 19 wijfjes, welke voortijdig zijn omgekomen en waarvan de beginzellen in de ovariolen geen eicellen meer afsnoerden op het ogenblik dat de ovaria werden uitgeprepareerd (12a t.e.m. 10e), is het gemiddelde aantal nakomelingen 151 met als uitersten 112 en 187.

3. Van drie wijfjes, welke op het tijdstip waarop de ovaria werden uitgeprepareerd nog functionerende beginzellen bezaten (21a, 28 en 29a), bedroeg het aantal nakomelingen resp. 83, 106 en 110, dus belangrijk minder dan van de wijfjes, die onder punt 1 en 2 zijn genoemd. Het wijfje met 83 nakomelingen bevatte 25 dagen nadat het begonnen was met jongen voort te brengen nog functionerende beginzellen. Deze tijd van 25 dagen is wel abnormaal lang in vergelijking met de waarnemingen bij de constante temperaturen van $15\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ en 26°C .

Uit een vergelijking van de punten 1, 2 en 3 blijkt weer duidelijk, dat het geoorloofd is om de nakomelingschap van een bloedluiswijfje op een zeker ogenblik te bepalen aan de som van de tot dat ogenblik voortgebrachte jonge luizen en het aantal nog in de ovaria aanwezige embryonen, mits de beginzellen in de ovariolen op dat ogenblik geen eicellen meer afsnoeren.

4. Het gemiddelde aantal nakomelingen van 6 wijfjes, die op voedselplanten hebben gezeten welke in een slechte conditie verkeerden en welke geen functionerende beginzellen meer bezaten (14a t.e.m. 26c), bedraagt 131 met als uitersten 98 en 162, dus niet veel minder dan de gemiddelde nakomelingschap van de

TABEL 5. Aantal nakomelingen van *Eriosoma lanigerum* op appelzaailingen bij niet constante kamertemperatuur.

	No. van de luis No. of aphid	Voortplantings- periode Reproduction period		Ge- storven Died	Aantal nakomelingen Number of progeny			Functionerende begin- cellen al (+) of niet (-) Functioning begin cells pre- sent (+) or absent (-)	Duur voortplantings- periode in dagen Duration of reproduction period in days	Ontwikkeling Development		Ontwikkelingsduur in dagen Duration of development in days	Verhouding ontwikke- lingsduur tot duur voort- plantingsperiode Ratio of period of develop-
		van from	tot to		larven larvae	embryo- nen embryos	totaal total			van from	tot to		
1954	1a	8/3	22/4	26/4	158	0	158	-	45				
"	2	15/3	6/5	10/5	131	0	131	-	52				
"	3a	19/3	26/4		128	0	128	-	38				
"	3b	12/5	16/6	19/6	156	0	156	-	35	26/4	12/5	16	46%
"	3c	7/8	30/8	4/9	166	0	166	-	23	21/7	7/8	17	74%
"	3e	1/11	29/11		115	0	115	-	28	18/10	1/11	14	50%
"	4	24/4	22/5	29/5	187	0	187	-	28				
"	5	28/4	8/6	16/6	140	0	140	-	41	3/4	28/4	25	61%
"	6a	15/5	12/6	19/6	195	0	195	-	28				
"	7b	15/5	12/6	23/6	152	0	152	-	28	1/5	15/5	14	50%
"	8	22/5	16/6	8/7	147	0	147	-	25	4/5	22/5	18	72%
"	9a	26/5	21/6	10/7	121	0	121	-	26	13/5	26/5	13	50%
"	9b	29/5	23/6	10/7	148	0	148	-	25	13/5	29/5	16	64%
"	10a	29/5	23/6	30/6	148	0	148	-	25				
"	10b	2/8	21/8	30/8	137	0	137	-	19	15/7	2/8	18	95%
"	10c	9/10	8/11	20/11	153	0	153	-	30	20/9	9/10	19	63%
"	11a	29/5	21/6	10/7	144	0	144	-	23				
"	11b	7/8	1/9	8/9	175	0	175	-	25	24/7	7/8	14	56%
"	12b	7/7	31/7	9/8	160	0	160	-	24	17/6	7/7	20	83%
"	13b	14/8	4/9	8/9	132	0	132	-	21	13/7	14/8	14	67%
"	14b	28/8	25/9	29/9	151	0	151	-	28	11/8	28/8	17	61%
1955	14c	29/3	2/5		170	0	170	-	34	18/3	29/3	11	32%
1954	15a	18/9	20/10	30/10	152	0	152	-	32	28/8	18/9	21	68%
"	15b	29/11	23/12	10/1	155	0	155	-	24	13/11	29/11	16	67%
"	16	11/10	6/11	20/11	121	0	121	-	26	20/9	11/10	21	81%
"	17	20/10	27/11	23/11	152	0	152	-	38	28/9	20/10	22	58%
1955	18	2/6	25/6		137	0	137	-	23	6/5	2/6	27	117%
"	19	2/6	27/6		133	0	133	-	25	6/5	2/6	27	108%

wijfjes, die op een voedselplant zaten welke ogenschijnlijk in een gunstige conditie verkeerde. Deze ongunstige conditie van de voedselplanten uitte zich in het bruin worden en afvallen van de bladeren; hoogstens bleven aan de top van de zaailing nog enkele kleine, groene blaadjes over. Deze symptomen traden in de meeste gevallen al op bij het begin van de voortplantingsperiode. De waarnemingen bewijzen, dat individuele bloedluizen hun levensfuncties nog lange tijd vrij goed kunnen uitoefenen als de voedselplant al in een kennelijk slechte toestand verkeert. Het ligt voor de hand om aan te nemen, dat bij een grotere hoeveelheid bloedluizen op zo'n voedselplant de levensfuncties reeds eerder verstoord zullen zijn. Het zou zelfs mogelijk kunnen zijn, dat dit bij een grote

Number of progeny of Eriosoma lanigerum on apple-seedlings at inconstant room-temperature.

	No. van de luis No. of aphid	Voortplantings-periode Reproduction period		Aantal nakomelingen Number of progeny			Functionerende begin- cellen al(+) of niet (-) aanwezig Functioning begin cells present (+) or absent (-)	Conditie voedselplant Condition of food plant	Duur voortplantings- periode in dagen Duration of reproduction period in days
		van from	tot to	larven larvae	embryo- nen embryos	totaal total			
954	12a	3/3	24/3	93	55	148	-	gezond healthy	21
"	20	19/3	26/4	111	31	142	-	"	38
"	7a	7/4	1/5	112	18	130	-	"	24
"	13a	10/4	10/5	172	1	173	-	"	30
"	21b	19/4	22/5	144	4	148	-	"	34
"	21c	5/6	19/6	90	67	157	-	"	14
"	22a	24/4	10/5	115	72	187	-	"	17
"	1b	22/5	5/6	102	51	153	-	"	17
"	23a	22/5	31/5	66	79	145	-	"	9
"	23b	19/6	30/6	111	32	143	-	"	11
"	24a	29/5	19/6	154	2	156	-	"	21
"	25a	31/7	12/	112	53	165	-	"	12
"	25c	13/10	20/10	72	55	127	-	"	7
"	25d	22/11	18/12	109	3	112	-	"	26
"	26a	2/8	16/8	100	45	145	-	"	14
"	26b	8/9	25/9	101	63	164	-	"	17
"	27a	30/8	25/9	156	10	166	-	"	26
"	27b	13/10	10/11	151	12	163	-	"	28
955	10e	29/3	9/4	119	35	154	-	"	11
954	21a	6/3	31/3	52	31	83	+	"	25
"	28	21/6	30/6	35	71	106	+	"	9
"	29a	21/8	23/8	5	105	110	+	"	2
"	14a	21/7	11/8	98	0	98	-	slecht bad	21
"	6b	31/7	16/8	133	0	133	-	"	16
"	23d	11/8	1/9	145	0	145	-	"	21
"	23c	17/7	31/7	105	27	132	-	"	14
"	24b	31/7	16/8	150	12	162	-	"	16
"	26c	6/11	27/12	106	8	114	-	"	51
"	6c	4/9	8/9	27	123	150	+	"	4
"	1c	23/8	1/9	39	99	138	+	"	9

hoeveelheid bloedluizen op één voedselplant reeds het geval is, als de ongunstige toestand van de plant uitwendig nog niet zichtbaar is (vgl. blz. 73).

Op grond van de hier vermelde resultaten kan worden aangenomen, dat de nakomelingschap van de appelbloedluis bij kamertemperatuur globaal op 150 larven mag worden gesteld. Hier zal worden aangenomen, dat dit aantal ook globaal onder gunstige veldomstandigheden in het zomerseizoen wordt voortgebracht.

3.1.3. Duur van de voortplantingsperiode

In tabel 4 zijn drie bloedluiswifjes opgenomen, welke hun nakomelingschap bij 26°C volledig als jonge larven hebben voortgebracht; de duur van de voortplantingsperiode was resp. 13, 13 en 17 dagen, dus gemiddeld 14 dagen. De ontwikkelingsduur van de appelbloedluis bij deze temperatuur is 7 à 8 dagen, d.w.z. dat de voortplantingsperiode bij deze temperatuur bijna tweemaal zo lang is als de ontwikkelingsduur.

EHRENHARDT (1940b) geeft als de duur van de voortplantingsperiode van 2 wifjes, welke bij 16°C en 75–80 % relatieve luchtvochtigheid werden gekweekt, 26 en 30 dagen op. De ontwikkelingsduur van de eerste en tweede generatie nakomelingen bedroeg onder dezelfde uitwendige omstandigheden ongeveer 14 dagen. Ook hier was dus de duur van de voortplantingsperiode ongeveer tweemaal zo groot als de ontwikkelingsduur.

In tabel 5 is de ontwikkelingsduur weergegeven van 21 bloedluiswifjes, die op gezond uitziende appelzaailingen hun volledige nakomelingschap als jonge larven hebben voortgebracht bij niet constante kamertemperatuur. In deze tabel is tevens de verhouding van de ontwikkelingsduur tot de duur van de voortplantingsperiode van deze wifjes weergegeven.

De gemiddelde duur van de voortplantingsperiode van deze 21 wifjes (1) bedraagt $580/21 = 28$ dagen, de gemiddelde ontwikkelingsduur $380/21 = 18$ dagen, dit is 65 % van de gemiddelde duur van de voortplantingsperiode.

In deze tabel is bovendien de duur van de voortplantingsperiode van 7 wifjes (2) opgegeven, waarvan de ontwikkelingsduur niet is bepaald.

In tabel 6 is de ontwikkelingsduur van 10 bloedluiswifjes (3) opgegeven, waarvan de grootte van de nakomelingschap niet is bepaald.

Voor de 28 bloedluizen van (1) en (2) bedraagt de gemiddelde duur van de voortplantingsperiode $819/28 = 29$ dagen; voor de 31 wifjes van (1) en (3) bedraagt de gemiddelde ontwikkelingsduur $572/31 = 22$ dagen.

Als dus al deze beschikbare waarnemingen, in 1954 en 1955 in het laboratorium bij kamertemperatuur gedaan, in beschouwing worden genomen, bedraagt de gemiddelde ontwikkelingsduur 63 % van de gemiddelde duur van de voortplantingsperiode. Bij de beoordeling van de nauwkeurigheid van deze

TABEL 6. Ontwikkelingsduur van *Eriosoma lanigerum* op appelzaailingen bij niet constante kamertemperatuur (aanvullende waarnemingen).

Duration of development of Eriosoma lanigerum on apple-seedlings at inconstant room-temperature (supplementary observations).

	No. van de luis <i>No. of aphid</i>	Ontwikkeling <i>Development</i>		Ontwikkelingsduur in dagen <i>Duration of develop- ment in days</i>
		van <i>from</i>	tot <i>to</i>	
1954	30	31/3	1/5	31
	22b	10/5	24/5	14
	31	7/7	26/7	19
	3d	4/9	20/9	16
	13c	15/9	4/10	20
	29a	15/9	29/9	14
	29c	15/9	4/10	19
	29d	6/10	30/10	24
	25b	28/9	18/10	21
	10d	6/11	20/11	14

verhouding moet in het oog worden gehouden: 1. dat deze waarnemingen niet bij constante temperatuur zijn uitgevoerd, doch bij wisselende kamertemperatuur, 2. dat de waarnemingen als regel slechts om de 2 à 3 dagen zijn verricht (driemaal per week). Het vrij grote aantal waarnemingen rechtvaardigt echter de conclusie, dat de ontwikkelingsduur van de appelbloedluis bij kamertemperatuur – en derhalve globaal onder veldomstandigheden gedurende het zomerseizoen – op ongeveer 2/3 van de duur van de voortplantingsperiode kan worden gesteld. Dit betekent tevens, dat bij de appelbloedluis reeds overlapping van de generaties gaat optreden, zodra de dieren, die overwinterd hebben, volwassen zijn en zelf nakomelingen gaan voortbrengen. Als deze nakomelingen volwassen zijn, zijn reeds alle ontwikkelingsstadia van de appelbloedluis in het veld aanwezig.

3.1.4. Verdeling van het aantal nakomelingen over de voortplantingsperiode

In tabel 7 is het aantal voortgebrachte nakomelingen per dag weergegeven van de drie wijfjes uit tabel 4, welke hun nakomelingen als larven hebben voortgebracht bij een constante temperatuur van 26°C.

De jonge luizen werden elke dag geteld en verwijderd, doch niet steeds op hetzelfde tijdstip. Daarom is het aantal jonge luizen, dat dagelijks werd voortgebracht, steeds door interpolatie omgerekend over de periode van 24 uur. Uit de tabel blijkt, dat het aantal larven dat per dag geboren wordt de neiging vertoont tot omstreeks het midden van de voortplantingsperiode tot een maximum te stijgen om daarna weer terug te lopen. Deze neiging wordt duidelijk als het aantal nakomelingen van de drie wijfjes per twee dagen samengenomen wordt. In fig. 4 is dit in een grafiek weergegeven.

TABEL 7. Nakomelingenproductie van 3 individuen van *Eriosoma lanigerum* bij een constante temperatuur van 26 °C.
Total number of progeny of 3 specimen of *Eriosoma lanigerum* at a constant temperature of 26 °C.

	3:2a		3:3b		3:5		Totaal aantal nakomelingen per dag van drie wijfjes Total number of progeny of three aphids a day	Totaal aantal nakomelingen per 2 dagen van 3 wijfjes Total number of progeny of three aphids every two days
	datum date	aantal nakomelingen number of progeny	datum date	aantal nakomelingen number of progeny	datum date	aantal nakomelingen number of progeny		
1948	23/2	3	26/2	4	2/2	3	10	25
	24	4	27	7	3	4	15	
	25	5	28	4	4	6	15	41
	26	9	29	11	5	7	26	
	27	7	1/3	17	6	15	39	71
	28	13	2	13	7	3	32	
	29	10	3	10	8	15	34	89
	1/3	11	4	31	9	15	55	
	2	10	5	13	10	13	36	72
	3	10	6	19	11	7	36	
	4	8	7	14	12	2	24	64
	5	9	8	13	13	18	40	
	6	9	9	7	14	12	26	44
	7	3	10	2	15	11	18	
					16	1	1	1
					17	0	0	
					18	1	1	1

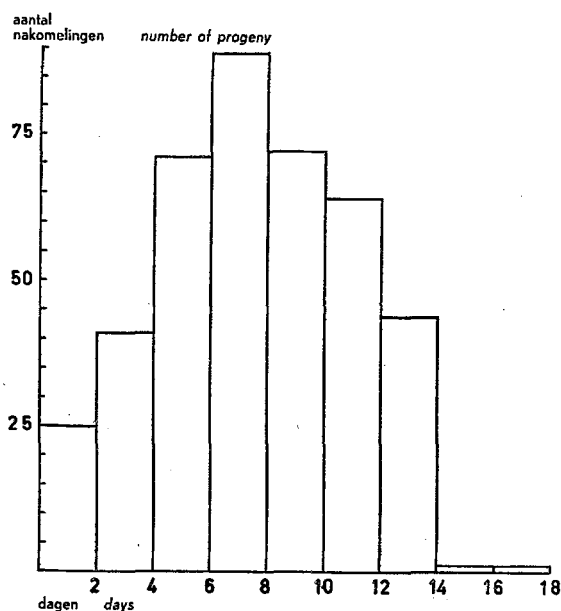


FIG. 4. Totaal aantal nakomelingen van 3 individuen van *Eriosoma lanigerum* in opeenvolgende 2-daagse perioden bij een constante temperatuur van 26°C
Total number of progeny of 3 specimen of Eriosoma lanigerum in consecutive 2-day periods at a constant temperature of 26°C

EHRENHARDT (1940b) nam bij de twee bloedluiswifjes, die bij 16°C en 75–80 % relatieve luchtvochtigheid hun nakomelingschap voortbrachten, waar, dat gedurende de voortplantingsperiode van 26 tot 30 dagen tussen de 16de tot 20ste dag het maximale aantal nakomelingen per dag werd voortgebracht.

In fig. 5 is het verloop van de nakomelingenproduktie bij wisselende kamertemperatuur van drie bloedluiswifjes uit tabel 5 in grafieken weergegeven. Het aantal door elk van de wifjes voortgebrachte nakomelingen wijkt niet sterk van het gemiddelde van 150 af. De grootte van de nakomelingschap werd om de 2 à 3 dagen (bij uitzondering na 1 dag) nagegaan. Het aantal nakomelingen, dat na verloop van elke periode van waarneming werd voortgebracht, is in rechthoeken weergegeven; de oppervlakte van elke rechthoek is evenredig met het aantal nakomelingen over die periode. Tevens is de maximum- en minimumtemperatuur over elke periode van waarneming aangegeven.

Uit deze grafieken blijkt weer, dat in het begin en aan het einde van de voortplantingsperiode de nakomelingenprodukte minder groot is dan in het midden. Bovendien is het duidelijk, dat de onregelmatigheden in de krommen als regel aan de invloed van de temperatuur moeten worden toegeschreven.

3.1.5. Wifjesindex

Voor het ongevlugelde, zich ongeslachtelijk voortplantende, levendbarende wifje, de enige vorm van de appelbloedluis in ons land, die van belang is voor de vermenigvuldiging van de soort, is de wifjesindex steeds 100 %.

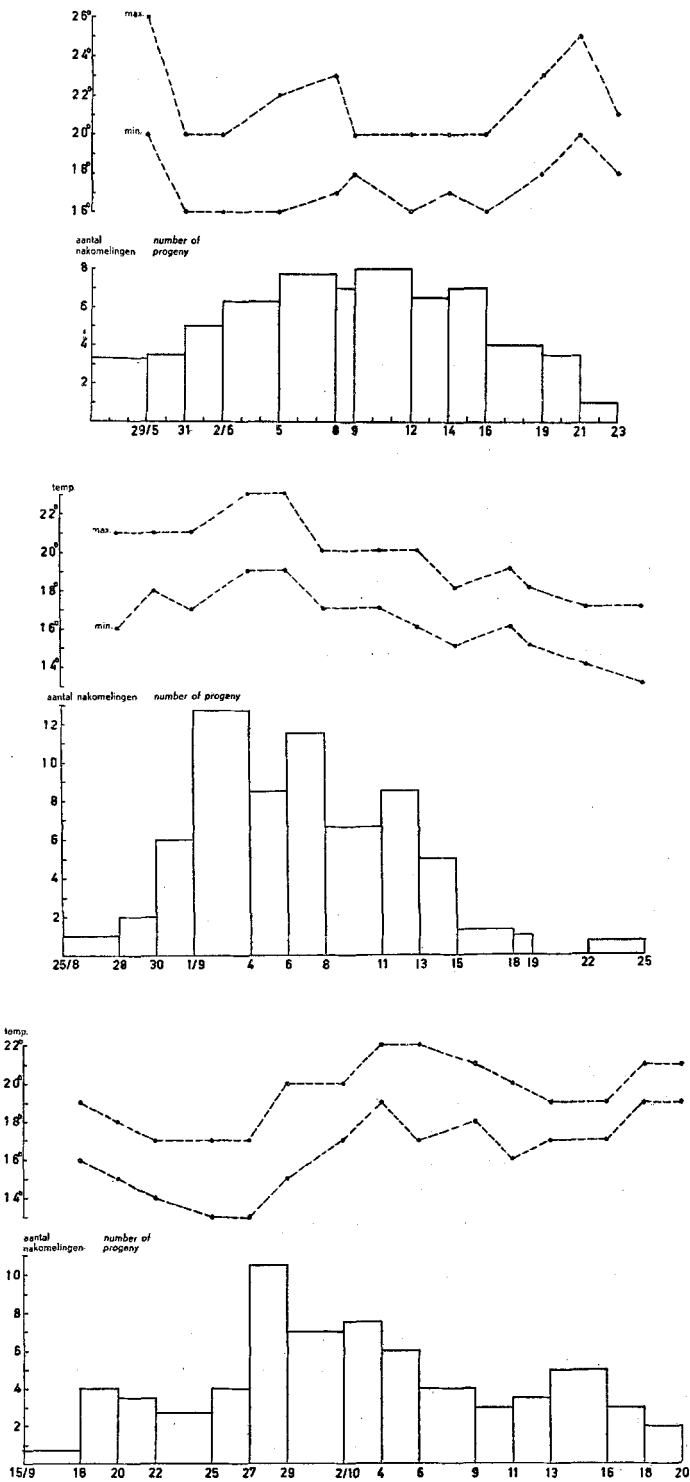


FIG. 5. Nakomelingenproductie van *Eriosoma lanigerum* bij wisselende kamertemperatuur (resp. no's 10a, 14b en 15a)
Production of progeny of Eriosoma lanigerum at inconstant room-temperature (ns. 10a, 14b and 15a resp.)

3.1.6. Samenvatting van het onderzoek over de vermeerderingscapaciteit van de appelbloedluis

De vermeerderingscapaciteit van een insekt is afhankelijk van verschillende factoren, welke hier voor de appelbloedluis zijn weergegeven.

1. De ontwikkelingsduur van pasgeboren larve tot volwassen wijfje is in fig. 2 voor enkele constante temperaturen weergegeven.

In ons land komen ongeveer 11 à 12 op elkaar volgende bloedluisgeneraties per jaar voor.

2. Het aantal nakomelingen is waarschijnlijk in enige mate afhankelijk van de temperatuur. Globaal kan echter worden aangenomen, dat een bloedluis onder gunstige veldomstandigheden in het zomerseizoen 150 larven kan voortbrengen.

3. De duur van de voortplantingsperiode kan globaal op $1\frac{1}{2}$ maal de ontwikkelingsduur worden geschat.

4. De verdeling van het aantal nakomelingen over de voortplantingsperiode verloopt volgens een kromme, die tot ongeveer het midden van de periode oploopt en daarna weer daalt. Ook nadat de laatste jonge luis is voortgebracht, kan het moederdier nog geruime tijd in leven blijven.

5. De wijfjesindex bedraagt bij het ongeveleugelde, zich ongeslachtelijk voortplantende, levendbarende wijfje steeds 100 %.

3.2. VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN DE BLOEDLUISPARASIEET

3.2.1. Ontwikkelingssnelheid

Evenals bij de appelbloedluis kan de ontwikkelingssnelheid van de bloedluisparasiet op twee manieren worden uitgedrukt, nl. 1. in de ontwikkelingsduur van pas gelegd ei tot geslachtsrijpe imago bij verschillende constante temperaturen en 2. in het aantal generaties per seizoen, gerekend vanaf het ogenblik dat de imagines in het voorjaar verschijnen tot het ogenblik, dat in het najaar de volwassen larven in diapause gaan.

3.2.1.1. Ontwikkelingsduur bij constante temperaturen

Over de ontwikkelingsduur bij constante temperaturen zijn weinig gegevens bekend. EHRENHARDT (1940a) vermeldt, dat de gehele ontwikkeling bij 16°C ongeveer een maand zou duren, bij 24°C hoogstens twee weken.

BODENHEIMER (1947) heeft in Israël uit kweken, evenals bij de bloedluis onder veldomstandigheden, gegevens verkregen over de ontwikkelingsduur bij verschillende temperaturen. Daar hij de gegevens weer voor gemiddelde, dus niet constante temperaturen heeft berekend, zijn deze opgaven in feite eveneens onjuist.

Over de duur van de verschillende stadia van de parasiet (ei-, larve- en popstadium) bij verschillende constante temperaturen is blijkbaar niets bekend. Hierover heb ik zelf proeven genomen.

Bepaald zijn de ontwikkelingsduur van: 1. het eistadium, 2. het popstadium en 3. het ei- en larvestadium samen. Uit 3 en 1 kan de ontwikkelingsduur van het larvestadium bij verschillende constante temperaturen worden berekend.

3.2.1.1.1. Duur van het eistadium

De proeven over de duur van het eistadium werden in 1948 in het Zoölogisch Laboratorium van de Rijks-Universiteit te Groningen genomen.

Enkele wijfjes van de parasiet werden bij kamertemperatuur in een petrischaal met bloedluizen gebracht. De bloedluizen bevonden zich ongeveer in het derde larvestadium. Volwassen luizen werden in deze parasiteringsproeven nooit gebruikt, omdat het voortbrengen van jonge luizen in de petrischalen hinderlijk was. Het vierde stadium was ook minder geschikt, omdat de dieren na vervelling eveneens tot het voortbrengen van nakomelingen kunnen overgaan.

Nadat de sluipwespen gedurende 1 tot $2\frac{1}{2}$ uur bij kamertemperatuur de gelegenheid hadden gehad om de luizen te beparasiteren, werden ze uit de petrischaal verwijderd. De petrischaal met de luizen werd daarna in een thermostaat geplaatst.

In de proeven werd een seriethermostaat van ZWÖLFER (1932) gebruikt. Een nadeel van deze seriethermostaat is, dat de temperatuur in de verschillende vakken meer of minder onderhevig is aan de temperatuurschommelingen van de ruimte, waarin hij is opgesteld. Hij stond nu in een kelderruimte, waarin de dagelijkse schommelingen vrij gering waren, zodat de temperatuur in de vakken gedurende een korte periode geen grotere schommeling dan 1°C vertoonde. Over een langere periode was de temperatuurschommeling daarentegen groter; zo daalde de gemiddelde temperatuur in vak 1 van 29 juli tot 8 augustus $1\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$.

Af en toe werden enige luizen uit de petrischalen gehaald en onder het binoculair met prepareernaalden opengemaakt om na te gaan hoe de ontwikkelings-toestand van het ei van de sluipwesp was. Deze eieren zijn min of meer doorzichtig, waardoor verschillende ontwikkelingsstoestanden vrij duidelijk onderscheiden kunnen worden. Een pas gelegd ei is, evenals een ei dat uit het ovarium van een sluipwespwijfje wordt geprepareerd, gevuld met een ondoorzichtige witte massa, welke er bij een 10 à 20-voudige vergroting vrij homogeen uitziet. Na 8 uur valt bij 25°C aan de buitenkant een dunne, doorzichtige laag op. Later verdwijnt deze laag en worden er in het ei donkere vlekken zichtbaar, welke in de verdere loop van de ontwikkeling veranderen. Bij 25°C is na 28 uur in het centrum nog slechts één grote, donkere vlek over. Deze is nog aanwezig op het ogenblik, dat de larve uit het ei komt, wat bij 25°C na ongeveer 36 uur het geval is. Een criterium voor het al of niet meer aanwezig zijn van de eischaal is het al of niet reageren van de larve op een mechanische prikkel (b.v. aanraken met de punt van een prepareernaald).

Na enkele oriënterende proeven kon de ontwikkelingsduur bij de verschillende temperaturen in de seriethermostaat globaal worden geschat; daarna konden nauwkeuriger waarnemingen volgen door de beparasiteerde luizen onder het binoculair uit te prepareren omstreeks de tijd, dat het uitkomen van de eieren werd verwacht. Op deze wijze kon de duur van het eistadium bij verschillende constante temperaturen vrij nauwkeurig worden bepaald.

In tabel 8 is het resultaat van de proeven weergegeven. Een nadere toelichting is echter noodzakelijk. Als voorbeeld wordt hier de bepaling van de ontwikkelingsduur bij 30°C gekozen. Op 29 juli 1948 werden enkele bloedluizen van 16.— tot 17.— uur bij kamertemperatuur aan parasitering door enkele wijfjes van *Aphelinus mali* blootgesteld. Daarna werden de parasieten uit de petrischaal verwijderd en werd de petrischaal met de luizen in de seriethermo-

TABEL 8. Duur van het eistadium van *Aphelinus mali* in uren bij constante temperaturen.
Duration of the egg-stage of Aphelinus mali in hours at constant temperatures.

Duur van de parasitering in uren bij kamertemp. <i>Duration of parasitising in hours at room-temp.</i>	Tijdstip van inzetten in de thermostaat <i>Moment of inserting in thermostat</i>	Tijdstip van controle <i>Moment of inspection</i>	Aantal aangetroffen <i>Number of</i>		Ontwikkelingsduur <i>Duration of development</i>		Temp. in °C	Ontwikkelingsduur <i>Duration of development</i>
			eieren <i>eggs</i>	larven <i>larvae</i>	hoogstens <i>at most</i>	minstens <i>at least</i>		
1	29/7/17.—	30/7/21.—	2			28	31½°	
1	29/7/17.—	31/7/10.—		2	42		31½°	
1½	2/8/11.30	3/8/17.30	1			30	31°	
1½	5/8/10.—	6/8/20.30		12	36		30°	
2	7/8/12.—	8/8/19.—		7	33		30°	
1	9/8/10.30	10/8/16.30	2	1	31	30	30°	30°: 30-31
1	4/8/15.—	6/8/10.—		3	44		24½°	
2	6/8/20.—	8/8/10.—		3	38		24½°	
1	9/8/10.30	10/8/20.30	6			34	24°	
1	9/8/10.30	10/8/21.30	5			35	24°	
1	9/8/10.30	11/8/9.30		5	48		24°	
1	12/8/20.30	14/8/8.30	6			36	24°	
1	12/8/20.30	14/8/10.—	1	2	38½	37½	24°	24°: 38
1	7/8/10.—	9/8/16.—	8	4	55	54	19½°	
1	7/8/10.—	9/8/17.30	1	4	56½	55½	19½°	
1	7/8/10.—	9/8/19.30		2	58½		19½°	19½°: 55
2	7/8/12.—	10/8/16.30	2			76½	17½°	
2	7/8/12.—	10/8/19.—	4	1	81	79	17½°	
2	7/8/12.—	10/8/21.—	2			81	17½°	
2	7/8/12.—	10/8/21.30		2	83½		17½°	17½°: 81
2½	26/7/17.—	30/7/11.30	1			90½	15°	
2½	26/7/17.—	2/8/12.—		1	165½		15°	
1	5/8/10.—	10/8/16.—	1	1	128	127	14°	
1	11/8/10.—	17/8/9.—	2	1	144	143	14°	14°: 128-143
1½	30/7/14.—	21/8/17.—	2			531	8-10°	
1½	30/7/14.—	1/9/18.—		4	796		8-10°	

staat gezet bij 31½°C. In enkele van de luizen werden op 30 juli om 21.— uur nog eieren aangetroffen, in andere op 31 juli om 10.— uur reeds larven. De duur van het eistadium bij 31½°C bedraagt dus minstens 28 uur en hoogstens 41 uur als de eieren waren gelegd vlak voordat de luizen in de thermostaat werden gezet. Maar de eieren kunnen ook gelegd zijn in het begin van het uur, waarin de bloedluizen aan parasitering (bij kamertemperatuur) werden blootgesteld; de maximale ontwikkelingsduur zou dan dus 42 uur zijn. Geheel juist is deze redenering niet, want bij kamertemperatuur verloopt de ontwikkeling van het ei veel langzamer dan bij 31½°C. Uiteindelijk werd de ontwikkelingsduur vastgesteld op 30 tot 31 uur; de temperatuur was echter inmiddels tot 30°C gedaald.

3.2.1.1.2. Duur van het popstadium

In een appelboomgaard met bloedluisaantasting te Euvelgunne (bij Groningen) werden in augustus en september van 1948 bloedluizen verzameld. Hiervan werden die luizen uitgezocht, welke wel zichtbaar beparasiteerd waren en een volwassen larve van de parasiet bevatten, doch nog niet hard en zwart (gemummificeerd) waren. Deze beparasiteerde luizen zijn gemakkelijk te herkennen aan hun geelachtige kleur en aan het feit, dat ze niet of slechts in geringe mate was afscheiden. Bovendien vertonen ze een donkere vlek, die door de huid van de luis heen schemert: de darminhoud van de parasietelarve. Het darmkanaal van de larve wordt nl. gedurende de ontwikkeling in de bloedluis niet geleidigd; dit gebeurt pas vlak vóór de verpopping, doch dan is de luis reeds dood en gemummificeerd.

Deze uitgezochte, beparasiteerde luizen werden in het laboratorium in een petrischaal bij kamertemperatuur gebracht. De luizen werden elke dag gecontroleerd. Waren ze gemummificeerd, wat meestal na één of twee dagen het geval was, dan werden ze nog dezelfde dag voor de proeven in de seriethermostaat gebruikt.

Behalve de invloed van de temperatuur werd ook de invloed van de luchtvochtigheid nagegaan. Immers, het popstadium is een ruststadium, dat geen voedsel opneemt en zodoende zijn eventuele waterverlies niet kan aanvullen. Ook bevindt de pop zich in een droog milieu binnen de huid van zijn waard, dit in tegenstelling met het ei, dat zich binnen de waard in een waterig milieu bevindt, waardoor het reeds bij voorbaat uitgesloten is, dat de luchtvochtigheid op de duur van het eistadium enige invloed zou kunnen uitoefenen.

De gemummificeerde bloedluizen werden op horlogeglazen gezet in petrischalen, waarin verschillende relatieve luchtvochtigheden heersten. Deze bedroegen bij de onderzochte temperaturen 100 % (extreem vochtig: water op de bodem van de petrischaal), 75 % (matig vochtig: verzadigde keukenzout-oplossing) en 26 tot 39 % (extreem droog: verzadigde oplossing van calciumchloride).

Een groot gedeelte van de beparasiteerde luizen bleek geen parasiet op te leveren. Deze werden daarom naderhand onder het binoculair met prepareernaalden opengemaakt en onderzocht. Daarbij bleek, dat een aantal een dode larve, pop of imago bevatte. Het grootste gedeelte van de overgebleven gemummificeerde luizen bleek echter nog een volwassen parasietelarve, welke zich niet verder ontwikkeld had, te bevatten; de darminhoud schemerde nog door de huid van de parasietelarve heen. Deze larven bevonden zich dus kennelijk in diapause. Uit het latere onderzoek zal blijken, dat de larven van *Aphelinus mali*, welke in de loop van augustus en later opgroeien, in diapause gaan.

Uit tabel 9 kunnen de volgende conclusies worden getrokken.

1. De spreiding in het uitkomen van de mannetjes en van de wijfjes bij een bepaalde luchtvochtigheid neemt van hoge naar lage temperatuur toe en is bij $16\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ en $13\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ vrij groot.

2. Bij lagere temperaturen blijkt het popstadium bij het wijfje iets langer te duren dan bij het mannetje; het verschil is significant (tekentoets).

3. Eveneens wordt bij lagere temperaturen de indruk gewekt, dat de ontwikkeling bij hogere luchtvochtigheid sneller verloopt dan bij lagere; een significant verschil kon echter niet worden aangetoond.

4. Bij hogere temperaturen (30° , $23\frac{1}{2}^{\circ}$, 19°C) is het tijdsverloop tussen twee opeenvolgende waarnemingen in verband met de korte ontwikkelingsduur waarschijnlijk te groot om het effect in 2 en 3 vermeld tot uiting te laten komen.

TABEL 9. Duur van het popstadium van *Aphelinus mali* in dagen bij constante temperaturen.
Duration of the pupal stage of Aphelinus mali in days at constant temperatures.

Temp. in °C	Relatieve luchtvoch- tigheid <i>Air moisture content</i>	Ontwikke- lingsduur in dagen <i>Duration of development in days</i>	Aantal individuen <i>Number of specimen</i>		Gemiddelde ontwikkelingsduur in dagen <i>Average du ation of development in days</i>			Totaal gemid- delde <i>Total mean</i>
			♂♂	♀♀	♂	♀	♂ + ♀	
30°	100%	8		2		8		8
	75%	8		2		8		
	26%	7		2				
		9	1		9	7	8	
23½°	100%	8	2	4				8
		7		1	8	8	8	
	75%	8	3	3	8	8	8	
	31%	8	3	3	8	8	8	
23°	31%	8		2				
		9	1	3	9	9	9	
19°	100%	11	2	1				11½
		12		1				
		13	1	1	12	12	12	
	75%	11	2	3				
		12		2	11	11	11	
	33%	11		2		12		
16½°	100%	12		4				17
		15	1					
		16	3	2				
	75%	17	1	3	16	17	16	
		16	1					
		17	5	1				
	34%	18		2	17	18	17	
		16	2					
		17	2	1				
		18	3	1				
13½°	100%	20		1	17	18	18	
		25	2					
		26		1				
		27	1	4				
	75%	31		2	26	28	27	
		25	1					
		26	1					
		29	1	1				
		30	1					
		31		1				
		32		1	28	31	29	
		32		1				
	36%	30	1	1				
		31		2				
		32	1	2				
		35	1					
		39		1	32	33	32	30

3.2.1.1.3. Gezamenlijke duur van ei- en larvestadium

Daar het niet mogelijk was om de duur van het larvestadium afzonderlijk te onderzoeken, werd de duur van het ei- en larvestadium gezamenlijk bepaald. Uit deze gegevens kan de duur van het larvestadium worden berekend door bij de verschillende temperaturen de duur van het eistadium (bepaald in 3.2.1.1.1.) af te trekken van de gezamenlijke duur van het ei- en larvestadium.

Voor de proeven werden opgepote appelzaailingen met bloedluis gebruikt. Deze zaailingen werden gezet onder lampegglazen, welke van onderen gedrukt waren in de aarde in de bloempotten en van boven werden afgesloten met een stukje kaasdoek. In een lampegglas werd overdag aan enkele wijfjes van *Aphelinus mali* gedurende enkele uren de gelegenheid gegeven om de bloedluizen te beparasiteren. Daarna werden de parasieten verwijderd en de appelzaailingen met de bloedluizen in thermostaten bij verschillende constante temperaturen gezet.

Dagelijks werd nagegaan wanneer gemummificeerde bloedluizen optraden. Tabel 10 geeft een overzicht van de waarnemingen. De temperatuur in de verschillende thermostaten was vrij goed constant; slechts in de thermostaat van 30°C liep de temperatuur af en toe enkele graden te hoog op.

Uit deze tabel blijkt, dat de gezamenlijke duur van ei- en larvestadium zeer sterk kan variëren.

CHILDS & GILLESPIE (1932) geven op, dat als de eieren op dezelfde dag gelegd zijn, het uitkomen van de wespen wel 20 dagen kan verschillen. Deze sterke variatie zal wel voornamelijk zijn oorzaak vinden in schommelingen in de duur van het larvestadium, hoewel ook de duur van het popstadium bij een bepaalde constante temperatuur sterk kan variëren (vgl. tabel 9).

3.2.1.1.4. Discussie over de ontwikkelingsduur van de bloedluisparasiet bij verschillende constante temperaturen

In fig. 6 zijn de duur van het eistadium, van het popstadium en van het ei- en larvestadium gezamenlijk bij verschillende constante temperaturen in één grafiek uitgezet en wel zodanig, dat voor de duur van deze drie verschillende grootheden een verschillende schaalverdeling is toegepast; de schalen verhouden zich respectievelijk als 1:5:5. Het blijkt dan, dat er door de punten een min of meer vloeiende kromme kan worden getrokken, die het verband aangeeft tussen de duur van de stadia en de temperatuur.

Bij de constructie van de kromme is vooral rekening gehouden met de duur van het eistadium omdat deze zo nauwkeurig mogelijk is benaderd. Slechts de duur van het popstadium bij 30°C heeft een sterk afwijkende ligging ten opzichte van de kromme; deze waarde is echter gebaseerd op de gemiddelde ontwikkelingsduur van slechts 7 individuen, waarvan 6 wijfjes (vgl. tabel 9).

Uit de grafiek kunnen de volgende conclusies worden getrokken.

1. De duur van het eistadium, die van het larvestadium en die van het popstadium zijn in grote trekken evenredig met elkaar; ze verhouden zich globaal als 1:4:5.

2. Het ontwikkelingsnulpunt moet ongeveer bij 12°C liggen, het ontwikkelingsoptimum bij 29° à 30°C. BODENHEIMER (1947) geeft als ontwikkelingsnulpunt 8,6°C op, hoewel hij vermeldt, dat de goede voorwaarden voor de ontwikkeling boven 13°C beginnen. Over het ontwikkelingsoptimum vermeldt hij niets.

Voor het verkrijgen van een indruk van de totale ontwikkelingsduur van de

TABEL 10. Gezamenlijke duur van ei- en larvestadium van *Aphelinus mali* in dagen bij constante temperaturen.
Combined duration of egg- and larval stage of Aphelinus mali in days at constant temperatures.

Temp. in °C	Datum van parasitering <i>Date of parasitising</i>	Optreden van gemummificeerde bloedluizen <i>Appearance of mummified aphids</i>		Ontwikkelingsduur <i>Duration of development</i>	Gemiddelde ontwikkelingsduur <i>Average duration of development</i>
		datum <i>date</i>	aantal <i>number</i>		
30 °C	21-22/1	27/1	18	5	5½
		28/1	8	6	
		30/1	2	8	
		1/2	1	10	
25 °C	11/1	17/1	6	6	6½
		19/1	2	8	
	29/1	3/2	2	5	
		4/2	12	6	
		6/2	1	8	
		7/2	1	9	
		8/2	1	10	
20 °C	9/1	18/1	2	9	12½
		20/1	7	11	
		21/1	1	12	
		22/1	1	13	
		23/1	1	14	
		25/1	1	16	
		28/1	1	11	
	17/1	31/1	7	14	
		1/2	1	15	
		3/2	1	17	
15 °C	7/1	25/1	1	18	
		26/1	1	19	
		28/1	1	21	
		29/1	1	22	
		31/1	2	24	
		3/2	1	27	
	22/1	11/2	2	20	
		14/2	1	23	
		16/2	1	25	
		17/2	2	26	

bloedluisparasiet bij verschillende constante temperaturen kunnen uit de grafiek aan de hand van de verhouding van de duur van de verschillende stadia de volgende waarden worden afgeleid: 30 °C: 12½ dag, 25 °C: 14½ dag, 20 °C: 22½ dag en 15 °C: 44 dagen.

3.2.1.2. Aantal generaties per seizoen

Een vrij groot aantal onderzoekers in verschillende delen van de wereld doet opgaven over het aantal generaties van de bloedluisparasiet.

LUNDIE (1924) vermeldt voor New York minstens 6 generaties. SCHANDER & KAUFMANN (1925) menen op grond van theoretische overwegingen, dat er in Duitsland minstens 10 generaties per jaar moeten voorkomen. CHILDS & GILLESPIE (1930, 1932) vermelden voor de Hood River Valley in N.W.-Amerika

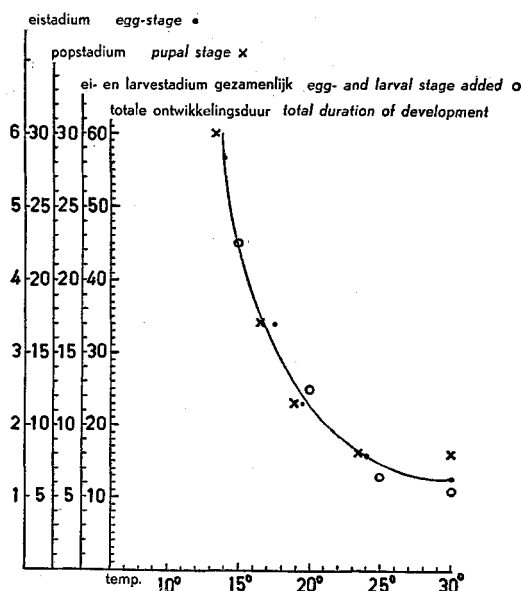


FIG. 6. Ontwikkelingsduur van *Aphelinus mali* in dagen bij constante temperaturen
Duration of development of Aphelinus mali in days at constant temperatures

7 generaties in 1929, 8 in 1930 en 9 in 1931. In de Pendsjaab (India) zouden volgens RAHMAN & KAHN (1941b) 15 generaties per jaar voorkomen.

BODENHEIMER (1947) heeft aan de hand van de door hem berekende ontwikkelingshyperbolen voor verschillende plaatsen op aarde het aantal generaties van de sluipwesp berekend op dezelfde wijze als bij de appelbloedluiz. Als uitersten geeft hij op voor Tel Aviv 18,2 en voor Greenwich 4,4.

BORG (1952) vermeldt 5 volledige generaties voor Z.-Zweden.

Gedurende enkele opeenvolgende jaren heb ik het aantal generaties van de bloedluizparasiet te Wilhelminadorp en te Wageningen bepaald. In principe werd dezelfde methode gevolgd als bij de bepaling van het aantal generaties van de appelbloedluiz; er werd weer gebruik gemaakt van de ronde metalen dozen, welke om kleine bloedluiskolonies op takken van appelbomen in het veld werden aangebracht (fig. 3). In deze dozen werden ongeveer in de tijd, dat de imagines van de parasiet in het veld verschenen, gedurende 2 à 3 dagen enkele mannetjes en wijfjes van de sluipwesp gebracht.

De bloedluizen in de dozen werden om de 2 à 3 dagen (driemaal per week) gecontroleerd totdat dode, gemummificeerde bloedluizen optraden. Deze werden buiten bewaard in flesjes, afgesloten met een prop watten en afgeschermd tegen de directe bestraling door de zon. Als de imagines van de parasiet uit deze gemummificeerde bloedluizen verschenen, werden opnieuw bloedluiskolonies in dozen om appeltakken met enkele mannetjes en wijfjes van de sluipwesp geïnfecteerd. Dit werd zo een aantal keren in het seizoen herhaald. Op een zeker tijdstip (meestal in september) traden echter gemummificeerde luizen in deze kweken op, waaruit onder veldomstandigheden in datzelfde jaar geen wespen meer konden worden opgekweekt. Werde de inhoud van deze gemummificeerde bloed-

luizen onder het binoculair bekeken, dan bleek die te bestaan uit een volwassen parasietelarve, welke zich kennelijk in diapause bevond.

In tabel 11 is het aantal opeenvolgende generaties van de parasiet weergegeven. Daar evenals bij de bepaling van het aantal generaties van de appelbloedluis enkele parallelle waarnemingen werden gedaan en de uitkomsten van de parallelle series meestal enige variatie vertoonden, wordt in de tabel slechts een globaal overzicht gegeven van de gemiddelden; ook zijn globaal de tijden opgegeven, waarop de verschillende generaties waren voltooid.

De tijd, waarin 50 % van de wespen was uitgekomen, is ontleend aan tabel 18, welke later ter sprake zal komen. Zoals uit de tabel blijkt, heeft de infectie van de bloedluiskolonies in de dozen steeds plaats gehad vóórdat het hoogtepunt van uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* in de depots was bereikt. In 1952 gebeurde dat evenwel niet; op 14 mei werden toen buiten in bloedluiskolonies gemummificeerde bloedluizen van de nieuwe generatie van parasieten waargenomen. Deze werden in glazen buizen bewaard onder veldomstandigheden en leverden tussen 1 en 5 juni wespen op van de tweede generatie. Met deze wespen werd verder gekweekt. In 1954 mislukten de eerste infecties. Daarom werden toen op 21 juni nieuwe infecties uitgevoerd, wat in vergelijking met de voorgaande jaren aan de late kant was.

In 1953 werd te Wageningen nog een gedeeltelijke zesde generatie waargenomen. Uit enkele gemummificeerde bloedluizen, geïnfecteerd door wespen van de generatie welke begin september werd uitgekweekt, verschenen nl. eind oktober nog sluipwespen. Dat deze zesde generatie niet in de andere jaren is waargenomen, kan zijn oorzaak vinden in de te geringe hoeveelheid proefmateriaal. Bij een talrijker proefmateriaal waren misschien in de loop van de herfst nog wel enkele imagines van de sluipwesp uitgekomen. Deze kunnen nl. nog laat in het seizoen verschijnen; zo kwamen in 1955 uit in het veld verzamelde gemummificeerde bloedluizen, welke onder veldomstandigheden bewaard werden, eind november nog enkele imagines van de parasiet te voorschijn.

Aangenomen kan worden, dat in Nederland als regel van de parasiet 5 generaties per jaar voorkomen, terwijl in de meeste jaren ook nog een gedeeltelijke zesde generatie kan optreden.

TABEL 11. Veldwaarnemingen over het aantal generaties van *Aphelinus mali* in Nederland.
Field observations on the number of generations of Aphelinus mali in the Netherlands.

Jaar Year	Plaats Locality	Tijd, waarop 50 % v. d. wespen is uitgekomen Time, at which 50 % of the adults had hatched	1e infectie (1e generatie) ¹⁾ 1st infection (1st generation) ¹⁾	Tijd van optreden van de eerste imagines van de latere generaties ¹⁾ Time of appearance of the first adults of the following generations ¹⁾				
				2	3	4	5	6
1950	Wilhelminadorp	18-21/5	mei II	juni II	juli I	juli V	aug. IV	—
1951	„	25-28/5	mei III	juni II	juli III	aug. III	sept. III	—
1952	„	5-7/5	—	juni I	juli I	juli V	sept. IV	—
1953	Wageningen	12-13/5	mei II	juni III	juli III	aug. I	sept. I	okt. V
1954	„	12-15/5	—	juni IV	juli IV	aug. IV	sept. III	—
1955	„	28-31/5	mei III	juni IV	juli III	aug. III	sept. V	—

¹⁾ (I = 1-6; II = 7-12; III = 13-18; IV = 19-24; V = 25-30/31).

3.2.2. Grootte van de nakomelingschap

Door enkele onderzoekers is nagegaan hoeveel eieren door één wijfje van *Aphelinus mali* kunnen worden gelegd.

LUNDIE (1924) heeft van 6 wijfjes het aantal eieren bepaald. Elk van de wijfjes werd gebracht in een doos met een glazen deksel waarin een aantal bloedluizen, die dagelijks door andere werden vervangen en op de aanwezigheid van eieren van de parasiet werden onderzocht. Hij vond de volgende aantallen: 48, 109, 100, 110, 71 en 140.

RAHMAN & KAHN (1941b), die individuele wijfjes van de parasiet om de drie dagen van verse twijgen met bloedluizen voorzagen, geven een zeer wisselend aantal eieren op. Als grootste aantal vermelden ze 220. Ze geven echter geen nadere bijzonderheden over hun methode van onderzoek, b.v. of ze het aantal eieren hebben bepaald door de luizen op eieren te onderzoeken of door naderhand het aantal gemummificeerde luizen te bepalen.

Tabel 12 geeft het resultaat weer van eigen onderzoek over de aantallen eieren, welke door 25 wijfjes van *Aphelinus mali* werden gelegd.

Voor deze proeven werden de wespen opgekweekt uit gemummificeerde bloedluizen, die bewaard werden in een petriskaal bij kamertemperatuur. Elke dag werd nagegaan of er wespen uitgekomen waren. Zodoende konden dus in de proeven wijfjes worden gebruikt, welke hoogstens 24 uur oud waren. Deze wijfjes werden elk met een mannetje in een petriskaal bij een aantal bloedluizen (meestal ± 30 of 40, ongeveer van het derde stadium) gezet. Zolang de wijfjes van de parasiet leefden, werden de luizen als regel elke dag door andere vervangen. Ze werden onder het binoculair uitgerepareerd en op de aanwezigheid van eieren onderzocht.

In een serie proeven in 1954 werden 5 wijfjes individueel uit gemummificeerde bloedluizen opgekweekt en zonder mannetje bij de bloedluizen gezet. De te beparasiteren bloedluizen waren steeds gekweekt op zaailingen, welke vrij gehouden werden van de sluipwesp.

Uit tabel 12 volgt, dat het aantal afgezette eieren sterk kan variëren. Het grootste aantal bedroeg 177.

Het gemiddelde aantal eieren per wijfje in de series van Wilhelminadorp 1947 (met mannetje), Wageningen 1954 (met mannetje), Wageningen 1954 (zonder mannetje) en Wageningen 1955 (met mannetje) bedraagt resp. 74, 100, 85 en 80, terwijl het totale gemiddelde van de 25 wijfjes 85 bedraagt.

De schommeling in het totale aantal gelegde eieren bij kamertemperatuur is dus vrij groot. Het gemiddelde van 85 kan niet zonder voorbehoud worden aanvaard. Het gemiddelde aantal eieren van de door LUNDIE (1924) onderzochte 6 wijfjes bedraagt 96.

Uit de weinige gegevens van tabel 12 valt geen verschil waar te nemen tussen het aantal eieren, dat door bevruchte en door onbevruchte wijfjes wordt gelegd.

3.2.3. Duur van de voortplantingsperiode en verdeling van het aantal afgezette eieren over deze periode

LUNDIE (1924) merkte reeds aan de 6 door hem onderzochte wijfjes van *Aphelinus mali* op, dat de voortplantingsperiode vrijwel samenvalt met de levensduur, welke sterk kan variëren. Hij vermeldt, dat het aantal eieren, dat per dag wordt gelegd, in grote trekken constant is. Alleen in de laatste dagen nam hij waar, dat het aantal per dag gelegde eieren beneden het gemiddelde lag.

TABEL 12. Grootte van de nakomelingschap van *Aphelinus mali* bij niet constante kamertemperatuur.
Number of progeny of Aphelinus mali at inconsistent room-temperature.

	Nummer van de parasiet <i>No. of parasite</i>	Aantal eieren <i>Number of eggs</i>	Voortplantings-periode <i>Reproduction period</i>		Levens-duur in dagen <i>Longevity in days</i>	Temp.		Gemiddeld aantal eieren per dag <i>Mean number of eggs a day</i>	wifje al (+) of niet wifje met mannetje (-) <i>Female with (+) or without (-) male</i>	gem. aantal eieren per wifje <i>gem. number of eggs, produced by one female</i>	gem. aantal eieren per dag <i>gem. number of eggs, produced a day</i>	gem. levensduur <i>mean longevity</i>	
			van <i>from</i>	tot <i>to</i>		max.	min.						
Wilhel-minadorp 1947	1	51	28/8	3/9	6	—	—	9	+	gem. aantal eieren per wifje 74	gem. aantal eieren per dag 11	gem. levensduur 7 dagen	mean number of eggs, produced by one female 74
	2	66	28/8	6/9	9	—	—	7	+	mean number of eggs, produced a day 11	mean longevity 7 days		
	3	70	2/9	8/9	6	—	—	12	+				
	4	98	2/9	9/9	7	—	—	14	+				
	5	76	4/9	11/9	5	—	—	11	+				
	6	54	4/9	9/9	8	—	—	11	+				
	7	105	21/9	29/9	8	—	—	13	+				
Wagenin-gen 1954	8	133	23/8	4/9	12	23°	15°	11	+	gem. aantal eieren per wifje 100	gem. aantal eieren per dag 11	gem. levensduur 9 dagen	mean number of eggs, produced by one female 100
	9	165	23/8	5/9	13	23°	15°	13	+	mean number of eggs, produced a day 11	mean longevity 9 days		
	10	42	21/8	30/8	9	20°	15°	5	+				
	11	164	13/9	24/9	11	19°	13°	15	+				
	12	32	26/10	29/10	3	20°	17°	11	+				
	13	116	29/10	10/11	12	20°	16°	10	+				
	14	46	9/11	14/11	5	20°	16°	9	+				
Wagenin-gen 1954	15	38	31/8	3/9	3	23°	18°	13	—	gem. aantal eieren per wifje 85	gem. aantal eieren per dag 9	gem. levensduur 9 dagen	mean number of eggs, produced by one female 85
	16	39	11/9	17/9	6	20°	15°	7	—	mean number of eggs, produced a day 9	mean longevity 9 days		
	17	69	27/9	3/10	6	21°	15°	12	—				
	18	100	29/9	7/10	8	22°	17°	13	—				
	19	177	7/10	28/10	21	21°	16°	8	—				
Wagenin-gen 1955	20	69	22/3	28/3	6	21°	15°	12	+	gem. aantal eieren per wifje 80	gem. aantal eieren per dag 11	gem. levensduur 7 dagen	mean number of eggs, produced by one female 80
	21	104	21/4	1/5	10	24°	15°	10	+	mean number of eggs, produced a day 11	mean longevity 7 days		
	22	22	26/10	31/10	5	21°	17°	4	+				
	23	10	12/11	16/11	4	21°	16°	3	+				
	24	104	14/11	23/11	9	22°	16°	12	+				
	25	69	12/12	20/12	8	23°	16°	9	+				

Totaal gemiddelde aantal eieren per wifje 85
Totaal gemiddelde aantal eieren per dag 11
Totale gemiddelde levensduur 8 dagen

Total mean number of eggs, produced by one female 85
Total mean number of eggs, produced a day by one female 11
Total mean longevity 8 days

Ook in tabel 12 valt op, dat de levensduur van de wespen sterk kan variëren. Het gemiddelde aantal eieren per dag varieert echter veel minder sterk. Uit het dagelijkse gemiddelde voor elk van de 4 groepen blijkt, dat dit gemiddelde (resp. 11, 11, 9 en 11) vrijwel constant is.

Het gemiddelde aantal eieren, dat in de proeven door één onbevucht wijfje per dag werd gelegd, bedraagt 9, dat van de bevruchte wijfjes in alle drie gevallen 11. Dit verschil is echter in verband met het geringe aantal waarnemingen en de sterke variatie van het aantal per dag gelegde eieren klein en niet significant.

In tabel 13 zijn de bepalingen, welke in 1954 en 1955 te Wageningen werden verricht, gespecificeerd weergegeven (18 stuks). Uit deze bepalingen blijkt, dat het aantal per dag gelegde eieren sterk kan variëren. Een bepaald verband met de temperatuur werd niet met zekerheid vastgesteld, hoewel bij hogere temperatuur in het algemeen meer eieren schijnen te worden afgezet dan bij lagere temperatuur. Vaak is het aantal afgezette eieren op de eerste dag al groot; in één geval werden op de eerste dag geen eieren afgezet. Op de laatste vermelde datum van elke bepaling werd het wijfje dood aangetroffen. In sommige gevallen werden reeds enkele dagen vóór de dood van het wijfje geen of weinig eieren afgezet.

Hoewel de variatie in het aantal per dag gelegde eieren zeer groot is, kan uit de tabellen 12 en 13 toch het volgende worden geconcludeerd.

1. Bij min of meer constante uitwendige omstandigheden fluctueert het gemiddelde aantal afgezette eieren per dag in grote trekken om een constant niveau; bij kamertemperatuur bedraagt het gemiddelde aantal ongeveer 11.

2. Het totale aantal door één wijfje gelegde eieren hangt af van de levensduur van dat wijfje en deze kan individueel sterk wisselen.

3. Uit de 25 verrichte waarnemingen wordt tot een gemiddeld aantal van 85 eieren per wijfje besloten; de gemiddelde levensduur bedroeg in de proeven 8 dagen.

Voor de sterk variërende levensduur van het parasietewijfje geeft LUNDIE (1924) een verklaring. In het achterlijf van de bloedluis bevinden zich een paar grote klieren (DAVIDSON, 1913: wax-sac; BAKER, 1915: wax reservoir). In de klieren bevindt zich een aanzienlijke hoeveelheid vloeistof, welke bij aanraking met de lucht vrijwel onmiddellijk verhardt. Dit is gemakkelijk waar te nemen bij ontleding van een bloedluis. Deze vloeistof kan bij prikkeling van de luis door de gereduceerde siphunculi naar buiten treden. Door het vele contact, dat de parasiet met zijn waard heeft, is de kans groot, dat hij vroeg of laat met deze afscheiding in aanraking komt.

Inderdaad werd vaak bij wijfjes van *Aphelinus mali* waargenomen, dat monddelen, sprieten of poten met een harde, wasachtige stof bedekt waren. In de proeven te Wageningen was dit bij 5 van de 18 dieren met zekerheid het geval. Het is heel goed mogelijk, dat reeds kleine hoeveelheden van deze stof de dieren kunnen hinderen, waardoor het eileggen bemoeilijkt of belemmerd wordt. Het is moeilijk te beoordelen in hoeverre deze factor in het veld van belang is. Daardoor wordt het tevens moeilijk om de maximale levensduur van de parasiet met zekerheid te bepalen.

De ovaria van de in de proeven gestorven wijfjes werden onder het binoculair bekeken. Het wijfje van *Aphelinus mali* bezit 6 ovariolen, welke in twee groepen van drie in een kort oviduct uitkomen. Er valt duidelijk waar te nemen, dat de eieren in de ovariolen distaal geleidelijk in grootte toenemen.

Nu werden bij vrijwel alle onderzochte parasietewijfjes de ovaria nog geheel intact aangetroffen, dus met eieren, welke in elke ovariool distaal geleidelijk in grootte toenemen; slechts bij wijfje no. 19, dat in 21 dagen 177 eieren had gelegd, werden geen eieren meer in de ovaria aangetroffen.

Voor de vergelijking van de vermeerderingscapaciteit van de appelbloedluis en haar parasiet wil ik het aantal eieren, dat één wijfje van *Aphelinus mali* kan

TABEL 13. Eiproductie van 18 wijfjes van *Aphelinus mali* bij niet constante kamertemperatuur.
Egg-production of 18 females of Aphelinus mali at inconstant room-temperature.

	Periode van parasitering <i>Period of parasitising</i>	Temp.		Aantal gegeven waarddieren <i>Number of hosts</i>	Aantal waarddieren met <i>Number of hosts with</i>			Totaal aantal gelegde eieren <i>Total number of eggs</i>	Overschrijdings- kans ¹⁾
		max.	min.		1 ei <i>1 egg</i>	2 eieren <i>2 eggs</i>	3 eieren <i>3 eggs</i>		
8.	23-24/8	—	—	30					
	24-25/8	17	15	30	7			7	
	25-26/8	19	16	30	9			9	0,74
	26-27/8	20	18	30	19	1		21	0,999
	27-28/8	21	18	28	14			14	0,98
	28-30/8	21	18	40	21	2		25	0,99
	30-31/8	19	17	30	13			13	0,95
	31/8-1/9	21	18	28	17			17	0,998
	1-2/9	23	20	28	11			11	0,90
	2-3/9	23	20	29	13			13	0,96
	3-4/9	23	19	28	3			3	
					127	3		133	
9.	23-24/8	—	—	30	13			13	0,95
	24-25/8	17	15	30	7			7	
	25-26/8	19	16	30	11			11	0,88
	26-27/8	20	18	30	25			25	0,9999997
	27-28/8	21	18	30	17			17	0,997
	28-30/8	21	18	40	17	2		21	0,91
	30-31/8	19	17	30	11			11	0,88
	31/8-1/9	21	18	30	16			16	0,993
	1/9-2/9	23	20	29	13	1		15	0,91
	2-3/9	23	20	29	14	1		16	0,95
	3-4/9	23	19	29	13			13	0,96
	4-5/9								
					157	4		165	
10.	21-23/8	—	—	40	15			15	0,95
	23-24/8	—	—	30	8			8	0,64
	24-25/8	17	15	30	5			5	
	25-26/8	19	16	30	6			6	
	26-27/8	20	18	30	7			7	
	27-28/8	21	18	30	1			1	
	28-30/8	21	18						
					42			42	

¹⁾ Probability, that more hosts would be parasitised more than once, provided the parasite would not be able to distinguish between parasitised and unparasitised hosts.

TABEL 13. (vervolg/continued)

	Periode van parasitering <i>Period of parasitising</i>	Temp.		Aantal gegeven waarddieren <i>Number of hosts</i>	Aantal waarddieren met <i>Number of hosts with</i>			Totaal aantal gelegde eieren <i>Total number of eggs</i>	Overschrijdings- kans ¹⁾
		max.	min.		1 ei <i>1 egg</i>	2 eieren <i>2 eggs</i>	3 eieren <i>3 eggs</i>		
11.	13-14/9	18	16	38	27			27	0,999997
	14-15/9	18	15	40	13			13	
	15-16/9	18	15	39	12	1		14	
	16-17/9	19	16	37	19			19	
	17-18/9	18	16	33	11	3		17	
	18-19/9	18	15	41	10	1		12	
	19-20/9	16	15	40	12	1		14	
	20-21/9	17	15	32	15	1		17	
	21-22/9	17	14	40	15	1		17	
	22-23/9	16	14	39	5			5	
	23-24/9	17	13	38	9			9	
12.					148	8		164	
	26-27/10	19	17	40	6			6	
	27-28/10	20	17	40	18	4		26	
	28-29/10	20	18	40					
13.					24	4		32	0,9999
	29-30/10	20	19	39	22			22	
	30-31/10	-	-	39	7			7	
	31/10-1/11	20	16	37	10			10	
	1/11-2/11	18	16	39	15			15	
	2-3/11	17	16	40	13	3		19	
	3-4/11	19	16	40	11	0	1	14	
	4-5/11	20	17	39	6	1		8	
	5-6/11	19	17	39	3		1	6	
	6-7/11	19	17	40	12	1		14	
	7-8/11	19	16	39	1			1	
14.					100	5	2	116	0,67
	9-10/11	19	16	40	12			12	
	10-11/11	19	16	38	4			4	
	11-12/11	19	17	40	9			9	
	12-13/11	20	18	40	15	1		17	
	13-14/11	20	17	39	2	1		4	
					42	2		46	
15.	31/8-1/9	21	18	28	14	1		16	
	1-2/9	23	20	31	18	2		22	
	2-3/9	23	20						
					32	3		38	

TABEL 13. (vervolg/continued)

	Periode van parasitering <i>Period of parasitising</i>	Temp.		Aantal gegeven waarddieren <i>Number of hosts</i>	Aantal waarddieren met <i>Number of hosts with</i>			Totaal aantal gelegde eieren <i>Total number of eggs</i>	Overschrijdingskans ¹⁾
		max.	min.		1 ei <i>1 egg</i>	2 eieren <i>2 eggs</i>	3 eieren <i>3 eggs</i>		
16.	11-12/9	20	17	41	24			24	
	12-13/9	18	16	39	14			14	
	13-14/9	18	16	37	1			1	
	14-17/9								
17.					39			39	
	27-28/9	18	15	39	21			21	
	28-29/9	20	18	39	15			15	
	29-30/9	19	17	39	14			14	
18.	30/9-1/10	18	17	39	13			13	
	1-2/10	20	19	39	6			6	
	2-3/10								
					69			69	
19.	29-30/9	19	17	39	4			4	
	30/9-1/10	18	17	43	6			6	
	1-2/10	20	19	40	10	1		12	0,48
	2-3/10	21	19	37	11	2		15	0,49
	3-4/10	22	21	40	19			19	0,99
	4-5/10	22	17	43	13	1		15	0,71
	5-6/10	20	19	39	17			17	0,98
	6-7/10	21	18	40	10	1		12	0,48
					90	5		100	
	7-8/10	20	18	40	11	1		13	0,58
	8-9/10	19	18	40	15	1		17	0,88
	9-10/10	20	17	39	9	1		11	0,39
	10-11/10	18	16	40	2			2	
	11-12/10	19	17	40	13	1		15	0,75
	12-13/10	19	18	45	6			6	
	13-14/10	19	18	36	17			17	0,99
	14-15/10	18	17	40	8			8	
	15-16/10	19	18	39	5			5	
	16-17/10	20	19	40	13	3		19	0,55
	17-18/10	21	19	39	9			9	
	18-19/10	21	19	40	11			11	0,78
	19-20/10	21	19	42	7			7	
	20-21/10	20	18	36	7			7	
	21-22/10	20	19	39	9			9	
	22-23/10	20	17	40	2			2	
	23-24/10	19	18	40	7			7	
	24-25/10	19	18	40	3			3	
	25-26/10	19	16	39	4			4	
	26-27/10	19	17	39	3			3	
	27-28/10	20	17	39	2			2	
					163	7		177	

TABEL 13. (vervolg/*continued*)

	Periode van parasitering <i>Period of parasitising</i>	Temp.		Aantal gegeven waarddieren <i>Number of hosts</i>	Aantal waarddieren met <i>Number of hosts with</i>			Totaal aantal ge- legde eieren <i>Total number of eggs</i>	Overschrijdings- kans ¹⁾
		max.	min.		1 ei <i>1 egg</i>	2 eieren <i>2 eggs</i>	3 eieren <i>3 eggs</i>		
20.	22-23/3	21	16	30	17			17	
	23-24/3	21	15	30	17	1		19	
	24-25/3	—	—	30	8			8	
	25-26/3	19	15	30	17			17	
	26-27/3	—	—	30	8			8	
	27-28/3								
21.					67	1		69	
	21-22/4	20	15	30					
	22-23/4	19	17	30	11	1		13	
	23-24/4	20	19	30	19			19	
	24-25/4	19	16	30	13			13	
	25-26/4	20	16	30					
	26-27/4	21	17	29	18			18	
	27-28/4	—	—	30	13	1		15	
	28-29/4	21	19	30	12			12	
	29-30/4	24	20	30	13			13	
	30/4-1/5	23	19	30	1			1	
					100	2		104	
22.	26-27/10	21	17	30	11	2		15	
	27-28/10	21	17	30	5	1		7	
	28-31/10	20	17						
23.					16	3		22	
	12-14/11	20	18	40	8	1		10	
	14-16/11	21	16						
24.					8	1		10	
	14-15/11	21	16	30	8	1		10	
	15-16/11	21	18	30	12			12	
	16-17/11	21	19	30	21	2		25	
	17-18/11	20	19	40	16	2		20	
	18-19/11	21	19	40	12	2		16	
	19-21/11	22	19	60	15			15	
	21-23/11	22	19	40	6			6	
25.					90	7		104	
	12-13/12	19	16	30	5			5	
	13-14/12	19	17	30	12	1		14	
	14-15/12	21	17	30	8	1		10	
	15-16/12	23	19	30	2			2	
	16-17/12	20	18	30	13	1		15	
	17-19/12	20	17	80	19	2		23	
	19-20/12	20	17						
					59	5		69	

leggen, toch op gemiddeld 85 stellen; deze eieren werden dan afgezet over een periode van 8 dagen als gemiddelde levensduur bij kamertemperatuur. Strikt genomen is dat niet geheel juist, omdat de potentiële levenduur van het parasietewijfje langer is en daardoor meer eieren kunnen worden gelegd. Daar echter ook in het veld de sterfte van de wijfjes tengevolge van aanraking met het secreet van de siphunculi een grote rol zal spelen, lijkt me voor de vergelijking van de vermeerderingscapaciteit van bloedluis en parasiet een gemiddelde van 85 eieren beter verantwoord dan het aannemen van het maximale aantal van 177.

3.2.4. Wijfjesindex

SPRENGEL (1928, 1931a) geeft op, dat in de streek, waar hij zijn onderzoek deed (Duitsland: de Pfalz), betrekkelijk weinig mannetjes werden aangetroffen (van 283 individuen waren 32 mannetjes). EHRENHARDT (1940a) vond een geslachtsverhouding 1:1. BODENHEIMER (1947) verkreeg in zijn kweken in Israël 10 tot 20 % mannetjes. BORG (1952) geeft op, dat in Z.-Zweden de wijfjesindex tussen 59 en 77 % ligt, met een gemiddelde van 67 %.

In verschillende jaren werden te Wilhelminadorp en te Wageningen waarnemingen over de wijfjesindex verricht. Deze zijn in tabel 14 en 15 verwerkt.

Tabel 14 geeft de aantallen mannetjes en wijfjes weer, die gekweekt werden uit gemummificeerde bloedluizen, welke in het voorafgaande winterseizoen waren verzameld in appelboomgaarden. De wijfjesindex schommelt tussen 38 en 60 %; het gemiddelde bedraagt 49 %.

Tabel 15 geeft een overzicht van de mannetjes en wijfjes, die gekweekt waren uit gemummificeerde bloedluizen, die op verschillende tijdstippen in het zomerseizoen verzameld waren. De wijfjesindex schommelt hier eveneens vrij sterk (tussen 57 en 80 %); het gemiddelde bedraagt 66 %.

De wijfjesindex blijkt dus in het zomerseizoen iets hoger te zijn dan in het vroege voorjaar; het verschil is significant (parametervrije toets van WILCOXON).

Daar juist in streken met een warm klimaat een hoge wijfjesindex wordt vermeld (vgl. SPRENGEL, 1928, 1931a; BODENHEIMER, 1947), ligt het voor de hand om te denken aan een oorzakelijk verband tussen een hoge temperatuur en een hoge wijfjesindex.

Bij insekten wordt het geslacht door het chromosomengarnituur bepaald. Meestal is bij één van de beide geslachten een ongepaard x-chromosoom of een x- en een y-chromosoom aanwezig, waar men bij het andere geslacht een paar gelijke x-chromosomen aantreft (vgl. WEBER, 1954); de wijfjesindex moet dan ongeveer 50 % zijn.

Van verschillende *Hymenoptera* is echter bekend, dat het mannetje het haploïde aantal chromosomen bezit, het wijfje het diploïde aantal. Dit betekent, dat uit bevruchte eieren wijfjes ontstaan, uit onbevruchte mannetjes (arrhenotokie parthenogenese); de wijfjesindex kan in dit geval dus elke waarde bezitten tussen 0 % en 100 %.

Volgens FLANDERS (1943) is geen enkel *Hymenopteron* bekend, waarbij de mannetjes uit bevruchte eieren ontstaan; wel zijn er *Hymenoptera* bekend, die zich geheel of vrijwel geheel parthenogenetisch voortplanten en waarbij dus uit onbevruchte eieren wijfjes ontstaan.

Aangezien de geslachtsverhouding van *Aphelinus mali* sterk van 50 % kan afwijken, ligt het voor de hand om te veronderstellen, dat ook hier uit onbevruchte eieren mannetjes en uit bevruchte eieren wijfjes ontstaan.

TABEL 14. Wijfjesindex van de generatie van *Aphelinus mali*, die overwinterd heeft (vgl. tabel 17).

Proportion of females of Aphelinus mali of the hibernating generation (cf. table 17).

Jaar Year	Plaats Locality	Aantal mannetjes Number of males	Aantal wijfjes Number of females	Totaal aantal Total number	Wijfjesindex Proportion of females
1950	Wilhelminadorp	146	92	238	38%
1951	"	82	125	207	60%
1952	"	148	150	298	50%
1953	Wageningen	107	129	236	55%
1954	"	132	70	202	35%
1955	"	118	158	376	57%

Gemiddelde wijfjesindex *Average proportion of females*

49%

LUNDIE (1924), MARCHAL (1929) en BORG (1952) kregen als nakomelingschap van onbevruichte wijfjes uitsluitend mannetjes; SPRENGEL (1928, 1931b) vermeldt echter, dat hij van onbevruichte wijfjes zowel manlijke als vrouwelijke wespen verkreeg.

Op het terrein van het Zoölogisch Laboratorium te Groningen werden in de zomer van 1948 op appelboompjes enkele bloedluiskolonies op de takken inge-hoed volgens de reeds beschreven methode (fig. 3). In vier van deze dozen werd een wijfje van *Aphelinus mali* gezet, nadat eerst was vastgesteld, dat er zich in de dozen geen beparasiteerde bloedluizen bevonden. De parasietewijfjes waren afzonderlijk opgekweekt uit gemummificeerde bloedluizen.

Na enige tijd verschenen in de kolonies in de dozen gemummificeerde bloed-luizen; hieruit werden resp. 1, 14, 11 en 19 manlijke wespen verkregen. Tege-lijkertijd waren ook 4 wijfjes, die gecopuleerd hadden, in 4 andere dozen gezet. Deze gaven een nakomelingschap van resp. 3 wijfjes, 7 mannetjes + 21 wijfjes, 15 mannetjes + 47 wijfjes en 6 mannetjes + 12 wijfjes.

Deze waarnemingen bevestigden dus die van LUNDIE, MARCHAL en BORG en zijn in tegenspraak met die van SPRENGEL.

Uit de juist vermelde proeven volgt, dat een onbevrucht wijfje van *Aphelinus*

TABEL 15. Wijfjesindex van *Aphelinus mali* (zomergeneraties).

Proportion of females of Aphelinus mali (summer-generations).

Jaar Year	Plaats Locality	Aantal mannetjes Number of males	Aantal wijfjes Number of females	Totaal aantal Total number	Wijfjes- index Proportion of females	Datum van verzamenen Date of collecting	Datum van uitkomen van de laatste ima- gines Date of hatching of latest adults
1951	Wilhelmina- dorp	36	100	136	74%	6/9	28/9
1952	"	41	73	114	64%	2/9	18/9
1955	Wageningen	75	113	188	60%	19/7	2/8
	"	269	456	725	63%	1/9	21/9
	"	232	307	539	57%	21/9	29/10
	"	17	68	85	80%	7/10	8/12

Gemiddelde wijfjesindex *Average proportion of females*

66%

mali uitsluitend manlijke nakomelingen voortbrengt, terwijl van een bevrucht wijfje de nakomelingschap zowel manlijk als vrouwelijk kan zijn.

3.2.5. Samenvatting van het onderzoek over de vermeerderingscapaciteit van de bloedluisparasiet

1. De ontwikkelingsduur van pas gelegd ei tot imago is in een grafiek in fig. 6 uitgezet tegelijk met de duur van het eistadium, popstadium en van het ei- en larvestadium gezamenlijk.

In ons land komen per jaar ongeveer 5 volledige opeenvolgende generaties en een gedeeltelijke zesde generatie voor.

2. Het aantal nakomelingen varieert sterk in verband met de sterk wisselende levensduur van de wijfjes. Het gemiddelde aantal gelegde eieren van 25 wijfjes bedroeg in laboratoriumproeven 85. Dit aantal kan door de grote variatie niet zonder meer als een natuurlijk gemiddelde worden aangenomen. In de verdere beschouwingen zal dit echter wel worden gedaan.

3. De duur van de voortplantingsperiode is afhankelijk van de levensduur van het wijfje en bedraagt in de proeven bij kamertemperatuur gemiddeld 8 dagen. De ontwikkelingsduur bij kamertemperatuur bedraagt ongeveer 28 à 29 dagen (fig. 6: 18°C). De gemiddelde levensduur van het wijfje is dus ongeveer 0,3 maal de ontwikkelingsduur van ei tot imago.

4. Het aantal per dag gelegde eieren schommelt om een constant niveau en bedraagt bij kamertemperatuur ongeveer 11.

5. De wijfjesindex bedraagt voor de generatie, die overwinterd heeft, ongeveer 50 %; voor de zomergeneraties ligt deze waarde iets hoger (in de proeven gemiddeld 66 %).

3.3. VERGELIJKING VAN DE VERMEERDERINGSCAPACITEIT VAN APPELBLOEDLUI EN BLOEDLUISPARASIE

Fig. 7 geeft een geschematiseerde grafische voorstelling van de vermeerderingscapaciteit van de appelbloedluis en van haar parasiet bij ongeveer 18°C. Uit een vergelijking blijkt, dat de vermeerderingscapaciteit van de appelbloedluis belangrijk groter is dan die van haar parasiet. In de eerste plaats verloopt in het onderzochte temperatuurtraject de ontwikkeling van de bloedluis sneller; de bloedluis heeft in ons land jaarlijks 11 à 12 opeenvolgende generaties, de parasiet 5 à 6. Het gemiddelde aantal nakomelingen van de bloedluis is eveneens groter dan dat van de sluipwesp (150 tegen 85). De wijfjesindex van de bloedluis bedraagt steeds 100 %, die van de parasiet ongeveer 50 % (bij de overwinterende generatie) of iets hoger (bij de zomergeneraties).

Slechts de verdeling van het aantal nakomelingen over de voortplantingsperiode is bij de parasiet iets gunstiger; deze begint immers dadelijk, nadat ze uit de pop komt, reeds een groot aantal eieren te leggen; verder kan worden aangenomen, dat dit aantal bij gelijke uitwendige omstandigheden per dag globaal constant is.

De bloedluis brengt daarentegen in de eerste periode, nadat zij volwassen is geworden, nog slechts weinig nakomelingen voort; het totale aantal nakomelingen van de bloedluis wordt bovendien voortgebracht over een veel langere periode dan bij de parasiet.

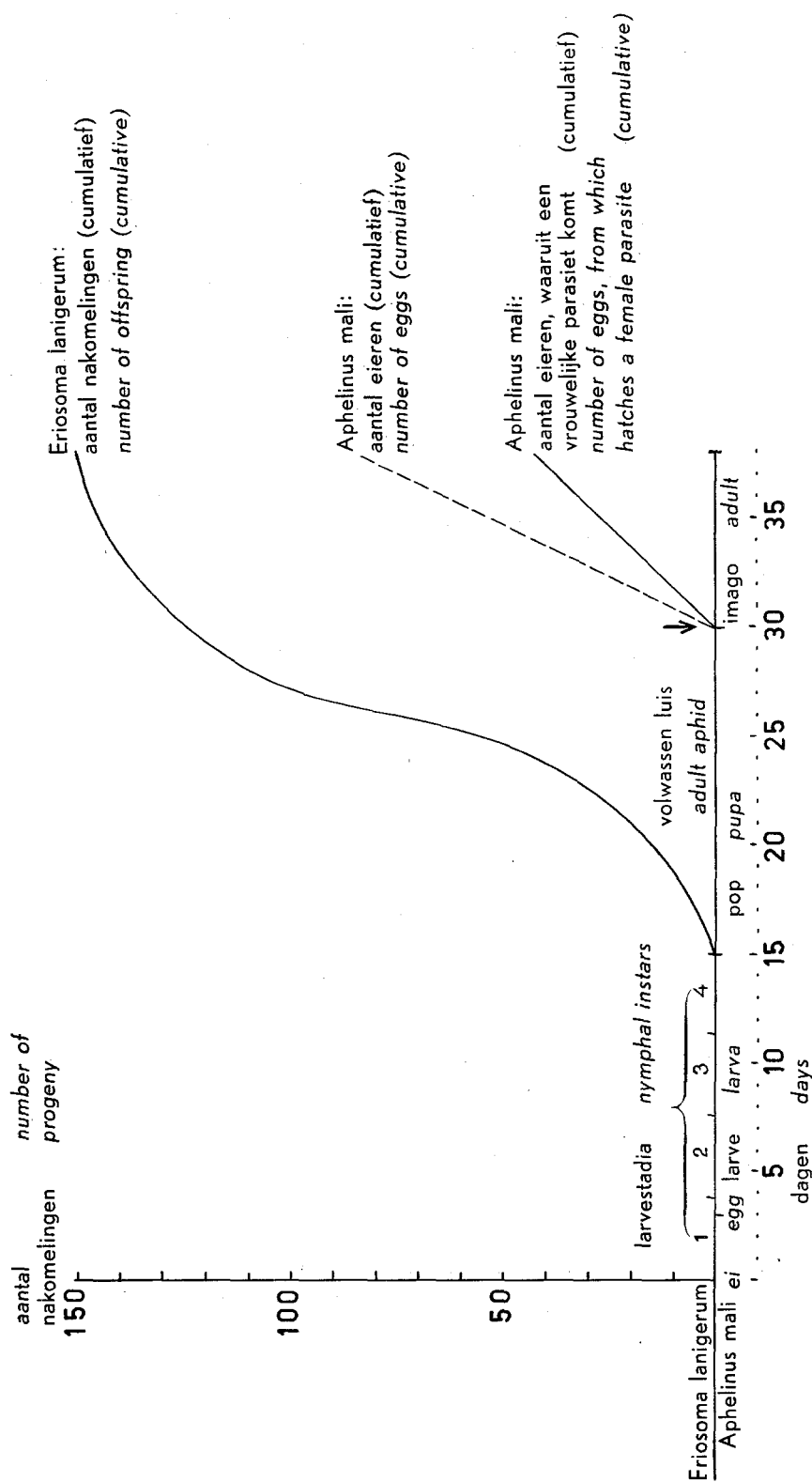


Fig. 7. Schematische vergelijking van de vermeederingscapaciteit van *Eriosoma lanigerum* en *Aphelinus mali* bij 18°C (↓ ogenblik, waarop de eerste nakomelingen van *Eriosoma lanigerum* volwassen zijn)
Diagrammatic comparison of the capacity of increase of *Eriosoma lanigerum* and *Aphelinus mali* at 18°C (↓ moment, at which the first progeny of *Eriosoma lanigerum* reaches maturity)

4. FENOLOGIE VAN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET

4.1. FENOLOGIE VAN DE APPELBLOEDLUIS

In tabel 3 zijn enkele waarnemingen vermeld over de eerste afscheiding van nieuwe waspluizen na de winter. Als regel kunnen we aannemen, dat deze afscheiding in de tweede helft van maart begint. Daar de appelbloedluis als regel vrijwel alleen als larve van het eerste stadium overwintert, moeten de luizen van deze generatie min of meer gelijktijdig opgroeien. Zodra deze luizen volwassen zijn (ongeveer eind april of begin mei), beginnen ze met jongen voort te brengen. Daar de duur van de voortplantingsperiode langer is dan de ontwikkelingsduur, zullen de eerste jonge luizen reeds volwassen zijn als de luizen, die overwinterd hebben, nog bezig zijn met het voortbrengen van jongen, d.w.z. dat in de tweede generatie, dus in de loop van mei, alle ontwikkelingsstadia in het veld kunnen worden gevonden. De achtereenvolgende generaties van de appelbloedluis overlappen elkaar dan ook geheel (zie blz. 23).

De ontwikkeling van de appelbloedluis gaat door, zolang de uitwendige omstandigheden gunstig zijn. Tot in december kan men soms nog wasafscheiding bij de oude luizen in het veld waarnemen.

4.2. FENOLOGIE VAN DE BLOEDLUISPARASIET

Zoals reeds vermeld werd, overwintert de parasiet als volwassen larve binnen de harde, zwarte huid van de dode, gemummificeerde bloedluis. De winter wordt doorgebracht in een echte diapause. In het voorjaar wordt deze diapause opgeheven; de volwassen larve ledigt dan zijn darmkanaal (dit is steeds een eenvoudig criterium waardoor vastgesteld kan worden dat een volwassen larve in het voorjaar niet meer in diapause verkeert). De donkere darminhoud schemert dan niet meer door de huid heen, maar binnen de gemummificeerde bloedluis vindt men dan de harde, zwarte uitwerpselen.

Tussen 20 april en 25 mei 1951 werden te Wilhelminadorp om de 2 à 3 dagen (driemaal per week) in een boomgaard gemummificeerde bloedluizen verzameld van takken van appelbomen, waarop zich het vorige seizoen een vrij ernstige bloedluisaantasting had ontwikkeld. Deze gemummificeerde luizen werden in het laboratorium onder een binoculair met behulp van een paar prepareernaalden opengemaakt, waarna de inhoud onderzocht werd.

Een gedeelte bleek een dode larve, pop of imago van de parasiet te bevatten, meestal in min of meer verdroogde toestand. Van de gemummificeerde luizen met een levende inhoud werden er op elke datum 100 onderzocht en in de volgende rubrieken ingedeeld:

1. volwassen larve in diapause: de donkere darminhoud schemert duidelijk door de huid van de parasiet heen,
2. prepupa: de darminhoud is geloosd en dus is de diapause opgeheven; de uitwerpselen zijn in de vorm van vaste, zwarte korrels binnen de huid van de waard te vinden,

3. popstadium I: pop nog geheel ongepigmenteerd,
4. popstadium II: ogen oranje of lichtbruin gepigmenteerd,
5. popstadium III: ogen donker gepigmenteerd,
6. popstadium IV: ook andere delen van de pop min of meer gepigmenteerd,
7. imago.

Deze verschillende stadia zijn niet altijd gemakkelijk te onderscheiden; vooral de onderscheiding van popstadium II en III was niet steeds goed door te voeren.

TABEL 16. Verloop van de ontwikkeling van de volwassen larven van *Aphelinus mali*, die overwinterd hebben. Wilhelminadorp, 1951.
Development of the full-grown larvae of Aphelinus mali after hibernating.

		april					mei												
		20	23	26	28	30	2	4	7	9	11	13	16	18	21	23	25		
diapause	<i>diapause</i>	51	18	12	8	6	8	3	1	1		1			1				
prepupa	<i>prepupa</i>	47	51	41	33	20	14	6	4	1	2	1			1				
pop I	<i>pupa I</i> (without pigmentation)		30	37	47	59	40	37	22	19	21	15	9	1		1			
pop II	<i>pupa II</i> (eyes orange or lightbrown)	2	1	10	12	15	38	44	55	58	49	32	20	10	5	3			
pop III	<i>pupa III</i> (eyes dark)							10	18	20	23	41	47	55	19	14	6		
pop IV	<i>pupa IV</i> (other parts too pig- mentated)									1	5	8	18	30	51	47	51		
imago	<i>adult</i>												2	6	4	23	35	43	

Tabel 16 geeft een overzicht van de resultaten der waarnemingen.

Op 20 april bleek, dat reeds ongeveer de helft van de larven, die overwinterd hadden, zich niet meer in diapause bevond. Op 13 mei werden de eerste imagines in de gemummificeerde luizen waargenomen. Vanaf deze datum werd het steeds moeilijker om telkens 100 gemummificeerde bloedluizen, die een levende parasiet bevatten, in de boomgaard te vinden, omdat toen blijkbaar de wespen massaal begonnen uit te komen; de bepalingen werden daarom na 25 mei gestaakt. Vanaf ongeveer 7 mei was de diapause voor vrijwel alle larven opgeheven.

Uit de tabel blijkt, dat het uitkomen van de imagines in 1951 in de loop van mei kon worden verwacht.

Over het uitkomen van de wespen van de generatie die overwinterd had, zijn in Wilhelminadorp en in Wageningen in verschillende jaren waarnemingen gedaan. Daartoe werden in de herfst en winter gemummificeerde bloedluizen in appelboomgaarden verzameld en gebracht in reageerbuizen, welke met een wattenprop werden afgesloten. Ze werden buiten bewaard, echter zodanig, dat ze niet door direct zonlicht werden beschenen. In het voorjaar werd op regelmatige tijden – meestal om de 2 à 3 dagen en in 1953 elke dag – nagegaan of imagines in de buizen waren verschenen; deze werden dan geteld en verwijderd. De resultaten van deze waarnemingen zijn in tabel 17 weergegeven; in tabel 18 zijn de waarnemingen uit tabel 17 samengevat.

TABEL 17. Uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* van de generatie, die overwinterd heeft, in van de zon afgeschermden depots.

Hatching of the adults of Aphelinus mali of the hibernating generation in glass tubes, screened from direct sunlight.

					Gesommeerd Added			% gesommeerd % added		
	Datum Date	♂♂	♀♀	Totaal Total	♂♂	♀♀	Totaal Total	♂♂	♀♀	Totaal Total
1950:										
Wilhelmina-	15 mei	18	0	18	18	0	18	12%	0%	8%
dorp:	18 „	1	1	2	19	1	20	13	1	8
500 gemum-	21 „	86	37	123	105	38	143	72	41	60
mificeerde	24 „	25	35	60	130	73	203	89	79	85
bloedluizen	27 „	5	6	11	135	79	214	92	90	90
(500 parasiti-	30 „	9	12	21	144	91	235	99	99	99
sed aphids)	2 juni	1	0	1	145	91	236	99	99	99
	5 „	1	1	2	146	92	238	100	100	100
1951:										
Wilhelmina-	23 mei	3	3	6	3	3	6	4	2	3
dorp:	25 „	19	11	30	22	14	36	27	11	17
500 gemum-	28 „	32	62	94	54	76	130	66	61	63
mificeerde	30 „	8	17	25	62	93	155	76	74	75
bloedluizen	1 juni	12	22	34	74	115	189	90	92	91
(500 parasiti-	4 „	8	10	18	82	125	207	100	100	100
sed aphids)										
1952:										
Wilhelmina-	2 mei	1	0	1	1	0	1	1	0	0
dorp:	3 „	0	0	0	1	0	1	1	0	0
475 gemum-	5 „	27	26	53	28	26	54	19	17	18
mificeerde	7 „	83	65	148	111	91	202	75	61	68
bloedluizen	9 „	23	33	56	134	124	258	91	83	87
(475 parasiti-	11 „	12	25	37	146	149	295	99	99	99
sed aphids)	13 „	2	0	2	148	149	297	100	99	100
	15 „	0	1	1	148	150	298	100	100	100
1953:										
Wageningen:	5 mei	5	1	6	5	1	6	5	1	3
725 gemum-	6 „	7	0	7	12	1	13	11	1	6
mificeerde	7 „	1	0	1	13	1	14	12	1	6
bloedluizen	8 „	5	2	7	18	3	21	17	2	9
(725 parasiti-	9 „	42	15	57	60	18	78	56	14	33
sed aphids)	10 „	2	2	4	62	20	82	58	16	35
	11 „	4	4	8	66	24	90	62	19	38
	12 „	9	12	21	75	36	111	70	27	47
	13 „	1	12	13	76	48	124	71	37	53
	14 „	18	45	63	94	93	187	88	72	79
	15 „	10	19	29	104	112	216	97	85	91
	16 „	2	5	7	106	117	223	99	91	94
	17 „	0	6	6	106	123	229	99	95	97
	18 „	0	4	4	106	127	233	99	99	99
	19 „	1	1	2	107	128	235	100	99	100
	20 „	0	0	0	107	128	235	100	99	100
	21 „	0	1	1	107	129	236	100	100	100
1954:										
Wageningen:	12 mei	79	12	91	79	12	91	60	17	45
500 gemum-	15 „	44	33	77	123	45	168	93	64	83

TABEL 17. (vervolg/continued)

					Gesommeerd Added			% gesommeerd % added		
	Datum Date	♂♂	♀♀	Totaal Total	♂♂	♀♀	Totaal Total	♂♂	♀♀	Totaal Total
mificeerde bloedluizen (500 parasiti- sed aphids)	17 mei	6	17	23	129	62	191	98%	89%	95%
	19 „	1	3	4	130	65	195	98	93	97
	22 „	2	5	7	132	70	202	100	100	100
1955:										
Wageningen:	18 mei	2	0	2	2	0	2	2	0	1
1000 gemum- mificeerde	21 „	0	0	0	2	0	2	2	0	1
	23 „	2	0	2	4	0	4	3	0	2
bloedluizen	25 „	19	3	22	23	3	26	19	2	9
(1000 parasiti- sed aphids)	28 „	9	6	15	32	9	41	27	6	15
	31 „	52	81	133	84	90	174	71	57	63
	2 juni	21	37	58	105	127	232	89	80	84
	4 „	9	22	31	114	149	263	94	94	95
	6 „	3	7	10	117	156	273	99	99	99
	8 „	1	1	2	118	157	275	100	99	100
	11 „	0	1	1	118	158	276	100	100	100

TABEL 18. Uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* van de generatie, die overwinterd heeft, in van de zon afgeschermdde depots (samenvatting van tabel 17).
Hatching of the adults of Aphelinus mali from the hibernating generation in glass tubes, screened from direct sunlight (summary of table 17).

Jaar Year	Plaats Locality	Uitkomen van de eerste wespen <i>Hatching of the first adults</i>	Uitkomen van 50 % van de wespen <i>Period in which 50 % of the adults hatched</i>	Uitkomen van de laatste wespen <i>Hatching of the latest adults</i>
1950	Wilhelminadorp	15 mei	18–21 mei	5 juni
1951	„	23 mei	25–28 mei	4 juni
1952	„	2 mei	5–7 mei	15 mei
1953	Wageningen	5 mei	12–13 mei	21 mei
1954	„	12 mei	12–15 mei	22 mei
1955	„	18 mei	28–31 mei	11 juni

Uit tabel 18 blijkt, dat in de 6 jaren van onderzoek het uitkomen van de eerste wespen tussen 2 en 23 mei, dat van de laatste wespen tussen 15 mei en 11 juni plaats vond. De waarnemingen over de eerste en de laatste wespen zijn niet van grote betekenis, omdat het uitkomen van één enkel, afwijkend individu een datum belangrijk kan wijzigen. Belangrijker is het ogenblik, dat 50 % van de wespen is uitgekomen; deze data liggen voor de 6 jaren tussen 7 en 31 mei. In de achtereenvolgende jaren blijkt het verschil in uitkomen dus vrij belangrijk te zijn. Als regel komt het merendeel van de wespen echter in mei uit.

Het blijkt, dat de mannetjes in het begin van de periode van uitkomen soms belangrijk in de meerderheid zijn (proterandrie). In de proeven van 1950, 1953, 1954 en 1955 is dit verschijnsel zeer significant, in die van 1951 niet significant, in die van 1952 bijna significant (toets van KOLMOGOROV-SMIRNOV voor twee steekproeven voor elk van de 6 jaren van waarneming afzonderlijk). Het zou kunnen worden verklaard, doordat het popstadium van het mannetje iets korter duurt dan dat van het wijfje (zie blz. 29).

Nu rijst de vraag in hoeverre het ogenblik van uitkomen van de wespen in de depots overeenstemt met dat van de imagines in het veld. In zekere mate vinden we hierover gegevens in 1951 als we tabel 16 en 18 met elkaar vergelijken: volgens tabel 16 konden de eerste wespen in 1951 buiten vanaf 13 mei worden verwacht; de eerste wespen in het overdekte depot verschenen pas op 23 mei, dus 10 dagen later. In het veld werden de eerste wespen al op 30 april aangetroffen.

Voor dit verschil in de tijd van uitkomen zijn twee redenen denkbaar.

1. Het materiaal in de boomgaard is veel groter dan in de proef. De spreiding moet derhalve ook groter zijn, d.w.z. in het veld zullen de eerste imagines eerder verschijnen en de laatste later dan in de proef. Op deze wijze is echter het grote verschil in de tijdstippen van verschijnen tussen het depot (eerste wesp 23 mei) en het veld (eerste wesp 30 april) niet goed te verklaren.

2. De ontwikkeling in de boomgaard verloopt onder andere uitwendige omstandigheden. De depots waren wel opgesteld in de open lucht, doch niet blootgesteld aan de directe bestraling door de zon. In het voorjaar, tegen de tijd dat de diapause van de parasietlarven, die overwinterd hebben, verbroken wordt en de ontwikkeling weer voortgang vindt, zijn de appelbomen nog niet of nog vrijwel niet bebladerd. De parasieten zijn tengevolge van de directe bestraling door de zon aan een hogere temperatuur blootgesteld dan de parasietlarven in de depots. Hierdoor is de kans, dat de diapause in het veld eerder verbroken wordt, groter; de ontwikkeling verloopt ook sneller bij hogere temperatuur.

PETERSON & HAEUSSLER (1928) namen bij hun onderzoek over de vliegperiode van de vlinders van *Laspeyresia molesta* (BUSCK) en *Enarmonia pomonella* (L.), het fruitmotje, waar, dat de vlinders in het veld veel eerder verschenen dan in de depots, die tegen directe bestraling door de zon waren afgeschermd. Zij konden aannemelijk maken, dat de verwarming tengevolge van directe bestraling van de stammen en takken, waarop de volwassen larven van de genoemde vlinders overwinteren, verantwoordelijk moet zijn voor het eerder verschijnen in het veld. Hetzelfde feit is ook in Nederland voor *Enarmonia pomonella* aangetoond (EVENHUIS, 1953).

In 1952 werd te Wilhelminadorp een proef ingezet om de invloed van micro-klimatologische omstandigheden op het uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* aan te tonen. Boven op een paal, welke op een open plaats in de proeftuin in de grond was geslagen en die $1\frac{1}{2}$ meter boven de grond uitstak, werden een 5-tal vierkante stukken „hardboard” bevestigd; 4 stukken waren vertikaal geplaatst, resp. op het noorden, oosten, zuiden en westen en één stuk was horizontaal boven op de paal aangebracht. Op elk van de platen werden met „Velpon” 189 gemummificeerde bloedluizen geplakt (13 rijen van 13). Om te verhinderen, dat door weersinvloeden (regen, hagel) luizen verloren zouden gaan, werden de stukken hardboard overdekt met horregaas. Desondanks gingen nog vele gemummificeerde luizen verloren, waardoor tenslotte maar een gering aantal een sluipwesp opleverde. Een zesde stuk hardboard met opgeplakte gemummificeerde bloedluizen werd op dezelfde plaats bewaard als het depot van gemummificeerde luizen, waaraan de reeds eerder vermelde waarnemingen over het uitkomen van de wespen (tabel 17 en 18) werden verricht.

De waarnemingen geschieden meestal om de 2 à 3 dagen; dan werd nagegaan of zich onder de opgeplakte gemummificeerde bloedluizen exemplaren bevonden met een ronde opening aan de rugzijde, waardoor de parasiet naar buiten was gekomen.

TABEL 19. Uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* op stukken hardboard, geplaatst in verschillende richtingen. Wilhelminadorp, 1952.
Hatching of the adults of Aphelinus mali on hardboard plates, orientated to different directions.

Datum Date	Oorspronkelijke aantallen Original numbers						Aantallen herleid tot 30 Numbers reduced to 30						Herleide aantallen gesommeerd Reduced numbers added					
	N <i>N</i>	O <i>E</i>	Z <i>S</i>	W <i>W</i>	boven <i>above</i>	controle <i>check</i>	N <i>N</i>	O <i>E</i>	Z <i>S</i>	W <i>W</i>	boven <i>above</i>	controle <i>check</i>	N <i>N</i>	O <i>E</i>	Z <i>S</i>	W <i>W</i>	boven <i>above</i>	controle <i>check</i>
25/4		1	4		1			1	4	2	1			1	4	2	1	
28/4		1	8	3	16			14	8	12	16			15	12	14	17	
30/4		21	14	14	13			15	12	14	13			30	24	28	30	
2/5	10	20	6	1		2	7		6			2	7		30			2
3/5	3	1				1	2			1		1	9			29		3
5/5	4	1				3	2					3	11			29		6
7/5	14					9	12					9	23			29		15
9/5	6			1		5	2			1		5	25			30		20
11/5	3					10	2					9	27					29
13/5	2					2	2					1	30					30
15/5	1					2	1											
Totaal Total	43	45	32	34	30	32	30	30	30	30	30	30	30					

Tabel 19 geeft een overzicht van de waarnemingen. Daar de aantallen uitgekomen wespen op de verschillende stukken hardboard ongelijk waren, werden zij door loting tot eenzelfde aantal van 30 stuks herleid. Daardoor kon een beter overzicht worden verkregen over het verloop van het uitkomen. Uit de toepassing van de toets van KOLMOGOROV-SMIRNOV, telkens voor 2 kolommen uit de tabel, kan het volgende worden geconcludeerd.

De wespen, welke opgeplakt waren op de hardboardplaat, gericht naar het zuiden, kwamen het eerste uit; het uitkomen op de platen gericht naar het oosten, naar het westen en naar boven verschilde niet significant van elkaar. Veel later kwamen de wespen uit op de plaat, gericht naar het noorden en op de controleplaat; tussen deze beide laatste kon geen verschil worden waargenomen. De invloed van de warmte tengevolge van directe bestraling door de zon moet dus aanzienlijk zijn. In het depot (in reageerbuisen) werd het punt van 50 % uitgekomen wespen op 7 mei overschreden, in de hardboard-controle eveneens op 7 mei.

In april 1951 werden in een boomgaard te Wilhelminadorp op de takken van appelbomen gemummificeerde bloedluizen gemerkt; op gezette tijden, meestal om de 2 à 3 dagen, werden deze onderzocht op het al of niet aanwezig zijn van een opening, waardoor de imago van de parasiet zijn waard had verlaten.

TABEL 20. Uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* in de boomgaard, waargenomen aan gemerkte, gemummificeerde bloedluizen op de takken.

Hatching of the adults of Aphelinus mali in the field from marked, parasitised aphids on the branches.

Datum Date	Aantal gemummificeerde bloedluizen met uitkruip- opening van de parasiet <i>Number of parasitised aphids with emergence hole of the parasite</i>	Aantal gesommeerd <i>Number added</i>	Percentage gesommeerd <i>Percentage added</i>
30/4	1	1	1
2/5	1	2	2
4/5	0	2	2
7/5	1	3	3
9/5	0	3	3
11/5	0	3	3
13/5	4	7	6
16/5	3	10	9
18/5	1	11	9
21/5	8	19	16
23/5	18	37	31
29/5	66	103	87
1/6	10	113	96
4/6	3	116	98
6/6	2	118	100

Tabel 20 geeft een overzicht van de verrichte waarnemingen. Op 30 april werd de eerste opening in een gemummificeerde luis waargenomen. Tussen 23 en 29 mei was 50 % van de wespen uitgekomen.

In het overdekte depot werd de eerste wesp op 23 mei waargenomen; tussen 25 en 28 mei was 50 % van de wespen uitgekomen (tabel 18).

Dit betekent dus, dat de data van het eerste uitkomen, bepaald volgens de beide methoden (volgens het uitkomen van buiten gemerkte gemummificeerde

bloedluizen en van gemummificeerde bloedluizen in het depot) sterk uiteenliepen; de meerderheid van de wespen kwam echter ongeveer gelijktijdig uit. Er werd reeds opgemerkt, dat de eerste wespen in het veld op 30 april werden waargenomen; dit stemt dus goed overeen met het uitkomen van de eerste imago uit de gemerkte gemummificeerde bloedluizen op de takken.

In het bovenstaande zijn enkele methoden beschreven om de tijd van het uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali*, die als volwassen larve overwinterd hebben, te bepalen:

1. Aan een depot, dat zich in de buitenlucht bevindt, maar afgeschermd is tegen directe bestraling door de zon. De uitgekomen wespen worden hierbij op regelmatige tijden geteld.

2. Aan gemummificeerde luizen, die op platen hardboard worden geplakt. De platen worden op een paal naar verschillende richtingen opgesteld, waardoor de zon op de parasieten op deze platen een verschillende invloed kan uitoefenen. Het uitkomen heeft het eerste plaats op de plaat, welke naar het zuiden, het laatste op die, welke naar het noorden is gericht. De wespen komen op de platen, die naar het oosten, naar het westen en naar boven gericht zijn ongeveer gelijktijdig uit. Het uitkomen van de wespen kan volgens deze methode alleen worden nagegaan door de gemummificeerde luizen te onderzoeken op de openingen, waardoor de imagines van de parasiet hun waard hebben verlaten.

3. Aan gemerkte dieren in de boomgaard. Deze methode benadert het meest de werkelijkheid. In 1951, toen deze methode werd toegepast, bleek dat de datum van het eerste verschijnen zeer vroeg was; het tijdstip, waarop 50 % van de wespen was verschenen, verschilde niet veel van het tijdstip, waarop in het overdekte depot 50 % van de wespen was uitgekomen. Het uitkomen kan weer alleen worden onderzocht aan openingen in de gemummificeerde bloedluizen.

4. Directe waarnemingen aan actieve dieren in de boomgaard. Op deze manier kunnen alleen kwalitatieve waarnemingen over het eerste optreden van de parasiet in het veld worden verricht.

4.3. WAARNEMINGEN OVER DE DIAPAUSE VAN DE BLOEDLUISPARASIEET

Behalve de waarnemingen over het optreden van de eerste wespen in het veld, zijn ook waarnemingen omtrent de periode gedurende welke de wespen in het veld actief zijn van belang. Zoals reeds vermeld, gaat de volwassen larve van *Aphelinus mali* ongeveer in september in een echte diapause, waaruit hij het volgende voorjaar ontwaakt.

In 1955 werden in een appelboomgaard te Wageningen op verschillende tijdstippen in het seizoen gemummificeerde bloedluizen verzameld. De wespen werden in overdekte depots opgekweekt. De gemummificeerde bloedluizen, welke geen wespen opleverden, werden naderhand onder het binoculair onderzocht. Een gedeelte van deze gemummificeerde luizen bleek een volwassen parasietlarve te bevatten, welke zich kennelijk in diapause bevond; van de overige was de inhoud dood.

In tabel 21 is het resultaat van de waarnemingen weergegeven. Daaruit blijkt, dat het percentage volwassen larven dat in diapause gaat, in de loop van september sterk toeneemt. De periode, waarover de imagines uitkomen, neemt

TABEL 21. Waarnemingen over de tijd van in diapause gaan van *Aphelinus mali*.
Observations on time of entering into diapause in Aphelinus mali.

Datum van monstername <i>Date of sampling</i>	Aantal onderzochte gemummificeerde bloedluizen <i>Number of parasitised aphids examined</i>	Laatste wespen uitgekomen tussen <i>Last adults hatched between</i>	Aantal uitgekomen wespen <i>Number of adults hatched</i>	Aantal larven in diapause <i>Number of larvae in diapause</i>	Percentage larven in diapause, betrokken op het totale aantal levende larven <i>Percentage of larvae in diapause in relation to the total number of living larvae</i>
19/7	225	30/7 en 2/8	188	0	0
2/9	1000	24/9 en 26/9	725	15	2
21/9	1000	26/10 en 29/10	540	260	33
7/10	1000	24/11 en 8/12	92	680	88

bij de later verzamelde monsters toe. Dit ligt voor de hand omdat de gemiddelde temperatuur in september en oktober afneemt waardoor de duur van het popstadium langer wordt. Nu wordt het tevens duidelijk waarom de larven in de gemummificeerde bloedluizen, welke voor proeven over de duur van het popstadium in 1948 werden gebruikt (zie blz. 29), grotendeels in diapause waren. Deze beparasiteerde luizen waren vanaf de tweede helft van augustus verzameld als luizen met een vrijwel volwassen parasietelarve, vlak vóór het ogenblik dat de luizen stierven en zwart werden. Onder de op 17 t.e.m. 21 augustus op deze wijze verzamelde beparasiteerde bloedluizen bevond zich geen enkele, waarin de parasietelarve in diapause ging; van larven aanwezig in de vanaf 28 augustus verzamelde luizen ging echter een groot gedeelte in diapause.

Het lijkt dus aannemelijk, dat de volwassen larven van de sluipwesp vanaf eind augustus in diapause beginnen te gaan; hun aantal neemt in de loop van september snel toe.

4.4. VERGELIJKING VAN DE PERIODEN, WAARIN APPELBLOEDLUISEN EN BLOEDLUISPARASieten IN HET VELD ACTIEF ZIJN

Uit de fenologische waarnemingen omtrent *Aphelinus mali* in Nederland blijkt, dat de wespen in de loop van mei in het veld verschijnen en in de loop van september en later in diapause gaan. In deze tijd hebben zich ongeveer 5 achtereenvolgende generaties en een gedeeltelijke zesde generatie van de parasiet ontwikkeld. Toch kunnen nog lang imagines van *Aphelinus mali* in het veld verschijnen. In het depot kwam in 1955 nog tussen 21 en 24 november een wijfje uit (zie blz. 34); de temperatuur was toen echter al zo laag, dat het wijfje, dat buiten in een petrischaal met bloedluizen werd gezet, geen eieren meer legde.

Uit een vergelijking van de activiteitsperiode van de bloedluis en de bloedluisparasiet in ons land blijkt, dat die van de eerste groter is dan die van de laatste. Bij de bloedluis is geen diapause bekend; de ontwikkeling van dit insect heeft plaats als de temperatuur en de toestand van de voedselplant gunstig zijn; de activiteitsperiode van de appelbloedluis strekt zich uit van de tweede helft van maart tot in de winter. In de jaarlijkse kringloop van de parasiet daarentegen is een diapause ingeschakeld, waardoor de periode van zijn activiteit slechts duurt van begin mei tot in september of oktober.

5. WEDERZIJDSE BEÏNVLOEDING VAN APPELBLOEDLUISEN EN BLOEDLUISPARASieten

5.1. WAARDREEKS VAN DE BLOEDLUISPARASieten

In de literatuur bestaat een groot aantal opgaven over verschillende waarddieren van *Aphelinus mali*. BORG (1952) geeft een uitvoerig overzicht, waarin verschillende bladluisoorten, enkele soorten schildluizen en zelfs een *microlepidopteron* worden genoemd. Het is echter de vraag in hoeverre deze opgaven juist zijn, omdat in verreweg de meeste gevallen de opgekweekte parasieten slechts gedetermineerd zijn, zonder dat er infectieproeven mee zijn uitgevoerd. MARCHAL (1929) heeft reeds aan de juistheid van de meeste opgaven getwijfeld; BORG zelf heeft in Zweden als waard van *Aphelinus mali* alleen de appelbloedluis vastgesteld.

Door mij zijn behalve met de appelbloedluis ook proeven uitgevoerd met de volgende bladluisoorten: *Eriosoma lanuginosum* (HTG) (perebloedluis), *Myzus persicae* (SULZ.) (groene perzikluis) en *Brevicoryne brassicae* (L.) (melige koolluis).

Eriosoma lanuginosum werd in 1956 in het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek op perezaaillingen onder lampeglasten gekweekt. Deze zaailingen werden in juli geïnfecteerd met luizen, afkomstig uit iepengallen, verzameld te Honthem (Limburg). Het kweken gelukte vrij goed. Toen voldoende luizen op de planten aanwezig waren, werden enkele gebracht in een petrischaal, waarin zich enkele mannetjes en wijfjes van *Aphelinus mali* bevonden. Deze bleken de perebloedluis goed als waarddier te accepteren; er werden eieren gelegd in de luizen. Ook als appelbloedluizen en perebloedluizen gezamenlijk in één schaal werden gebracht, werden beide soorten beparasiteerd; de eieren bleken zelfs uit te komen. Nu werden ook enkele mannetjes en wijfjes van de parasiet bij de luizen op de perezaaillingen onder het lampeglas gebracht. Gemummificeerde perebloedluizen werden echter niet verkregen.

MALENOTTI (1923) vermeldt, dat *Aphelinus mali* in Italië wel met succes de perebloedluis beparasiteert. In ieder geval kan *Aphelinus mali* als parasiet van de perebloedluis in ons land niet van belang zijn, omdat deze hoofdzakelijk voorkomt op de wortels van de peer, waar de parasiet hem niet volgt, terwijl de perebloedluis slechts onder bijzondere omstandigheden (o.a. als de luchtvochtigheid voldoende hoog is) ook op bovengrondse delen van de peer kan voorkomen (DE FLUITER, 1933).

Werden exemplaren van *Myzus persicae* of *Brevicoryne brassicae* in een petrischaal samengebracht met wijfjes van *Aphelinus mali*, dan werd nooit enige belangstelling van de wespen voor de bladluizen waargenomen. Werden de luizen later onder het binoculair geprepareerd, dan werden hierin ook nooit eieren van de parasiet aangetroffen.

MARCHAL (1929) beschouwt de appelbloedluis als de normale waard van *Aphelinus mali*; hij heeft de parasiet echter ook met zekerheid gekweekt uit *Eriosoma patchae* BÖRNER, welke op iepen in de buurt van met appelbloedluis aangetaste appelbomen voorkwam, nooit echter uit andere bladluisoorten.

Er kan dus worden aangenomen, dat *Aphelinus mali* een monofage parasiet is van de appelbloedluis, *Eriosoma lanigerum*. Hoogstens enkele verwante

soorten (*Eriosoma lanuginosum* en *E. patchae*) zouden ook als waard kunnen optreden. De andere *Eriosoma*-soorten komen door hun verborgen levenswijze in gallen of op wortels als waard niet in aanmerking.

Volgens het schema van HERING (1951) is *Aphelinus mali*, als dit schema van de voeding van fytofage insekten op insektenparasieten wordt toegepast, een monofage parasiet in de tweede of derde graad.

5.2. AANTAL EIEN VAN DE BLOEDLUISPARASIEET PER WAARDDIER

LUNDIE (1924) en verschillende onderzoekers na hem vermelden, dat als regel slechts één parasiet (ei- of larvestadium) per bloedluis wordt aangetroffen, soms echter ook wel meer. Bij uitzondering trof hij eens een bloedluis met 4 eieren van de parasiet aan.

THOMPSON (1934) leidt uit door hem onderzochte beparasiteerde bloedluizen op grond van een statistische beschouwing af, dat althans sommige wijfjes van *Aphelinus mali* in staat moeten zijn om reeds beparasiteerde bloedluizen van niet beparasiteerde te onderscheiden.

Theoretische wiskundige beschouwingen over de verdeling van de door een parasiet gelegde eieren over de tot zijn beschikking staande waarddieren (voor het geval dat de parasiet al dan niet beschikt over het vermogen om beparasiteerde van niet beparasiteerde waarddieren te onderscheiden) zijn door FISKE (1910) en THOMPSON (1923) gegeven.

SALT (1934) toonde voor *Trichogramma evanescens* WESTW. op grond van statistische overwegingen aan, dat deze eiparasiet onderscheid kan maken tussen al dan niet beparasiteerde waardeieren. WALKER (1937) heeft in zijn studie over de sluipwesp *Collyria calcitrator* (GRAY.), parasiet van de halmwesp *Cephus pygmaeus* (L.), eveneens op grond van statistische overwegingen aangetoond, dat deze parasiet bij voorkeur zijn eieren legt in waarddieren, die nog geen ei van de parasiet bevatten.

Bij een oppervlakkige beschouwing van tabel 13 blijkt reeds, dat in de meeste gevallen 1 ei per waarddier wordt gelegd. Bij een statistische bewerking van de gegevens in deze tabel bleek het volgende.

1. Wanneer het aantal door de parasiet per tijdseenheid gelegde eieren $\frac{1}{4}$ of minder bedraagt van het totale aantal gegeven waarddieren, is er geen conclusie te trekken omtrent het feit, of de parasiet al dan niet in staat is om reeds beparasiteerde waarddieren van niet beparasiteerde te onderscheiden.

2. Voor de wijfjes no. 8, 9, 10, 11, 13, 18 en 19 is de z.g. overschrijdingskans berekend in de gevallen, dat het aantal gelegde eieren meer dan $\frac{1}{4}$ van het aantal gegeven waarddieren bedraagt. Deze overschrijdingskans is de kans, dat meer waarddieren tweemaal of vaker zouden worden beparasiteerd dan nu in feite het geval is geweest, aangenomen dat de parasiet geen onderscheid zou kunnen maken tussen waarddieren die wel en die niet beparasiteerd zijn en dat dus de verdeling van de eieren van de parasiet over de waarddieren volkomen van het toeval afhankelijk zou zijn. Een frequentieverdeling van de overschrijdingskansen vertoont een sterk scheef beeld met een top aan de zijde van de hoge kansen. Daaruit volgt, dat de eieren van de parasiet niet volgens het toeval over de waarddieren werden verdeeld en dat dus het parasietewijfje bij voorkeur haar eieren legt in waarddieren, die nog niet van een ei zijn voorzien.

Er bestaan echter individuele verschillen in gedrag tussen de verschillende wijfjes; zo vertoont b.v. no. 13 het verschijnsel in veel minder sterke mate.

Nu rijst de vraag op welke wijze dit onderscheidingsvermogen werkt. SALT (1937) heeft voor *Trichogramma evanescens* aangetoond, dat dit op twee manieren kan gebeuren. Het wijfje van *Trichogramma* gaat tijdens de parasiteringsactie boven op het ei zitten en laat hierop een geurstof achter. Deze geurstof is verantwoordelijk voor het feit, dat hetzelfde ei niet voor een tweede keer wordt beparasiteerd. Werd de geurstof van het ei af gewassen, dan werd dit wel voor een tweede maal door een wijfje van *Trichogramma* aanvaard; zelfs werd dan de legboor in dit ei gestoken, doch als regel werd er achteraf toch niet meer dan één ei van de parasiet in aangetroffen. Slechts bij zeer hoge parasiteringspercentages werd wel eens meer dan één ei van de parasiet in één waarde gelegd. Men zou dus moeten aannemen, dat in de legboor van het wijfje van *Trichogramma* een zintuig aanwezig is, dat op de één of andere manier het reeds aanwezig zijn van een ei van de parasiet waarneemt.

Het wijfje van *Aphelinus mali* komt vóór de parasiteringsactie slechts hoogstens door haar sprieten met haar waard in contact, tijdens de parasiteringsactie met haar legboor. De parasiteringsactie is door vele onderzoekers beschreven, o.a. uitvoerig door MARCHAL (1929).

Wordt een wijfje van de parasiet bij een aantal bloedluizen in een petrischaal gedaan, dan is haar gedrag met behulp van het binoculair gemakkelijk te volgen. Als regel loopt het dier eerst enige tijd onrustig heen en weer, totdat het vlak in de buurt van een bloedluis komt en deze opmerkt. Het staat dan met haar kop naar de bloedluis toegekeerd en beweegt snel de beide sprieten beurtelings op en neer; dit geeft de indruk, dat het het slachtoffer met de sprieten „betrommelt”. Daarna draait de parasiet zich een halve slag om, zodat ze nu met de punt van haar achterlijf naar de bloedluis gekeerd staat. Dan wordt snel de legboor uitgestoken, waarbij de toppen van de vleugels omhoog worden gedrukt; daarna probeert de parasiet met vrij snelle heen en teruggaande bewegingen van het achterlijf haar legboor door de huid van de bloedluis heen te steken. Als dit gelukt is, blijft ze gedurende geruime tijd, soms tot enkele minuten, stil in deze houding staan met de uitgestrekte legboor in de waard. Lang niet altijd wordt na het aanprikken van de waard door de parasiet een ei gelegd.

De plaats, waar de legboor in het lichaam van de luis wordt gestoken, varieert sterk; soms gebeurt dit in de kop, soms in het borststuk, soms in het achterlijf. Het ei komt echter steeds in de lichaamsholte van de luis terecht.

Een wijfje van *Aphelinus mali* werd bij een temperatuur van 19°C in een petrischaal bij 10 bloedluizen gezet. Het gedrag ten opzichte van de bloedluizen werd nauwkeurig nagegaan, waarbij tegelijk de tijd van de waarnemingen werd opgetekend. In verkorte vorm worden de waarnemingen hier weergegeven. De individuele luizen zijn aangeduid met een hoofdletter. Is deze vet, dan betekent dit, dat de parasiet haar legboor in de luis heeft gestoken; is de letter niet vet, dan betekent dat, dat de parasiet de betreffende luis alleen met de sprieten heeft „betrommeld”, doch verder geen interesse heeft getoond.

11.04 uur werd de proef ingezet; 11.15: A; 11.17: B; 11.23: C; 11.25: C; 11.27: C; 11.31: C; 11.39: D; 11.42: D; 11.44: C; 11.46: A; 11.46: B; 11.47: C; 11.51: B; 11.53: C; 11.55: D; 11.55: C; 11.55: E; 11.57: E; 11.58: E.

Om 12.— uur werden alle tien bloedluizen onder het binoculair geopend; in

A, B, D en E bleek één ei aanwezig te zijn ondanks het feit, dat B en E tweemaal waren aangeprikt. C werd vijfmaal aangeprikt, waarvan viermaal vlak achter elkaar; in C werden twee eieren aangetroffen.

Door de parasiet werden in één uur 6 eieren gelegd; het dier had kennelijk een grote legdrang. Het feit dat in luis C, die viermaal achter elkaar was aangeprikt, twee eieren werden aangetroffen, behoeft dus geen verwondering te wekken.

Enige malen werd een luis slechts met de sprieten betrommeld, zonder dat de legboor in het waarddier werd gestoken; dit gebeurde ook met luis E om 11.15 uur, toen deze nog geen ei van de parasiet kon bevatten. Daar bovendien contact van de parasiet met haar waard nauwelijks door het betrommelen met de sprieten kan plaats vinden, ligt het het meest voor de hand om aan te nemen, dat de parasiet over het vermogen beschikt om met haar legboor uit te maken of een waarddier reeds van een ei is voorzien.

De uiteindelijke conclusie is dus, dat het wijfje van *Aphelinus mali* over het vermogen beschikt om beparasiteerde waarddieren van niet beparasiteerde te onderscheiden. Dat er toch af en toe waarddieren worden aangetroffen met meer dan één ei, doet aan deze conclusie geen afbreuk. Evenals SALT (1934) voor *Trichogramma evanescens* aanneemt, wordt er bij hoge parasiteringspercentages door de parasiet een compromis gesloten tussen haar vermogen om tussen reeds beparasiteerde en nog niet beparasiteerde waarddieren onderscheid te maken en haar drang om eieren te leggen. Daardoor is een 100-percentige parasitering vrijwel onmogelijk. Ook als de populatiedichtheid van de parasiet op een bepaald ogenblik theoretisch voldoende hoog zou zijn om zijn waard geheel uit te roeien, zullen door het beperkte zoekvermogen van de parasiet toch vele bloedluizen aan de parasitering ontsnappen; door haar veel grotere vermeerderingscapaciteit zal de bloedluis een steeds grotere voorsprong krijgen op de parasiet (zie blz. 87). De hoogste parasitering, die ooit door mij in het veld werd waargenomen, bedroeg 71 % (12 aug. 1952 en 26 mei 1954, zie fig. 10 en 12).

Hoewel ook in het veld vrij vaak bloedluizen worden aangetroffen met meer dan één parasiet (b.v. twee eieren, ook wel één ei en één jonge larve of zelfs twee jonge larven) heb ik nooit meer dan één wesp uit één gemummificeerde bloedluis gekweekt. Het blijkt dus, dat bij superparasitering steeds slechts één parasiet uiteindelijk een imago oplevert.

5.3. DE ONTWIKKELINGSSTADIA VAN DE APPELBLOEDLUIS, WELKE WORDEN BEPARASITEERD

RAHMAN & KAHN (1941a) vermelden, dat in de Pendsjaab (India) bij voorkeur het laatste larvestadium en de volwassen bloedluizen worden beparasiteerd en nooit het eerste en tweede larvestadium.

Meestal wordt echter aangenomen, dat *Aphelinus mali* eieren legt in alle ontwikkelingsstadia van de bloedluis. Eigen waarnemingen bevestigen dit; een voorkeur voor een bepaald stadium werd niet waargenomen.

Werd in een petrischaal met bloedluizen van verschillende stadia een wijfje van *Aphelinus mali* gebracht, dan werd vaak reeds terstond de eerste luis beparasiteerd, welke door de parasiet ontmoet werd.

Nu is het de vraag of alle ontwikkelingsstadia van de appelbloedluis met succes kunnen worden beparasiteerd. Het is vanzelfsprekend, dat indien een ei in een te oude luis wordt gelegd, deze kan sterven voordat de parasietelarve volwassen is. Aan de andere kant zou het mogelijk kunnen zijn, dat als een ei in een te jonge luis wordt gelegd, deze niet voldoende voedsel voor de opgroeiende parasietelarve oplevert, waardoor de parasiet uiteindelijk ook te gronde zou moeten gaan.

Om dit na te gaan werden in het laboratorium bij kamertemperatuur enkele volwassen bloedluizen van 4 tot 6 juni 1955 op een appelzaailing ingehoesd met enkele mannetjes en wijfjes van *Aphelinus mali*. Op 6 juni werden de volwassen bloedluizen en de parasieten verwijderd; slechts de tussen 4 en 6 juni geboren luizen bleven op de zaailing. Deze werden naderhand regelmatig onderzocht op de aanwezigheid van gemummificeerde bloedluizen; hiervan werden 5 stuks waargenomen, welke op 1 en 2 juli 2 mannetjes en 2 wijfjes van *Aphelinus mali* opleverden.

Uit deze proef blijkt dus, dat indien in bloedluizen van het eerste larvestadium eieren worden gelegd, de uit deze eieren komende parasietelarven bij kamertemperatuur zich zowel tot manlijke als tot vrouwelijk imagines kunnen ontwikkelen. De dieren waren niet kleiner dan normaal.

Ook de larven van gevleugelde bloedluizen worden beparasiteerd. Gevleugelde, gemummificeerde bloedluizen werden in de nazomer nogal eens in het veld waargenomen.

5.4. DUUR VAN DE VOORTPLANTINGSPERIODE EN GROOTTE VAN DE NAKOMELINGSCHAP VAN DE APPELBLOEDLUIZ, NADAT DEZE BEPARASITEERD IS

LUNDIE (1924) vermeldt, dat een beparasiteerde luis jonge luizen voortbrengt, zolang het ei van de parasiet nog niet is uitgekomen en waarschijnlijk daarmee nog voortgaat totdat de larve halfwassen is; hij heeft hierover echter geen proeven gedaan. Een bloedluis zou in de zomer gedurende 7 tot 8 dagen na de parasitering jonge luizen kunnen voortbrengen.

Tabel 22 geeft een overzicht van de nakomelingenproduktie van 6 bloedluizen op appelzaailingen in bloempotten bij kamertemperatuur in het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek te Wageningen. Van 4 tot 6 juni 1956 bevonden deze bloedluizen zich met de voedselplant onder een hoes; gedurende deze tijd waren hierbij twee wijfjes gebracht van *Aphelinus mali*, die gecopuleerd hadden. De luizen 1 tot en met 4 waren reeds volwassen, toen ze aan de parasitering werden blootgesteld. Voordat de wespen in de hoes werden gebracht, werden alle aanwezige jonge luizen verwijderd. Nadat de parasieten op 6 juni waren verwijderd, werd rondom elke luis op de zaailingen een lijmring aangebracht. Het aantal op 6 juni waargenomen jonge luizen kan derhalve iets te laag zijn, omdat daarvoor nog geen lijmring aanwezig was en dus enkele dieren ontsnapt kunnen zijn. De luizen 5 en 6 waren nog niet volwassen bij het begin van de proef. De eerste nakomelingen van deze bloedluizen werden pas op 8 juni waargenomen (op 7 juni is niet gecontroleerd). Het ligt voor de hand, dat het totale aantal voortgebrachte nakomelingen van de luizen 5 en 6 geringer is dan dat van 1 tot en met 4; ze gaan echter wel tot ongeveer dezelfde datum door met het voortbrengen van nakomelingen, nl. tot 13 of 14 juni.

TABEL 22. Duur van voortplantingsperiode en grootte van nakomelingschap van *Eriosoma lanigerum* bij niet constante kamertemperatuur, nadat ze beparasiteerd is. Tijd van parasitering 4-6 juni 1955.

Duration of reproduction period and number of progeny of Eriosoma lanigerum at inconstant room-temperature, after it has been parasitised. Parasitisation period 4-6 June, 1955.

	Datum Date	Aantal nakomelingen <i>Number of progeny</i>	Aantal nakomelingen gesommeerd <i>Number of progeny added</i>		Datum Date	Aantal nakomelingen <i>Number of progeny</i>	Aantal nakomelingen gesommeerd <i>Number of progeny added</i>
1	6/6	3	3	4	6/6	2	2
	7	4	7		8	13	15
	8	6	13		9	8	23
	9	4	17		11	10	33
	11	13	30		13	1	34
	13	6	36		14	0	34
	14	0	36		22	luis gemummificeerd <i>aphid mummified</i>	
	22	luis gemummificeerd <i>aphid mummified</i>					
2	6/6	7	7	5	6/6	0	0
	7	12	19		8	3	3
	8	15	34		9	5	8
	9	9	43		11	3	11
	11	9	52		13	1	12
	13	6	58		14	0	12
	14	1	59		22	luis gemummificeerd <i>aphid mummified</i>	
	15	0	59				
	22	luis gemummificeerd <i>aphid mummified</i>					
3	6/6	9	9	6	6/6	0	0
	8	10	19		8	4	4
	9	3	22		9	3	7
	11	9	31		11	3	10
	13	13	44		13	14	14
	14	2	46		14	1	15
	15	0	46		15	0	15
	22	luis gemummificeerd <i>aphid mummified</i>			22	luis gemummificeerd <i>aphid mummified</i>	

Uit tabel 22 kan dus het volgende worden geconcludeerd.

1. Bij kamertemperatuur gaat het voortbrengen van nakomelingen bij de appelbloedluis na de parasitering nog door tot ongeveer het tijdstip, dat de parasietelarve halfwassen is.

2. In die periode kan nog een vrij groot aantal jonge luizen worden voortgebracht, nl. tot ongeveer een derde gedeelte van het totale aantal (in de proeven was het grootste aantal 59).

5.5. INVLOED VAN HET LICHT OP DE PARASITERING

Om na te gaan of *Aphelinus mali* zijn parasiteringsactie ook in het donker uitvoert, werd de volgende proef genomen.

In twee petrischalen werden elk 5 of 10 bloedluizen gedaan, waaraan 1 of 2 wijfjes van *Aphelinus mali*, die gecopuleerd hadden, werden toegevoegd. De

ene schaal werd gedurende 24 uur in normaal diffuus daglicht in het laboratorium gezet, de andere werd in een lichtdicht gesloten doos er naast gezet. Na 24 uur werden de bloedluizen door andere vervangen en de luizen uit de beide dozen onder het binoculair geprepareerd. Daarna werden de wespen, die eerst 24 uur aan het daglicht waren blootgesteld, nu in het donker gezet en de wespen uit het donker in het daglicht gebracht. Deze gang van zaken werd enkele dagen achter elkaar herhaald.

Er werden enkele reeksen van deze waarnemingen verricht. Daaruit bleek, dat in het donker meestal geen eieren door de parasiet werden gelegd; in enkele gevallen gebeurde dit echter wel. Het is niet duidelijk, wat daarvan de oorzaak kan zijn.

Als algemene regel kan echter worden aangenomen, dat *Aphelinus mali* zijn parasiteringsactie in het licht ontplooit; dit betekent niet alleen, dat in de nacht geen parasitering van belang plaats vindt, doch dat bovendien de bloedluizen op de wortels niet zullen worden beparasiteerd. In de weinige gevallen, waarin door mij in het veld bloedluizen op de wortels van appelbomen werden aangetroffen, werden nooit gemummificeerde luizen opgemerkt.

5.6. VOEDING VAN DE BLOEDLUISPARASIET

Bij vele soorten sluipwespen is de hoeveelheid reservevoedsel, welke in het larvestadium wordt opgenomen en bewaard, onvoldoende voor het volwassen wijfje om steeds nieuwe eieren te produceren (FLANDERS, 1942). Van een groot aantal sluipwespsoorten is bekend (vgl. CLAUSEN, 1940), dat de wijfjes zich voeden met de lichaamsvloeistof van hun waard. Ze prikken daartoe met hun legboor een opening in de huid en likken dan de uitredende vloeistof op. Sommige sluipwespen kunnen op deze wijze een belangrijke sterfte bij hun waard veroorzaken; soms overtreft deze zelfs de sterfte tengevolge van parasitering.

JOHNSTON (1915) heeft dit aangetoond voor *Tetrastichus asparagi* CRAWFORD, die in N.-Amerika de eieren van de aspergekever beparasiteert; DEBACH (1943) toonde het aan voor *Metaphycus helvolus* (COMP.), een parasiet van de schildluis *Saissetia oleae* (BERN.).

Van *Aphelinus mali* is bekend, dat het wijfje zich voedt met de lichaamsvloeistof van de appelbloedluis (LUNDIE, 1924; MARCHAL, 1929). Eigen waarnemingen bevestigen dit; het verschijnsel werd echter maar weinig waargenomen. Uitwendig was dan aan de bloedluis vrijwel niet te zien, dat de parasiet vloeistof aan haar onttrokken had.

Een enkele waarneming, verricht door mej. E. GROEN wordt hier vermeld.

Een wijfje van *Aphelinus mali* was gedurende enkele minuten bezig met het aanprikken van een bloedluislarve van het derde stadium, waarbij de legboor verschillende keren ingestoken en uitgetrokken werd. Daarna draaide de parasiet zich om, trommelde met de sprieten op de plaats waar gestoken was en bracht toen haar monddelen naar die plaats, waarbij duidelijk met het binoculair te zien was, dat ze zich voedde. Na 1½ minuut werd ze gestoord door een andere bloedluislarve. Bij nauwkeurig onderzoek met het binoculair bleken zich drie lichte vlekjes tussen de achterlijfssegmenten van de bloedluis te bevinden; overigens was aan de luis niets te zien. De parasiet bleek geen ei in de bloedluis te hebben gelegd.

Geconcludeerd kan worden, dat voeding van het wijfje van *Aphelinus mali* met de lichaamsvloeistof van de appelbloedluis voorkomt. Het is echter van weinig invloed op de populatiedichtheid van de appelbloedluis.

6. ANDERE BIOTISCHE FACTOREN, WELKE DE POPULATIEDICHTHEID VAN DE APPELBLOEDLUIS BEÏNVLOEDEN

6.1. INVLOED VAN ROOFVIJANDEN

Uit het deel van West- en Midden-Europa met een gematigd klimaat zijn een vrij groot aantal roofvijanden van de appelbloedluis bekend.

Vogels spelen als regel slechts een geringe rol. HENNEMAN (1922) vermeldt glanskopmees, pimpelmees, koolmees, vink, putter en zwarte roodstaart, RITZEMA BOS (1923) (referaat uit het Zwitserse tijdschrift „Natur und Technik”, zonder nadere aanduiding) vink, DE FLUITER (1931) koolmees, pimpelmees en vink, ROSENBERG (1934) bonte specht.

Verschillende insekten zijn als roofvijanden van de bloedluis van meer of mindere betekenis.

Van de *Neuroptera* is *Chrysopa septempunctata* WESM. de belangrijkste soort (WITHYCOMBE, 1923: Engeland; KALANDADZE, 1927, 1930: Duitsland; BAKKER, 1927: Nederland; MARCHAL, 1929: Frankrijk; KILLINGTON, 1937: Engeland). Als verdere soorten worden vermeld: *Chrysopa albolineata* KILLINGTON (= *Chr. tenella* SCHNEIDER) in Engeland (WITHYCOMBE, 1923, 1924); *Chrysopa ventralis* CURT. forma *prasina* BURM. (= *Chr. prasina* BURM. var. *abdominalis* BRAUER) en *Chr. formosa* BRAUER (KALANDADZE, 1927, 1930) in Duitsland; *Chr. carnea* STEPH. (= *Chr. vulgaris* SCHNEIDER) en *Chr. Walkeri* MC LACHL. (MARCHAL, 1929) in Frankrijk; *Drepanepteryx phalaenoides* (L.) (STANDFUSS, 1910: volgens KILLINGTON, 1936) in Engeland.

Van de *Coleoptera* is *Exochomus quadripustulatus* (L.) in ons land stellig de belangrijkste soort. Door SCHMIDT (1928) en MARCHAL (1929) wordt deze soort als een zeer belangrijke vijand van de appelbloedluis beschouwd. Ze werd in 1925 en 1927 vanuit Italië in de Verenigde Staten van N.-Amerika ingevoerd (MICHELbacher & BORDEN, 1944). CLAUSEN (1956) vermeldt, dat deze invoering een succes is geweest.

SPEYER (1935) vond deze soort weinig in appelboomgaarden; wel stelde hij vast, dat *Adalia* (= *Coccinella*) *bipunctata* (L.), *Adonia variegata* (GÖZE), *Coccinella septempunctata* L. en *C. quinquepunctata* L. bloedluizen vraten. MARCHAL (1929) vermeldt voor Frankrijk nog *Coccinella septempunctata* L., *Adalia bipunctata* (L.) en *Chilocorus bipustulatus* (L.). Door de FLUITER (1931) werd *Coccinella decempunctata* L. (= *C. variabilis* F.) uit de larve met bloedluizen opgekweekt.

In de zomer van 1947 nam ik eens op Zeelands Proeftuin te Wilhelminadorp waar, dat *Coccinella septempunctata* en *C. decempunctata* plotseling in groot aantal op bloedluiskolonies op appelbomen afkwamen en deze kolonies in korte tijd bijna geheel vernietigden.

Van de *Diptera* worden larven van verschillende soorten zweefvliegen

(*Syrphidae*) veel in bloedluiskolonies aangetroffen. MARCHAL (1929) beschouwt *Epistrophe balteata* (DE GEER) (= *Syrphus balteatus* (DE GEER)) en *Syrphus ribesii* (L.) als de belangrijkste soorten. DE FLUITER (1931) kweekte *Epistrophe balteata* (DE GEER) (= *Syrphus balteatus* (DE GEER)) met bloedluizen op. ROSENBERG (1934) vermeldt *Syrphus ribesii* (L.) en *S. auricollis* MEIG. SPEYER (1936) kweekte *Syrphus ribesii* (L.) en *Epistrophe balteata* (DE GEER) zeer vaak op uit larven in bloedluiskolonies en éénmaal *Pipiza dubia* LUND. EHRENHARDT (1940a) vond in bloedluiskolonies in de zomer bijzonder veel larven van *Cnemon fulvimanus* (ZETT.), *Epistrophe balteata* (DE GEER) en *Syrphus ribesii* (L.). SÉQUY (1934) vermeldt *Leucopis griseola* FALL. (fam. *Chamaemyiidae*) als vijand van de bloedluis. Deze soort werd eens door mij in 1949 in Zeeland als larve tussen bloedluizen aangetroffen en opgekweekt.

De *Hemiptera* schijnen in het algemeen slechts van gering belang te zijn. MARCHAL (1929) vermeldt *Deraeocoris ruber* (L.) (= *Capsus capillaris* F. = *C. laniarius* AUCT.) als belangrijkste roofvijand in deze groep. VAN POETEREN (1935b) vermeldt, dat *Phytocoris tiliae* (F.) te St. Pancras en bij Rotterdam in 1934 een snelle vermindering van de bloedluipopulatie veroorzaakte. Volgens MASSEE (1954) zijn *Pilophorus perplexus* (D.S.C.) en *Atractotomus mali* (M.-D.) roofvijanden van de appelbloedluis.

Behalve vogels en insecten kunnen ook spinachtigen en wel mijten (*Acarina*) als vijanden van de bloedluis optreden. MARCHAL (1929) en MASSEE (1954) vermelden *Allothrombidium fuliginosum* (HERM.) als zodanig.

In de zomer van 1947 nam ik eens op een fruitteeltbedrijf te 's Heer Arendskerke (Zeeland) rode larven van mijten waar, welke zich tussen de pootgewrichten van de bloedluis hadden vastgezoegen. RIPPER (1929) vermeldt, dat de larven van *Allothrombidium fuliginosum* (HERM.) parasitisch op bladluizen kunnen voorkomen. Als vijanden van de bloedluis spelen mijten echter een zeer ongeschikte rol.

Door mev. F. NIJHOFF-ROMBACH werd in Zeeland in augustus en september 1952 een onderzoek verricht over de invloed van roofvijanden op de populatiedichtheid van de appelbloedluis (niet gepubliceerd). De volgende waarnemingen zijn, voorzover niet anders vermeld, aan haar onderzoek ontleend.

Van de *Neuroptera* waren de larven van *Chrysopa septempunctata* WESM. verreweg het sterkst vertegenwoordigd. Verder werden *Chrysopa flava* (SCOP.) en *Hemerobius humulinus* L. als larve tussen de bloedluiskolonies waargenomen.

Chrysopa septempunctata heeft volgens KILLINGTON (1936, 1937) in Engeland twee generaties per jaar. In Zeeland bereikte deze soort in september 1952 een grote populatiedichtheid; toen werden in een bepaalde boomgaard ongeveer 4-10 larven op 1000 bloedluizen aangetroffen. Eén larve bleek voor zijn gehele ontwikkeling 264 bloedluizen van het 3e à 4e larvestadium nodig te hebben (volgens KALANDADZE, 1927: 40-60 volwassen en 120-140 jonge bloedluizen). De ontwikkeling van de larve bleek in augustus 16 tot 20, in september 26 dagen te bedragen; KILLINGTON (1937) vermeldt voor de larve 14-23 dagen.

Stel nu dat van de 1000 bloedluizen, waarvan wordt uitgegaan er 50 volwassen zijn en dat deze gemiddeld 3 nakomelingen per dag voortbrengen. Deze aantallen zijn zeker aan de lage kant. Per dag zouden er dan 150 jonge luizen aan de bestaande kolonie van 1000 stuks worden toegevoegd. Wordt nu de ontwikkelingsduur van de *Chrysopa*-larve op 20 dagen gesteld en het aantal luizen,

dat één larve voor zijn ontwikkeling nodig heeft op 250, dan vreet deze gemiddeld 12,5 bloedluizen per dag; 10 larven (het hoogste aantal dat per 1000 luizen werd waargenomen) vreten dan 125 bloedluizen per dag, dus ongeveer evenveel als er dagelijks in de kolonie worden geboren. Weliswaar worden er dagelijks luizen in de kolonie volwassen, doch aan de andere kant worden de volwassen luizen evengoed gegeten als de larven. De berekening is zeer globaal; ze geeft echter een denkbeeld van de belangrijkheid van deze roofvijand ten opzichte van de appelbloedluis.

Van de *Coleoptera* is *Exochomus quadripustulatus* (L.), welke door mij in vele boomgaarden werd aangetroffen, stellig de belangrijkste soort. Deze overwintert als imago op de appelboom, o.a. in schorsspleten. De kevers zijn reeds vroeg in het voorjaar, als de bloedluispopulatie nog zeer laag is, aanwezig; ze kunnen dan onder de bloedluizen een geduchte opruiming houden.

Van de *Diptera* zijn de larven van enkele soorten zweefvliegen van belang. *Epistrophe balteata* (DE GEER) is een zeer algemene zweefvlieg; de larve wordt veel tussen bloedluizen aangetroffen. Volgens LUNDBECK (1916) is er in Denemarken slechts één generatie per jaar, volgens KRÜGER (1926) zijn er in Duitsland minstens twee, volgens MARCHAL (1929) in Frankrijk minstens 6 à 7. In ons land komt stellig meer dan één generatie per jaar voor.

Eén larve had voor zijn ontwikkeling 197 bloedluizen van het 3e à 4e larvestadium nodig. In de zomer bedraagt de duur van het larvestadium van *Epistrophe balteata* ongeveer 10 dagen. Ook de larven van *Syrphus ribesii* (L.) en *Cnemon vitripennis* (MEIG.) werden vrij veel aangetroffen. Voor elk werd van één larve het aantal benodigde bloedluizen van het 3e à 4e stadium voor hun totale ontwikkeling bepaald. Deze aantallen bedroegen resp. 225 en 173. De duur van het larvestadium van beide soorten bleek iets langer te zijn dan dat van *Epistrophe balteata*. EHRENHARDT (1940a) bepaalde het aantal bloedluizen, dat één larve van *Syrphus* (waarschijnlijk *S. ribesii*) voor zijn gehele ontwikkeling nodig had op 14 larven van het eerste en tweede stadium, 7 van het derde en vierde stadium en 177 volwassen individuen.

Van de *Hemiptera* werden *Anthocoris nemorum* (L.) en *A. confusus* REUT. in gering aantal als roofvijanden van de bloedluis aangetroffen.

In het algemeen kan worden gezegd, dat de roofvijanden van de appelbloedluis in vele boomgaarden een min of meer belangrijke rol spelen; in de meeste gevallen zullen ze echter de massale vermeerdering van de bloedluis slechts in geringe mate kunnen beperken.

6.2. INVLOED VAN HYPERPARASIETEN

BORG (1952) heeft een overzicht gegeven van de hyperparasieten van de appelbloedluis, welke uit de literatuur bekend zijn. Voor Europa zijn deze:

1. *Asaphes vulgaris* WALK. (*Hymenoptera*, *Miscogasteridae*): SPRENGEL, 1931c: Duitsland; MEYER & TELENGA, 1932 en TELENGA, 1935 (volgens BORG): Rusland.

2. *Pachyneuron aphidis* (BOUCHÉ) (*Hymenoptera*, *Miscogasteridae*): SPRENGEL, 1931c: Duitsland; MEYER & TELENGA, 1932 en TELENGA, 1935 (volgens BORG): Rusland; KOVAČEVIČ, 1937: Joego-Slavië.

BORG kweekte zelf éénmaal in Zweden een *Pachyneuron*-soort, waarschijnlijk *P. aphidis*, uit totaal meer dan 3000 gemummificeerde bloedluizen.

Buiten Europa zijn ook verschillende hyperparasieten van de bloedluis bekend: *Asaphes americana* GIR.: LUNDIE (1924): N-Amerika en LUNDIE (1939): Z.-Afrika (volgens BORG); *Anabrolepis* sp. (?): TIMBERLAKE (1922) (volgens BORG): Ver. Staten van N.-Amerika, evenals *Pachyneuron* sp.: WEBSTER & PHILLIPS (1912) (volgens BORG).

MARCHAL (1929) vermeldt, dat uit het materiaal, dat hij in 1920 van HOWARD ontving, enkele hyperparasieten van het geslacht *Pachyneuron* werden opgekweekt, welke door hem werden verwijderd.

Hyperparasieten werden door alle genoemde onderzoekers slechts in zeer gering aantal gekweekt.

Zelf heb ik verschillende malen hyperparasieten uit gemummificeerde bloedluizen opgekweekt, echter ook steeds in gering aantal. Het totale percentage hyperparasieten bedroeg nooit meer dan 1 %, meestal belangrijk minder. De soorten werden opgekweekt, zowel uit materiaal, dat overwinterd had, als uit materiaal, dat in het zomerseizoen verzameld was.

De soorten werden door Dr. CH. FERRIÈRE te Genève (dank zij de tussenkomst van Dr. J. G. BETREM te Deventer) gedetermineerd als *Pachyneuron aphidis* (BOUCHÉ), *Asaphes vulgaris* WALK. en *Ceraphron* sp. (*Hymenoptera*, *Ceraphronidae*), welke laatste tot op heden nog niet bekend is als hyperparasiet van de appelbloedluis.

Dat het hyperparasieten en niet parasieten in de eerste graad waren, werd geconcludeerd uit het feit, dat de gemummificeerde bloedluizen, waaruit de dieren werden gekweekt, niet te onderscheiden waren van die, waaruit *Aphelinus mali* werd opgekweekt en uit het feit, dat de drie genoemde *Hymenoptera* in de literatuur algemeen als hyperparasieten van bladluizen bekend zijn.

Ook in Nederland blijken hyperparasieten dus voor de populatieschommelingen van bloedluis en parasiet niet van belang te zijn.

6.3. INVLOED VAN ANDERE PARASIETEN

Als regel wordt aangenomen, dat *Aphelinus mali* de enige parasiet is van de bloedluis. TIMBERLAKE (1910) (volgens ROSENBERG, 1934) vermeldt echter ook nog *Praon simulans* (PROV.) en WATERSTON (1926) *Praon lepelleyi* WATERSTON. ROSENBERG (1934) vond eens in een bloedluis een larve, welke op die van *Praon simulans* geleek.

Uit deze schaarse gegevens blijkt, dat andere parasieten dan *Aphelinus mali* voor de populatieschommelingen van de bloedluis niet van belang zijn.

6.4. INVLOED VAN HET OPTREDEN VAN GEVLEUGELDE BLOEDLUIZEN

Zoals reeds werd vermeld, treden er in de loop van het seizoen in het veld twee typen van gevleugelde bloedluizen op, nl. de virginoparen, welke in ons land zo sporadisch voorkomen, dat ze geheel buiten beschouwing kunnen worden gelaten en de sexuparen (DE FLUITER, 1931).

Het aantal sexupare gevleugelden kan in de nazomer en herfst (eind augustus tot in oktober) groot zijn. Het optreden van de sexuparen is op verschillende bomen zeer ongelijk; de uitwendige omstandigheden schijnen daarvoor niet in de eerste plaats direct verantwoordelijk te zijn; waarschijnlijk spelen wel de toestand van de voedselplant en de populatiedichtheid van de luizen op de boom een belangrijke rol (vgl. DE FLUITER, 1948).

In het laboratorium werden op appelzaailingen, die reeds een lange vegetatieperiode hadden doorgemaakt en waarop de bloedluizen niet meer zo goed gedijden (o.a. te bemerken aan verminderde wasafscheiding), gedurende het gehele jaar eveneens vaak gevleugelden waargenomen.

Omdat de nakomelingschap van de sexuparen in ons land uiteindelijk verloren gaat, betekent hun optreden een daling of althans een vermindering van de groei van de bloedluispopulatie. De sexuparen treden in het veld pas op, nadat de bloedluis het hoogtepunt van haar populatiedichtheid heeft bereikt; ze zijn zodoende voor de sterke populatieschommelingen van de bloedluis van ondergeschikte betekenis.

7. INVLOED VAN CULTUURMAATREGELEN OP DE POPULATIEDICHTHEID VAN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIEL

Het spreekt vanzelf, dat cultuurmaatregelen een sterke invloed uitoefenen op de populatiedichtheid van de appelbloedluis en haar parasiet. Drie groepen van cultuurmaatregelen zijn hier van bijzonder belang:

1. de grondbewerking;
2. het snoeien;
3. de bespuitingen.

7.1. INVLOED VAN DE GRONDBEWERKING

Ondanks de beweringen van andere auteurs kon JANCKE (1933) geen invloed van kalibemesting op de bloedluisaantasting waarnemen; overigens is op dit gebied vrijwel niets met zekerheid bekend.

Vele fruittelers houden om verschillende redenen de grond vrij van plantengroei. Hierdoor wordt echter aan verschillende roofvijanden de mogelijkheid ontnomen om zich bij een geringe populatiedichtheid van hun prooidieren op de appel (o.a. bloedluis) in voldoende aantal op prooidieren op andere planten te handhaven om een snel opkomende bloedluispopulatie in het voorjaar te beperken. In min of meer verwaarloosde boomgaarden worden in het algemeen meer roofvijanden aangetroffen dan in goed onderhouden boomgaarden. Bloeiende wilde planten lokken veel zweefvliegen, welke hun eieren in of bij de bloedluis kolonies kunnen afzetten. In het algemeen wordt echter een weelderige kruidenvegetatie in een boomgaard door de fruitteler onaanvaardbaar geacht.

7.2. INVLOED VAN HET SNOEIEN

Door het snoeien worden de bomen gestimuleerd tot een sterke vorming van nieuwe loten. Deze jonge loten, die in de loop van het voorjaar worden gevormd, bieden voor de jonge larven van de appelbloedluis geschikte plaatsen om zich te vestigen. In die bedrijven, waar een minder sterke snoei wordt uitgevoerd, moeten meer jonge luizen verloren gaan omdat er een geringer aantal voor voeding geschikte plaatsen aanwezig is. Daardoor zullen *Aphelinus mali* en roofvijanden hier een betere kans krijgen om de bloedluis in toom te houden. Een goede snoei is echter voor een behoorlijke opbrengst onontbeerlijk.

7.3. INVLOED VAN BESPUITINGEN

In een goed onderhouden boomgaard wordt gedurende het gehele jaar vele malen met allerlei fungicide en insecticide middelen gespoten. Deze bespuitingen zijn van invloed op de appelbloedluis en haar parasiet. Deze invloed is tweeledig:

1. Er is een mechanische invloed. Door met krachtige straal te spuiten, komen in de zomer vele bloedluizen en parasieten in de gemummificeerde luizen op de grond terecht; deze gaan grotendeels te gronde.

2. Verschillende bestrijdingsmiddelen hebben een insecticide werking op bloedluis, parasiet en roofvijanden.

a. De *winterbestrijdingsmiddelen* worden verspoten in een tijd, dat er nog geen bladeren aan de bomen zitten. Alle delen van de boom kunnen dan behoorlijk goed worden geraakt. De bloedluizen, die veelal in holten en achter schorschubben zitten, zijn vrij goed beschermd; de overwinterende parasieten bevinden zich echter voor een groot gedeelte op de stam en de takken aan de buitenkant. De gemummificeerde bloedluizen komen derhalve in sterke mate in contact met de spuitvloeistof.

JANCKE (1935a) vermeldt, dat vruchtboomcarbolineum (vbc) in de gebruikelijke concentratie een sterke opruiming van de bloedluisparasiet tengevolge heeft, echter ook van de bloedluis zelf. BORG (1952) vond enige invloed van de gebruikelijke bestrijdingsmiddelen in de gebruikelijke concentratie (DNC, vbc); het aantal overlevende parasieten was in zijn proeven echter nog vrij groot.

In 1951 heb ik op Zeelands Proeftuin te Wilhelminadorp bespuitingsproeven uitgevoerd met verschillende gebruikelijke winterbestrijdingsmiddelen. Takken met gemummificeerde bloedluizen, welke in de voorgaande herfst verzameld waren, werden in maart met deze middelen in de gebruikelijke concentratie bespoten. Toen de takken de volgende dag goed gedroogd waren, werden de gemummificeerde luizen er afgehaald en in reageerbuisen, afgesloten met een wattenprop, in de open lucht bewaard, echter afgeschermd tegen directe bestraling door de zon. In deze buizen werd op regelmatige tijden het uitkomen van de wespen nagegaan. De waarnemingen zijn in tabel 23 weergegeven. Daar-

TABEL 23. Invloed van winterbestrijdingsmiddelen op de sterfte van *Aphelinus mali*.
Influence of winterspraying on the mortality of Aphelinus mali.

Bestrijdingsmiddel <i>Insecticide</i>	Datum van bespuiting <i>Date of spraying</i>	Aantal gemum- mificeerde bloedluizen <i>Number of parasitised aphids</i>	Aantal uitge- komen wespen <i>Number of adults hatched</i>	Percentage uit- gekomen wespen <i>Percentage of adults hatched</i>	Sterfte <i>Mortality</i>
DNC	15/3	250	66	26%	74%
DNC	15/3	250	103	41%	59%
DNC	31/3	250	90	36%	64%
DNC + minerale olie (DNC + <i>petroleum oil</i>)	31/3	250	113	45%	55%
vbc (tar oil)	15/3	250	93	37%	63%
minerale olie (<i>petroleum oil</i>)	31/3	250	130	52%	48%
onbespoten (<i>check</i>)	—	500	207	41%	59%

uit blijkt, dat de spreiding in de aantallen uitgekomen wespen in de verschillende objecten aanzienlijk is; dientengevolge is er geen nauwkeurige conclusie omtrent verschillen in werking tussen de middelen te trekken. Wel kan worden geconcludeerd, dat de sterfte van de bloedluisparasiet tengevolge van een bespuiting met de gebruikelijke winterbestrijdingsmiddelen gering is.

b. Het aantal *zomerbestrijdingsmiddelen*, dat tegenwoordig in de fruitteelt wordt toegepast, is zeer groot. Als een middel in het bijzonder tegen de bloedluis wordt gebruikt, wordt als regel een grotere concentratie toegepast dan wanneer het tegen een ander in de fruitteelt schadelijk insect bedoeld is. Ook is het een bekend feit, dat het voor een goede chemische bloedluisbestrijding van groot belang is om de kolonies op stam en takken goed te raken. Vele individuen zitten nl. in spleten verscholen en ook de wasafscheiding biedt enige bescherming.

De normale routinebespuitingen, die niet in het bijzonder tegen de bloedluis gericht zijn, b.v. een parathion-bespuiting tegen het fruitmotje, hebben op de bloedluispopulatie geen groot effect.

De parasieten, welke zich in de levende bloedluizen bevinden, zullen ook weinig van deze bespuitingen te lijden hebben, evenals de parasieten, welke zich als volgroeide larven binnen de dode, gemummificeerde bloedluizen bevinden. De imagines zullen echter zonder twijfel in groot aantal door de bespuitingen met contactinsecticiden worden gedood.

BORG (1952) deed een onderzoek over de invloed van verschillende in de fruitteelt gebruikelijke bestrijdingsmiddelen op *Aphelinus mali* (als volgroeide larve binnen de gemummificeerde bloedluis). De invloed van middelen met een korte werkingsduur (nicotine, TEP en eigenlijk ook HCH) bleek niet belangrijk te zijn. De invloed van middelen met een langere werkingsduur (parathion en vooral DDT) was groter. DDT is door zijn lange werkingsduur blijkbaar zeer nadelig voor de parasiet (o.a. YOTHERS, 1947). DDT wordt echter in appelboomgaarden in Nederland in het zomerseizoen vrijwel niet toegepast, parathion daarentegen wel.

Wat betreft de invloed van bestrijdingsmiddelen op de bloedluisparasiet, moet worden geconcludeerd, dat deze bij de winterbestrijdingsmiddelen en bij de contactinsecticiden met een korte werkingsduur, die in de zomer worden verspoten, niet van grote betekenis is. Ernstiger is de invloed van insecticiden met een langere werkingsduur op de sterfte van de parasiet; vooral DDT blijkt een zeer nadelige invloed te kunnen uitoefenen.

8. VERLOOP VAN DE POPULATIEDICHTHEID VAN APPELBLOEDLUIS EN BLOEDLUISPARASIET IN HET VELD

8.1. POPULATIESCHOMMELINGEN VAN DE APPELBLOEDLUIS IN DE LOOP VAN HET SEIZOEN

Verschillende onderzoekers hebben getracht om door tellingen op regelmatige tijdstippen het populatieverloop van de appelbloedluis in de loop van het jaar te bepalen.

JANCKE (1939) verzamelde gedurende enkele opeenvolgende jaren in het zomerseizoen twee maal per maand monsters van telkens dezelfde bomen en

telde het aantal luizen. Uit zijn korte publikatie blijkt niet duidelijk hoe deze monsternamen uniform geschiedde. Als we de zeer grillige verspreiding van de bloedluis (niet alleen van boom tot boom, doch ook op iedere boom afzonderlijk) beschouwen, dan is het aantal door hem getelde bloedluizen per monstername beslist te klein (hoogstens enkele honderden).

EHRENHARDT (1940a) geeft een zeer ruwe schatting van de populatiedichtheid door het aantal bloedluis kolonies op de bomen te tellen. De grootte van de kolonies werd in verschillende rubrieken ingedeeld, waarvan hij het aantal luizen bij benadering had bepaald.

BODENHEIMER (1947) verrichtte maandelijkse tellingen op éénzelfde boom in het veld. Hij geeft geen details van zijn methodiek; wel heeft hij telkens grote aantallen luizen geteld (tot 37190 in één bepaling). Het is nauwelijks denkbaar, dat hij de aantallen tot op tientallen nauwkeurig heeft kunnen vaststellen zonder de dieren te storen. Deze zijn nl. veelal met een dikke laag was bedekt (welke echter vrij gemakkelijk weggeblazen kan worden) en zitten bij een hoge populatiedichtheid zeer dicht op elkaar, waarbij de jonge luizen veelal onder de oudere verscholen zitten.

BORG (1952) verrichtte eveneens tellingen aan betrekkelijk kleine monsters (zijn grootste aantal is 836), welke af en toe in de boomgaard werden genomen. Zijn tellingen zijn echter meer bedoeld om de verhouding van het aantal levende luizen en het aantal parasieten aan de hand van het aantal gemummificeerde luizen te bepalen.

Zelf heb ik aanvankelijk getracht om de populatietellingen op een verantwoorde wijze uit te voeren. Daarbij stuitte ik echter op enkele moeilijkheden, waarop ik hier verder zal ingaan.

De populatiedichtheid op de bomen kan op een zeker ogenblik zeer groot zijn. De tellingen kunnen dan op verschillende manieren worden uitgevoerd:

1. Door het nemen van monsters op telkens dezelfde bomen; het is echter uitgesloten om dit op vergelijkbare wijze uit te voeren. De verspreiding van de bloedluis in de boomgaard en zelfs op één boom kan zeer grillig zijn, zodat uit de tellingen aan enkele bomen nog geen conclusie kan worden getrokken over de populatiedichtheid in een bepaalde boomgaard.

2. Door herhaalde tellingen van alle luizen op steeds dezelfde bomen of gedeelten daarvan. Naarmate het aantal individuen op een bepaalde plaats echter stijgt, komt er voor ieder dier minder ruimte beschikbaar. Tengevolge daarvan gaat de houding van de afzonderlijke dieren ten opzichte van elkaar veranderen. Bij de grootste dichtheid zijn de dieren nog slechts met hun monddelen op de tak of stam bevestigd, terwijl de lichaamsas loodrecht op het substraat staat. De jongere dieren zitten dan min of meer onder de oudere verscholen en zijn alleen goed zichtbaar te maken door de gehele kolonie te verstoren en daarbij uiteraard de verdere gang van zaken te beïnvloeden.

Om deze redenen heb ik er helaas van moeten afzien om nauwkeurige populatietellingen op regelmatige tijdstippen gedurende het seizoen te verrichten. Toch bleken in het veld duidelijk waarneembare schommelingen in de bloedluispopulatie voor te komen, welke in opeenvolgende jaren ongeveer hetzelfde karakter droegen. Hoewel de gegevens van JANCKE (1939), EHRENHARDT (1940a) en BODENHEIMER (1947) m.i. niet op nauwkeurigheid aanspraak kunnen maken, namen ze toch globaal dezelfde schommelingen waar, welke hier verder besproken zullen worden.

Gedurende de winter daalt de populatiedichtheid van de bloedluis tot een zeer laag niveau. Als in de tweede helft van maart de jonge bloedluizen, die overwinterd hebben, weer beginnen met het afscheiden van was, bevatten bomen, welke het voorafgaande seizoen zwaar door bloedluis aangetast waren, vaak nog slechts hoogstens enkele tientallen individuen. Dank zij de sterke vermeerderingscapaciteit kan de populatiedichtheid in de eerstvolgende maanden snel in grootte toenemen.

In augustus is de groei van de populatie niet meer zo sterk; zelfs kan de bloedluis dan plaatselijk in aantal afnemen of bijna geheel verdwijnen. Deze populatiedaling begint meestal reeds in de loop van juli; zij kan soms nog tot in september voortduren. In de loop van september en in oktober kan weer een belangrijke stijging plaats vinden; daarna daalt in de loop van de winter en vooral in de nawinter de populatiedichtheid tot een zeer laag niveau.

De stijging in voorzomer en nazomer kan zonder meer worden verklaard uit de grote vermeerderingscapaciteit van de bloedluis. Aanvankelijk gaan veel pasgeboren luizen zich vestigen vlak bij het moederdier op oude wondplaatsen op de boom, zolang deze plaatsen nog voldoende ruimte bieden. In het voorjaar worden de nieuwe loten op de bomen gevormd en deze bieden opnieuw gunstige voedingsmogelijkheden voor de steeds in groter aantal optredende jonge luizen. De oksels van de bladeren op de jonge twijgen zijn bijzonder gunstig; het phloëm is hier voor de luizen vrij gemakkelijk te bereiken. Doch ook op andere plaatsen van de jonge twijgen, waar de bast niet te dik is, kunnen ze zich vestigen. Door galvorming kan de bast van de twijgen overlangs splijten, waardoor de jonge luizen het phloëm zeer gemakkelijk kunnen bereiken.

Hier moet nog worden gewezen op het feit, dat de appelbloedluis op sommige appellassen zeer gemakkelijk een grote populatiedichtheid kan bereiken, terwijl andere rassen daarentegen veel minder geschikt zijn voor de ontwikkeling van de bloedluis. Over de vatbaarheid van de verschillende appellassen lopen de meningen uiteen (vgl. BÖRNER & HEINZE, 1957). De grotere of geringere vatbaarheid moet vooral worden toegeschreven aan het al of niet optreden van galvorming (vgl. BRAMSTEDT, 1938). Bij een sterkere galvorming gaat de bast eerder splijten, waardoor op meer plaatsen het phloëm gemakkelijk bereikbaar wordt.

Gedurende de populatiestijging in de nazomer worden door de jonge luizen meestal weer de oude plaatsen bezet, welke tijdens de populatiedaling gedurende de zomer waren vrijgekomen.

Is dus de stijging van de populatiedichtheid in de voorzomer en nazomer begrijpelijk, een nadere verklaring dient te worden gegeven voor de daling van de populatiedichtheid in de winter en in het midden van de zomer.

1. Het ligt voor de hand om de weersomstandigheden verantwoordelijk te stellen voor de sterke daling van de populatiedichtheid in het winterseizoen. Als in het najaar de bladeren van de bomen zijn, hebben weersinvloeden, zoals regen en hagel, meer vat op de bloedluis kolonies, welke op deze wijze flink kunnen worden uitgedund (mechanische afslag). Lage temperaturen hebben eveneens een ongunstige werking op de bloedluis.

JANCKE (1935b) heeft de invloed van lage temperaturen op de sterfte van de appelbloedluis nagegaan. Daarbij vond hij, dat de jonge stadia minder gevoelig zijn voor de winterkoude dan de oude. Stelde hij de luizen gedurende 18 uur bloot aan een temperatuur van -25°C , dan bleken daarna alle luizen dood te zijn, evenals na een verblijf van 3 uur bij $-27\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$.

EHRENHARDT (1939b) vond een nog grotere gevoeligheid van de bloedluis tegen koude; bovendien constateerde hij, dat de vorming van ijs een extra ongunstige invloed heeft.

KJELLANDER (1953) deed in Zweden een onderzoek over de invloed van lage temperaturen op de sterfte van de appelbloedluis. Bij -25°C waren alle dieren binnen 3 uur dood, bij $-27\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ reeds binnen één uur. Hij vond evenals EHRENHARDT ook een extra ongunstige invloed van ijsvorming.

Dat er tussen de resultaten van de verschillende onderzoekers geen nauwkeurige overeenstemming bestaat, behoeft geen verwondering te wekken. Hoewel de resistentie tegen koude in zekere mate een eigenschap van de soort is, kan deze onder verschillende omstandigheden variëren; vooral de voorgeschiedenis van de dieren is van belang (SALT, 1956). Ook in de proeven van EHRENHARDT (1939b) komt dit tot uiting.

Uit het onderzoek van JANCKE, EHRENHARDT en KJELLANDER blijkt evenwel, dat de bloedluis betrekkelijk slecht tegen lage temperaturen bestand is. Hoewel in de meeste winters in ons klimaat niet zulke lage temperaturen voorkomen als noodzakelijk zijn om de gehele bloedluispopulatie boven de grond in korte tijd te doden, is het toch duidelijk, dat tengevolge van de omstandigheden in de winter in ons klimaat een grote sterfte onder de bloedluizen zal moeten optreden. Na bijzonder strenge winters lijkt de bloedluis aanvankelijk soms bijna verdwenen te zijn (zie blz. 6).

In een aantal jaren werden in Zeeland en Wageningen in het begin van de winter takken met bloedluizen verzameld met de bedoeling om de gemummificeerde luizen voor proeven te gebruiken. Sommige takken bleven tot het voorjaar buiten liggen. De niet beparasiteerde bloedluizen, die in het begin van de winter nog leefden, bleken in maart alle dood te zijn op een aantal jonge luizen na, die kennelijk niet vastgezogen zaten. De jonge luizen blijken dus in staat te zijn om de ongunstige omstandigheden in de winter te overleven.

Een bepaalde overwinteringsvorm van de bloedluis bestaat niet (JANCKE 1933b); wel vertonen de oude luizen, die overwinteren (in het voorjaar echter niet meer leven), enkele afwijkingen in hun morfologische bouw, welke door JANCKE aan de ongunstige uitwendige omstandigheden worden toegeschreven.

DE FLUITER (1931) vermeldt, dat er in de beharing van het tweede tarslid in het eerste larvestadium meestal een verschil bestaat tussen de dieren, die overwinteren en de dieren van de zomergeneraties.

2. De sterke daling in de populatiedichtheid in augustus is moeilijker te verklaren. Vele soorten bladluizen vertonen in het zomerseizoen een daling in de populatiedichtheid. Hiervoor zijn verschillende verklaringen denkbaar:

a. De invloed van roofvijanden en parasieten. Deze zijn vooral in de zomer in de minder goed verzorgde appelboomgaarden in groot aantal aanwezig. Toch kunnen deze niet in de eerste plaats voor de populatiedaling van de appelbloedluis verantwoordelijk zijn, want ingehoesde kolonies geven hetzelfde verschijnsel te zien.

b. De invloed van weersomstandigheden. Hoge temperatuur en lage luchtvochtigheid in de zomer zouden van invloed kunnen zijn op de grote sterfte in augustus.

In het Zoölogisch Laboratorium te Groningen werden in januari 1950 oriënterende proeven uitgevoerd over de invloed van extreem hoge temperaturen, gecombineerd met verschillende luchtvochtigheden.

Op dezelfde wijze als eerder beschreven, werden in een kamer van constante temperatuur bloedluizen in dozen met glazen deksels gekweekt (fig. 1) op bomen in bloempotten. De luizen werden nu niet afzonderlijk, maar in kolonies gekweekt. De temperatuur in de kamer werd op 17 à 18°C gehouden, de temperatuur in de dozen werd gevarieerd tussen 25° en 35°C.

Om de luchtvochtigheid te regelen, werd door middel van een luchtleiding lucht via wasflesjes in de dozen geleid. Bij 2 dozen werd lucht geleid door wasflesjes met glycerine, welke om de 2 dagen werd vernieuwd, bij 2 andere lucht door water en bij 2 dozen werd geen lucht doorgeleid. Deze laatste dozen waren voorzien van een prop natte watten. Zodoende konden 3 relatieve luchtvochtigheden worden verkregen en wel resp. zeer droog, matig vochtig en zeer vochtig. De luchtvochtigheden werden gecontroleerd met behulp van stukjes papier, welke in cobaltthiocyanaat waren gedrenkt (SOLOMON, 1945); ze bedroegen resp. 30-50 %, $\pm$ 75 % en ongeveer 100 %.

Doordat de dozen slechts een klein gedeelte van de voedselplant insloten, werkte de invloed van de ongunstige omstandigheden (hoge temperatuur en geringe luchtvochtigheid) slechts op een klein gedeelte van de voedselplant, waardoor de invloed van deze factoren op de bloedluis beter kon worden onderzocht.

De conclusie uit deze proeven luidt als volgt.

De relatieve luchtvochtigheid bleek in zoverre invloed uit te oefenen, dat de honingdauwafscheiding bij $\pm$ 33°C en lage luchtvochtigheid uitdroogde tot harde, vaste bolletjes, welke aan het achterlijf van de luizen bleven zitten. Een dergelijke hoge temperatuur, gecombineerd met een dergelijke geringe luchtvochtigheid, komt echter in ons land niet voor.

Een hoge temperatuur van 34-35°C werd gedurende verscheidene dagen achtereen verdragen bij een hoge luchtvochtigheid; de wasafscheiding was dan niet abnormaal. Nakomelingen werden door deze luizen echter niet meer voortgebracht.

Als de luizen gedurende 24 uur bij een temperatuur van ruim 30°C en een geringe luchtvochtigheid werden gehouden, werd een normale wasafscheiding waargenomen; het aantal nakomelingen in deze periode was nog vrij groot en de ovaria bleken zich niet abnormaal ontwikkeld te hebben.

Volgens KRAMER, POST & SCHARRINGA (1952) heeft de Bilt gemiddeld per jaar maar één tropische dag (max. temp. hoger dan 30°C). Daaruit blijkt, dat in ons land een hoge temperatuur, eventueel gecombineerd met een geringe luchtvochtigheid, niet de oorzaak kan zijn voor de sterke populatiedaling in de zomer.

Ook om een andere reden is dit niet aannemelijk. De populatiedaling behoeft nl. niet voor alle bomen in een boomgaard gelijktijdig op te treden, zelfs is dit niet het geval op de verschillende delen van één boom. Vaak is op de grotere takken reeds een duidelijke vermindering van de wasafscheiding waar te nemen, terwijl op de jonge, éénjarige waterloten de luizen nog een florissante indruk maken.

c. De invloed van de voedselplant. JANCKE (1939) vermoedt reeds, dat de sterke daling in de populatiedichtheid van de appelbloedluis in de zomer veroorzaakt wordt door de toestand van de voedselplant. Ook WARTENBERG (1953, 1954) is deze mening toegedaan.

Bij het kweken van bloedluizen op appelzaailingen in het Instituut voor Plan-

tenziektenkundig Onderzoek in 1954 en 1955 werd opgemerkt, dat ook op deze zaailingen na een tijd van massale vermeerdering van de appelbloedluis een sterke daling van de populatiedichtheid optrad. De planten maakten dan als regel een geheel normale indruk. Aanvankelijk begon de wasafscheiding van de luizen te verminderen; tenslotte hield zij geheel op; daarna stierven hoe langer hoe meer dieren, welke van de planten afvielen.

Werden nu alle bloedluizen op zo'n plant op enkele na gedood, dan was binnen enkele dagen op de overgebleven luizen weer een flinke wasafscheiding zichtbaar. De dieren gedroegen zich dan weer als normale bloedluizen op een gezonde voedselplant.

Als na enige tijd de populatiedichtheid weer groter werd, begon opnieuw een daling op te treden, nu echter bij een geringere populatiedichtheid dan eerst het geval was. De daling van de populatiedichtheid, waargenomen in de laboratoriumproeven, moet derhalve worden toegeschreven aan een verandering in de fysiologische toestand van de voedselplant, waardoor een geringer aantal luizen zich op de plant kan voeden.

Nu is het de vraag of de waargenomen populatiedaling in de zomer in het veld vergeleken mag worden met die in het laboratorium. In het veld kan eveneens worden waargenomen, dat tijdens de daling van de populatiedichtheid in de zomer de luizen de indruk maken niet gezond te zijn. De wasafscheiding vermindert sterk of blijft zelfs geheel achterwege; de luizen zijn kleiner dan normaal en vaak lichter van kleur. Ze vallen na enige tijd van de takken, waardoor in de kolonies leemten ontstaan, die hoe langer hoe groter worden. In het veld werd echter in de loop van september en later een opleving van de bloedluis waargenomen.

Aan de beschouwing over de invloed van de voedselplant op de appelbloedluis kan nog het volgende worden vastgeknoopt. Op blz. 20 is reeds uiteengezet, dat een enkele bloedluis op een appelzaailing, welke zich in een kennelijk ongunstige toestand bevindt, zich vrijwel normaal kan ontwikkelen en nog gemiddeld ongeveer 130 nakomelingen kan voortbrengen. Ook is in dit hoofdstuk uiteengezet, dat een bloedluiskolonie op een zaailing, welke zich nog niet in een zichtbaar ongunstige toestand bevindt, kan kwijnen door voedselgebrek tengevolge van de veranderde fysiologische toestand van de plant. Dit houdt dus in, dat de individuele bloedluizen, waaruit de kolonie bestaat, haar levensfuncties dan niet meer normaal verrichten. Dit moet ook tot uiting komen in het aantal nakomelingen per bloedluis, hoewel dit niet kan worden aangetoond. Er kan dus alleen voor afzonderlijk zittende bloedluizen met zekerheid worden aangenomen, dat ze een nakomelingschap van gemiddeld 150 jongen voortbrengen; het is daarentegen twijfelachtig of dit aantal altijd juist is voor bloedluizen in een kolonie.

Samenvatting betreffende de populatieschommelingen van de appelbloedluis gedurende het seizoen

In het voorjaar heeft een sterke toename van de populatiedichtheid van de bloedluis plaats; daarna volgt in augustus een sterke daling, welke reeds in de loop van juli kan beginnen en tot in september kan voortduren. Vervolgens treedt tot in de herfst weer een stijging op en tenslotte gedurende het winterseizoen en vooral in de nawinter weer een sterke daling.

De daling in de winter wordt toegeschreven aan voor de bloedluis ongunstige weersomstandigheden, de daling in de zomer in hoofdzaak aan de ongunstige fysiologische toestand van de voedselplant.

8.2. POPULATIESCHOMMELINGEN VAN DE BLOEDLUISPARASIET IN DE LOOP VAN HET SEIZOEN

Om dezelfde redenen als vermeld bij de appelbloedluis werd er van afgezien om nauwkeurige populatietellingen aan de hand van gemummificeerde bloedluizen te verrichten. Het aantal parasieten, dat binnen de gemummificeerde luizen met succes op de bomen overwintert, is betrekkelijk gering. Weliswaar is het aantal beparasiteerde luizen met een overwinterende larve van de parasiet in de herfst vrij groot, doch een aanzienlijk gedeelte hiervan gaat met de bloedluizen in de herfst en winter door mechanische oorzaken, zoals regen en hagel, verloren (mechanische afslag, vgl. blz. 70).

Vele beparasiteerde bloedluizen worden, vlak voordat ze sterven, onrustig. Ze trekken dan uit de kolonies weg en vestigen zich elders op de boom. Komen ze op beschutte plaatsen terecht, b.v. in spleten in de schors, dan is het gevaar dat ze door mechanische invloeden verloren gaan veel geringer. Op zulke plaatsen kan dan overwintering met succes plaats vinden.

LUNDIE (1924) vermeldt, dat vele parasieten ook onder afgevalen bladeren en onder stenen kunnen overwinteren; dit heb ik zelf nooit waargenomen. Wel vestigen beparasiteerde bloedluizen zich vaak op de bladeren. Vallen deze bladeren in het najaar af, dan moeten de parasieten dus op de grond terecht komen; de kans, dat ze de winter goed doorkomen, is dan zeer gering, vooral als in de boomgaard de grond wordt bewerkt.

In de zomermaanden neemt het aantal parasieten sterk toe; vooral vanaf juli en augustus zijn gemummificeerde bloedluizen volop te vinden.

Over de sterfte van de bloedluisparasiet tengevolge van de weersomstandigheden in de winter zijn enkele waarnemingen verricht.

De gemummificeerde luizen, die in het najaar of in het begin van de winter werden verzameld voor de eerder vermelde proeven over het uitkomen van de wespen in het voorjaar (zie blz. 47), werden gedurende de winter onder veldomstandigheden bewaard, d.w.z. ze werden normaal aan de winterkoude bloot-

TABEL 24. Uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* van de generatie, die overwinterd heeft (vgl. tabel 17).

Hatching of the adults of Aphelinus mali from the hibernating generation (cf. table 17).

Jaar <i>Year</i>	Aantal gemummificeerde bloedluizen <i>Number of parasitised aphids</i>	Aantal uitgekomen wespen <i>Number of adults hatched</i>	Percentage uitgekomen wespen <i>Percentage of adults hatched</i>	Plaats <i>Locality</i>
1950	500	238	47%	Wilhelminadorp
1951	500	207	41%	"
1952	457	298	63%	"
1953	725	236	33%	Wageningen
1954	500	202	40%	"
1955	1000	276	28%	"

Gemiddeld percentage uitgekomen wespen *Average percentage of adults hatched* 42%

gesteld, echter niet aan de inwerking van andere weersinvloeden, zoals regen, hagel, vorming van rijp en ijzel. Tabel 24 geeft een overzicht van het aantal wespen, dat in deze proeven is uitgekomen; het schommelt tussen 28 % en 63 %. Zelfs na de strenge vorstperiode in februari 1956 bleek nog 48 % van de wespen te zijn uitgekomen. Bij deze waarnemingen dient in aanmerking te worden genomen, dat van de gemummificeerde bloedluizen, welke geen wesp opleverden, de parasiet niet noodzakelijk in de winter gestorven behoeft te zijn; het is goed mogelijk, dat een gedeelte reeds vóór het tijdstip van verzamelen in het najaar dood was.

TABEL 25. Populatiетellingen bij *Eriosoma lanigerum* en *Aphelinus mali* in het begin van het seizoen. Wageningen.
Population counts of Eriosoma lanigerum and Aphelinus mali at the beginning of the season.

Tijd van monsternamen <i>Date of sampling</i>	Totale lengte van de onderzochte takken <i>Total length of branches investigated</i>	Aantal levende bloedluizen <i>Number of living aphids</i>	Aantal gemummificeerd bloedluizen <i>Number of parasitised aphids</i>	Aantal gemummificeerde bloedluizen met levende parasiet <i>Number of parasitised aphids with a living parasite</i>	Percentage gemummificeerde bloedluizen met levende parasiet <i>Percentage of parasitised aphids with a living parasite</i>	Verhouding van het aantal parasieten tot het aantal bloedluizen <i>Ratio of the number of parasites and the number of aphids</i>
13/4/'54	7 m	100	456	371	81%	3,71
26/4/'54	10 m	100	371	258	70%	2,58
25-28/3/'55	20 m	100	165	95	58%	0,95
4-7/5/'56	20 m	0	265	100	38%	∞

Gemiddeld percentage gemummificeerde bloedluizen met levende parasiet 62 %
Average percentage of parasitised aphids with a living parasite 62%

In het voorjaar van 1954, 1955 en 1956 werden op verschillende tijdstippen, voordat de imagines van *Aphelinus mali* verschenen, gemummificeerde bloedluizen verzameld in een boomgaard te Wageningen. Hun inhoud werd in het laboratorium onder het binoculair onderzocht. In tabel 25 zijn de resultaten vermeld. De gemummificeerde bloedluizen hebben dus behalve aan de invloed van de koude ook blootgestaan aan de andere ongunstige invloeden van de winter.

Uit een vergelijking van tabel 24 en 25 blijkt, dat de sterfte van de bloedluisparasiet in het veld niet groter is dan in de depots en dat de andere weersinvloeden in dit opzicht dus niet van belang zijn geweest. Van de parasieten aanwezig in de gemummificeerde bloedluizen, die niet door mechanische afslag van de bomen werden verwijderd, bleek dus globaal 50 % met succes te overwinteren (tabel 24: 42 %; tabel 25: 62 %).

Samenvatting betreffende de populatieschommelingen van de bloedluisparasiet gedurende het seizoen

Een vrij gering aantal parasieten overwintert als volwassen larve in diapause binnen de harde, zwarte huid van hun waard. De sterfte van de parasiet tengevolge van de directe invloed van de weersomstandigheden is niet bijzonder groot; zij kan globaal op 50 % worden geschat. Wel gaan in het winterseizoen zeer veel gemummificeerde luizen verloren doordat ze door mechanische oorzaken van takken en stam worden verwijderd.

In het zomerseizoen heeft een stijging van de populatiedichtheid plaats; hierover ontbreken echter exacte gegevens.

8.3. VERGELIJKING VAN DE POPULATIEDICHTHEID VAN APPELBLOEDLUISEN EN BLOEDLUISPARASieten AAN HET BEGIN VAN HET SEIZOEN

Omdat er geen betrouwbare resultaten konden worden verwacht, zijn geen nauwkeurige bepalingen verricht over het verloop van de populatiedichtheid van de appelbloedluis en van haar parasiet gedurende het seizoen.

Wel werden in 1954, 1955 en 1956 in Wageningen populatietellingen uitgevoerd in het begin van het seizoen, d.w.z. in de tijd, waarin de bloedluislarven, die overwinterd hadden, reeds begonnen waren met was af te scheiden. De populatiedichtheid van de bloedluis op de bovengrondse delen is in het begin van het seizoen zeer gering, zodat een telling dan gemakkelijk uitgevoerd kan worden. De populatiedichtheid blijft tot het ogenblik dat de luizen volwassen worden en jongen gaan voortbrengen vrij constant; enige afname is te verwachten door een zekere sterfte onder de bloedluizen, o.a. door roofvijanden, waarvan *Exochomus quadripustulatus* reeds vroeg in het seizoen aanwezig is.

De imagines van *Aphelinus mali* zijn in deze periode nog niet verschenen; de populatiedichtheid van de parasiet kan dus bepaald worden aan het aantal gemummificeerde bloedluizen met een levende parasiet.

Voor dit onderzoek werden afgesneden takken verzameld, waarop levende bloedluizen met een min of meer duidelijke wasafscheiding. In het laboratorium werd de lengte van de takken en de zijtakken gemeten en het aantal aanwezige levende bloedluizen geteld; tevens werden de gemummificeerde bloedluizen met een levende parasiet geteld (dit werd onder het binoculair nagegaan).

In 1954 en 1955 werden zoveel takken op levende en op dode, gemummificeerde bloedluizen onderzocht tot 100 levende bloedluizen waren gevonden. In 1956 werden echter in het voorjaar geen levende bloedluizen aangetroffen; toen werden zoveel takken onderzocht tot het aantal van 100 gemummificeerde bloedluizen met een levende parasiet was bereikt.

De tellingen werden in 1954 en 1955 in dezelfde boomgaard uitgevoerd, in 1956 in een andere, naburige boomgaard. Beide boomgaarden bestonden uit hoogstam Goudreinette. In tabel 25 is het resultaat van de tellingen vermeld. Daaruit blijkt het volgende.

1. De populatiedichtheid van de appelbloedluis en van de bloedluisparasiet is in het begin van het seizoen buitengewoon laag.

2. De populatiedichtheid van de parasiet was in 1954 ongeveer driemaal die van zijn waard; in 1955 waren de populatiedichtheden van waard en parasiet ongeveer gelijk.

De ontwikkeling van de appelbloedluis was op een zelfde datum in het voorjaar van 1954 en 1955 vrijwel even ver voortgeschreden (vgl. tabel 3); derhalve was de ontwikkeling van de bloedluis tussen 12 en 15 mei 1954 minder ver gevorderd dan tussen 28 en 31 mei 1955 (tijdstip van uitkomen van 50 % van de parasieten, zie tabel 18).

Dit betekent, dat in het begin van seizoen 1954 een belangrijk hogere parasitering kon worden verwacht dan in het begin van seizoen 1955, hetgeen inderdaad het geval was (zie fig. 12 en 13). Dit zal overigens nog nader ter sprake komen (blz. 85).

9. VERLOOP VAN DE PARASITERING GEDURENDE HET SEIZOEN

Hoewel in de loop van het seizoen geen betrouwbare populatietellingen over bloedluis en bloedluisparasiet zijn verricht, is wel gedurende enkele opeenvolgende jaren het verloop van het parasiteringspercentage van de appelbloedluis onderzocht.

Parasiteringspercentages van de bloedluis zijn door verschillende onderzoekers bepaald, als regel door in een monster bloedluizen het aantal levende en het aantal dode, gemummificeerde luizen te tellen. Op deze wijze hebben JANCKE (1939), EHRENHARDT (1940a), en BORG (1952) hun tellingen uitgevoerd.

THOMPSON (1934) heeft een andere methode toegepast. Hij nam in een proefboom op verschillende plaatsen af en toe 10 monsters van telkens 10 willekeurige bloedluizen, welke inwendig werden onderzocht op de aanwezigheid van eieren en larven van de parasiet. Deze methode is in principe door mij gevolgd.

Van 1950 tot en met 1955 werd in Zeeland en Wageningen gedurende het zomerseizoen telkens één appelboomgaard bemonsterd, echter niet steeds dezelfde. Bij elke monsternamen werden van 10 verschillende bomen bloedluizen verzameld en met een penseel in flesjes gedaan. In het laboratorium werden uit elk flesje 10 bloedluizen, zoveel mogelijk van dezelfde grootte (ongeveer derde larvestadium), onderzocht. Soms was het aantal bloedluizen zo gering, dat het niet mogelijk was om 10 luizen van ongeveer dezelfde grootte van één boom te verzamelen; dan werden ook luizen van andere stadia onderzocht. Als de bloedluizen erg schaars waren, werden de ontbrekende luizen van één boom met die van een andere, waarop meer bloedluizen aanwezig waren, aangevuld; steeds werd er voor gezorgd, dat bij één bepaling het totale aantal te onderzoeken bloedluizen 100 bedroeg.

Het was niet steeds mogelijk om dezelfde bomen te bemonsteren. Wel werden bij de monsternamen de bomen steeds in dezelfde volgorde afgewerkt. Leek het, dat van een boom niet het vereiste aantal luizen kon worden verkregen, dan werd een volgende boom bemonsterd, waarvan dat wel mogelijk leek. De 100 bloedluizen van elk monster werden onder het binoculair op het al of niet aanwezig zijn van eieren en larven van de parasiet onderzocht. In fig. 8 tot en met 13 is het verloop van het aantal gevonden eieren en larven evenals van het totale aantal beparasiteerde bloedluizen afzonderlijk aangegeven. Voor 1950 (fig. 8) is het aantal beparasiteerde bloedluizen niet aangegeven. Soms is het aantal beparasiteerde bloedluizen minder dan de som van het aantal eieren en larven; in deze gevallen trad nl. superparasitering op en werd er dus meer dan één ei of larve in één bloedluis aangetroffen. Alle 6 krommen zullen afzonderlijk worden besproken.

1950 (fig. 8): De waarnemingen werden gedaan in een perceel halfstam Goudreinette en Cox's Orange Pippin van Zeelands Proeftuin te Wilhelminadorp.

Op 26 mei, de eerste datum van bemonstering, was er reeds een parasitering van 7% en waren ook reeds larven aanwezig. In het depot kwamen op 15 mei de eerste imagines van *Aphelinus mali* uit en tussen 18 en 21 mei was reeds 50% van de wespen uitgekomen (tabel 18). Op 2 juni werden alleen larven in de bloed-

FIG. 8 t.e.m. 13. 8 up to and including 13.

Verloop van de parasitering

Course of parasitism

..... eieren eggs

----- larven larvae

———— beparasiteerde bloedluizen (in fig. 8: eieren + larven van de parasiet)
parasitised aphids (in fig. 8: eggs + larvae of the parasite)

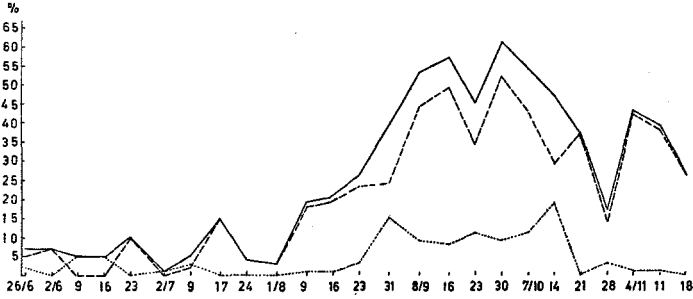


FIG. 8. 1950, Wilhelminadorp (Zeeland)



FIG. 9. 1951, Wilhelminadorp (Zeeland)

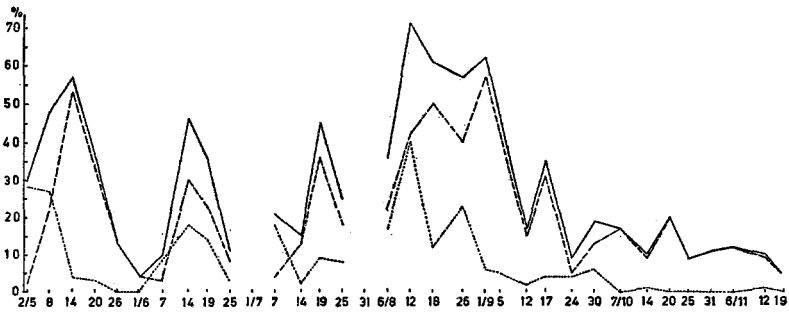


FIG. 10. 1952, Kloetinge (Zeeland)

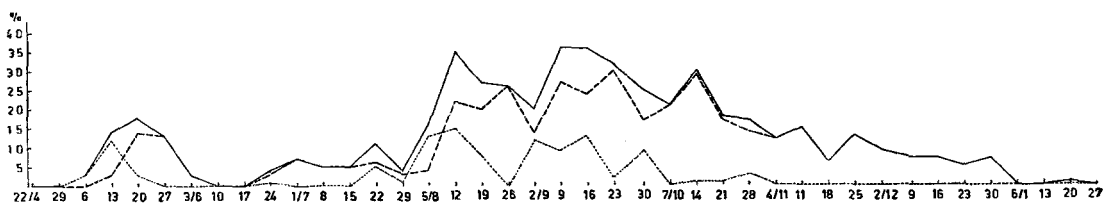


FIG. 11. 1953, Wageningen

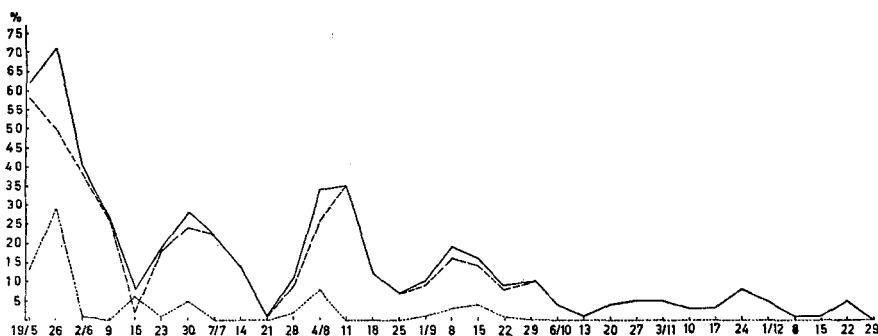


FIG. 12. 1954, Wageningen

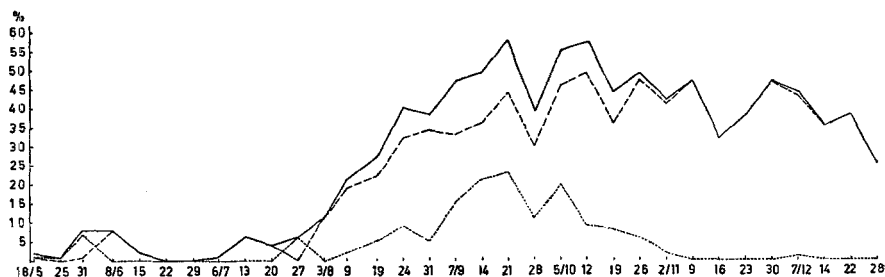


FIG. 13. 1955, Wageningen

luizen aangetroffen. De wespen van de generatie, die overwinterd had, waren toen blijkbaar niet meer aanwezig of nog slechts in zo'n gering aantal, dat eieren in de luizen niet meer werden aangetroffen. Daarentegen werden op 9 en 16 juni geen larven, doch alleen eieren aangetroffen; de tweede generatie van de parasiet was toen blijkbaar verschenen en bezig eieren te leggen. Op 23 juni werden weer geen eieren waargenomen; op 9 juli daarentegen was weer een gering aantal eieren aanwezig, blijkbaar afkomstig van de derde generatie van *Aphelinus mali*. Van 17 juli tot 1 augustus was het aantal waargenomen eieren nihil. Daarna liep het percentage bloedluizen met één of meer eieren van de parasiet, evenals de parasitering in zijn geheel, sterk omhoog. Op 30 september werd de hoogste parasitering (61 %) bereikt; deze daalde daarna weer om op 4 en 11 november de nog betrekkelijk hoge waarden van resp. 43 % en 39 % te bereiken.

Het toenemen van de parasitering vanaf 1 augustus moet ongetwijfeld worden toegeschreven aan het feit, dat toen de normale populatiedaling van de appelbloedluis in het zomerseizoen inzette (8.1.); gedurende september gingen de larven van *Aphelinus mali* in diapause (4.3.); daarna daalde de parasitering sterk, wat vooral tot uiting komt in het percentage eieren. De bloedluispopulatie nam juist in die periode weer toe. Dat het parasiteringspercentage nog zo lang in het najaar zulke hoge waarden kan bereiken, ligt vooral aan het feit, dat de temperatuur in het najaar laag is, waardoor de ontwikkeling zowel van de bloedluis als van *Aphelinus mali* zeer langzaam verloopt.

1951 (fig. 9): De monsters werden verzameld op twee rijen Goudreinette in het fruitbedrijf „De Wilhelminapolder” te Wilhelminadorp.

Een op 9 mei genomen monster vertoonde nog geen parasitering; op 17 mei werd een geringe parasitering waargenomen, waarbij reeds één larve; op 23 mei bedroeg de parasitering reeds 35 % (voornamelijk eieren), op 30 mei reeds 55 % (hoofdzakelijk larven). In de depots kwamen de wespen uit tussen 23 mei en 4 juni; tussen 25 en 28 mei was reeds meer dan 50 % van de wespen van de generatie, die overwinterd had, verschenen (tabel 18). Uit deze waarnemingen blijkt dus, dat de wespen in het veld iets eerder actief waren dan in het depot. Op 13 juni werden geen eieren meer aangetroffen; de wespen van de eerste generatie waren toen zichtbaar niet meer aanwezig. Volgens tabel 11 verschenen de imagines van de tweede generatie tussen 7 en 12 juni, dus iets vroeger dan door de parasiteringskromme is weergegeven. Op 3 juli werd een vrij hoge parasitering waargenomen; op 19 juli was het aantal waargenomen eieren nihil. De derde generatie wespen van *Aphelinus mali* verscheen volgens tabel 11 tussen 13 en 18 juli, dus weer iets vroeger dan door de parasiteringskromme wordt weergegeven. Daarna steeg de parasitering geleidelijk. De volgende generaties overlaptten elkaar toen volkomen. Op 29 augustus werd een parasiteringstop waargenomen (61 %).

Het stijgen van de parasitering tussen 19 juli en 29 augustus is ongetwijfeld weer het gevolg van de daling van de populatiedichtheid van de bloedluis in het zomerseizoen (8.1.).

Vanaf 29 augustus tot in de herfst nam het parasiteringspercentage geleidelijk af, hetgeen weer toegeschreven moet worden aan het in diapause gaan van de parasiet (4.3.) en aan de toename van de bloedluispopulatie in de herfst (8.1.). Op 28 november bedroeg de parasitering nog 7 %; eieren werden toen niet meer aangetroffen.

1952 (fig. 10): De monsters werden verzameld in een verwaarloosde hoogstamboomgaard (meest Goudreinette) te Kloetinge (Zeeland), waarin vrijwel geen cultuurmaatregelen werden uitgevoerd.

De grond was grotendeels begroeid met allerlei veelal bloeiende, kruidachtige gewassen. Er werden betrekkelijk veel roofvijanden in de bloedluiscolonies aangetroffen. Het was vaak moeilijk om in deze boomgaard per monstername 100 bloedluizen te verzamelen; op 1 en 31 juli was dit zelfs onmogelijk. Van een grote stijging van de populatiedichtheid van de bloedluis in het voorjaar, evenals van een daling in juli en augustus, was weinig te bemerken. De populatiedichtheid bereikte nooit een hoge waarde.

Bij de eerste monstername op 2 mei werd reeds een parasitering van 30 %

waargenomen (bijna alleen eieren). In het depot kwamen de wespen tussen 2 en 15 mei uit; tussen 5 en 7 mei was reeds 50 % uitgekomen (tabel 18). Ook hier kwamen de wespen in het depot iets later uit dan in het veld. Op 14 mei werd een parasiteringstop van 57 % waargenomen. Op 26 mei en 1 juni werden in de monsters geen eieren aangetroffen. De tweede generatie imagines verscheen volgens tabel 11 tussen 1 en 6 juni. De gegevens van tabel 11 en de parasiteringskromme zijn vrijwel met elkaar in overeenstemming, want op 7 juni werden weer eieren (8 %) waargenomen. Op 14 juni werd opnieuw een aanzienlijke parasitering bereikt (46 %); toen ontplooide blijkbaar de tweede generatie van de wespen haar grootste activiteit. Deze hoge top moet worden toegeschreven aan de geringe populatiedichtheid van de bloedluis; dezelfde verklaring geldt voor de top van 19 juli (de derde generatie van de parasiet verscheen begin juli, zie tabel 11).

In augustus begonnen de generaties van de wespen elkaar geheel te overlappen; op 12 augustus werd de hoogste parasitering (71 %) bereikt. Daarna daalde deze weer geleidelijk doordat de parasiet in diapause ging (vgl. 4.3.). Op 19 november bedroeg de parasitering nog 5 %. Dat er toen nog onvolgroeide parasietlarven in de luizen werden aangetroffen, moet worden toegeschreven aan het feit, dat de ontwikkeling van de parasiet door de lage temperatuur zeer langzaam verliep.

1953 (fig. 11): De waarnemingen werden verricht in een hoogstamboomgaard in Wageningen (Goudreinette), waar de fruitteelt als nevenbedrijf werd uitgeoefend; de bodem was bedekt met een grasmatten, waar af en toe vee weidde.

Op 22 en 29 april werden nog geen beparasiteerde bloedluizen waargenomen; vanaf 6 mei (alleen eieren) steeg de parasitering tot 17 % op 20 mei; toen werden voornamelijk larven van de parasiet aangetroffen. Deze eerste parasiteringstop is lang niet zo hoog als die, welke in Zeeland in 1951 en 1952 werd waargenomen. Het uitkomen van de wespen in het depot had plaats tussen 5 en 21 mei; op 13 mei was ruim 50 % uitgekomen (tabel 18). De waarnemingen over het uitkomen in het depot komen dus overeen met het verloop van de parasitering.

Op 10 en 17 juni werden geen eieren in de monsters waargenomen; toen waren de wespen van de eerste generatie blijkbaar niet meer aanwezig. Op 24 juni werd één ei in de monsters aangetroffen. Volgens tabel 11 verscheen de tweede generatie wespen tussen 13 en 18 juni. Dit stemt dus ongeveer overeen met de gegevens van de parasiteringskromme, hoewel het aantreffen van het ene ei op 24 juni niet van veel betekenis kan zijn.

Op 9 en 16 september werd een parasitering van 36 % bereikt; deze top is betrekkelijk laag, vergeleken met de toppen in de drie voorafgaande jaren in Zeeland. Daarna nam het parasiteringspercentage tot in de herfst en winter geleidelijk af; op 20 januari werd in een monster nog een larve van *Aphelinus mali* gevonden.

Het toenemen van het parasiteringspercentage in juli, augustus en september hangt ongetwijfeld weer samen met de afname van de bloedluispopulatie in die tijd; de afname van het parasiteringspercentage in herfst en winter met een aanvankelijke toename van de bloedluispopulatie (8.1.) en met het feit, dat de parasiet in diapause ging (4.3.).

1954 (fig. 12): De monsters werden in dezelfde boomgaard genomen als in 1953.

Bij de eerste monsternamen op 19 mei was de parasitering reeds hoog (62 %);

op dat ogenblik was in het depot trouwens reeds 97 % van de wespen uitgekomen (tabel 17). Op 26 mei werd een parasitering van 71 % gevonden; daarna daalde deze tot 8 % op 16 juni.

Op 9 juni werden geen eieren aangetroffen; de eerste generatie van de parasiet was toen blijkbaar verdwenen. Op 16 juni bedroeg het percentage eieren 6; toen verschenen blijkbaar de wespen van de tweede generatie (volgens tabel 11 tussen 19 en 24 juni, dus iets later). Op 30 juni was er weer een betrekkelijk hoge parasitering (28 %). Op 7, 14 en 21 juli werden geen eieren waargenomen, wel op 28 juli en vooral op 4 augustus (8 %). De derde generatie van *Aphelinus mali* verscheen volgens tabel 11 tussen 19 en 24 juli, dus iets eerder dan volgens de parasiteringskromme voor de eieren te verwachten was.

Op 4 en 11 augustus bedroeg de parasitering resp. 34 % en 35 %, wat voor een parasiteringstop in de zomer, vergeleken met 1950, 1951 en 1952 in Zeeland, betrekkelijk laag was. Daarna daalde het parasiteringspercentage in de loop van de zomer weer tot lage waarden.

De zomer van 1954 was nat en uitzonderlijk koud; de lage parasitering kan misschien hiermee in verband worden gebracht. Beparasiteerde luizen werden nog tot in de winter waargenomen (geringe ontwikkelingssnelheid bij lage temperatuur); op 22 december bedroeg de parasitering nog 5 %.

1955 (fig. 13): De waarnemingen werden verricht in een hoogstamboomgaard (Goudreinette) te Wageningen, welke grensde aan de boomgaard, die in de beide voorgaande jaren werd onderzocht. De fruitteelt werd hier ook als nevenbedrijf uitgeoefend; de bodem was eveneens bedekt met een grasmat, waar af en toe vee weidde.

Bij de eerste monsternamen op 18 mei werden reeds één ei en één larve van de parasiet aangetroffen, op 25 mei slechts één larve. Op 31 mei en 8 juni werd de hoogste parasitering van het voorjaar waargenomen; zij bedroeg slechts 8 % (op 31 mei bijna alleen eieren, op 8 juni uitsluitend larven). De wespen kwamen in het depot tussen 18 mei en 11 juni uit; 50 % kwam tussen 28 en 31 mei uit. Hoewel de parasiteringstop laag was, stemt zijn optreden dus toch overeen met het uitkomen van de wespen in het depot. Doordat het aantal parasieten t.o.v. het aantal bloedluizen (vgl. blz. 76) blijkbaar gering was, bleef de parasitering tot in de zomer uitzonderlijk laag; pas eind juli, begin augustus begon een geleidelijke stijging tot 58 % op 21 september (de stijging was weer stellig het gevolg van de achteruitgang van de bloedluispopulatie in juli en augustus).

Daarna daalde het parasiteringspercentage slechts in zeer geringe mate; tot in december kwamen nog hoge waarden voor; op 28 december werd zelfs nog een parasitering van 25 % vastgesteld.

10. SLOTBESCHOUWING

Bij vergelijking van het verloop van de parasiteringskromme in de 6 onderzochte jaren vallen enige overeenkomsten op.

1. In 1951 tot en met 1955 trad in het begin van het seizoen een duidelijke top in de parasiteringskromme op; deze was in 1951, 1952 en 1954 hoog (resp. 55 %, 57 % en 71 %), doch in 1953 en 1955 veel lager (resp. 17 % en 8 %). In 1951, 1952, 1953 en 1955 trad in deze periode eerst een duidelijke top op in de eikromme en één tot twee weken daarna een duidelijke top in de larvekromme. In 1954 bereikte de parasitering op de eerst datum van waarneming (19 mei) reeds een hoge waarde (62 %); de eigenlijke eitop was stellig al eerder opgetreden; de top in de eikromme op 26 mei is dan een tweede eitop. In 1950 werd in het begin van het seizoen geen top waargenomen, stellig omdat toen te laat met de monsternamen werd begonnen.

De waarnemingen over het optreden van de top van parasitering in het begin van het seizoen doen vermoeden, dat deze top verband houdt met het uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* uit de gemummificeerde bloedluizen, waarbinnen de volwassen larven van de parasiet overwinterd hebben. Daar het parasietewijfje vrijwel onmiddellijk na het uitkomen kan beginnen met het leggen van eieren, moet dus het uitkomen van de eerste wespen overeenkomen met het optreden van de eerste eieren in de bloedluismonsters. Dit blijkt uit het volgende.

De wespen verschijnen in het voorjaar in het depot veelal over een betrekkelijk korte periode; in 1950 tot en met 1955 bedroeg deze periode resp. 21, 12, 13, 16, 10 en 24 dagen (zie tabel 17 en 18). In het begin en aan het einde van deze periode kwamen over het algemeen slechts enkele dieren uit; de grote meerderheid verscheen dus over een nog kortere periode. De gemiddelde levensduur van het wijfje is vrij kort (in laboratoriumproeven bij schommelende kamertemperatuur ongeveer 8 dagen; zie tabel 12).

De eieren van deze wespen moeten dus over een betrekkelijk korte periode worden afgezet. Daarna komt er een tijd, dat er geen wespen van deze generatie meer zijn, terwijl de tweede generatie wespen nog niet is verschenen; de ontwikkelingsduur van ei tot geslachtsrijpe imago is nl. lang ten opzichte van de levensduur (vgl. 3.2.5.). Dit betekent dus, dat er enige tijd na de eitop geen eieren meer in de monsters kunnen worden aangetroffen. Deze perioden vallen in 1950 tot en met 1955 resp. op 2 juni, 13 juni, 26 mei-1 juni, 27 mei-17 juni, 9 juni en vanaf 8 juni.

In tabel 26 is de periode van het uitkomen van de wespen in het depot en het optreden van eieren in de monsters met elkaar vergeleken. Daaruit blijkt, dat deze perioden in het algemeen vrij goed met elkaar overeenstemmen. De eitop kan men redelijkerwijze verwachten, nadat 50 % van de wespen is uitgekomen; dit is echter niet het geval. De waargenomen eitop in 1954 moet een tweede eitop zijn; de eigenlijke eitop, die waarschijnlijk is gemist, doordat in 1954 te laat met de monsternamen werd begonnen werd tengevolge van het zeer geringe aantal bloedluizen in het begin van dat seizoen, zou dan vóór 19 mei opgetreden moeten zijn. Dat de eitop in de jaren van onderzoek optreedt vóórdat 50 % van de wespen in het depot is uitgekomen, zou kunnen worden verklaard door de andere klimatologische omstandigheden in de boomgaard, waardoor daar de

TABEL 26. Vergelijking van het uitkomen van de imagines van *Aphelinus mali* in het depot en het optreden van eieren in de parasiteringsmonsters.
Comparison of the hatching of the adults of Aphelinus mali in the glass tubes and the appearance of eggs in the samples.

Jaar Year	Periode van uitkomen van de wespen Period of hatching of the adults	Periode van optreden van eieren in de monsters Period of appearance of eggs in the samples	50 % wespen uitgekomen op 50 % of the adults hatched on	Eitop Egg-peak
1951	23 mei– 4 juni	17 mei– 6 juni	28 mei	23 mei
1952	2 mei–15 mei	2 mei–20 mei	7 mei	2 mei
1953	5 mei–21 mei	6 mei–20 mei	13 mei	13 mei
1954	12 mei–22 mei	19 mei of eerder–2 juni (or before)	15 mei	26 mei
1955	18 mei–11 juni	18 mei–31 mei	31 mei	31 mei

wespen eerder verschijnen dan in het van directe bestraling door de zon afgeschermd depot (zie 4.2.).

Zoals reeds werd vermeld, treedt de larvetop 1 à 2 weken na de eitop op; de eieren zijn dan blijkbaar grotendeels uitgekomen (zie voor de duur van het eistadium tabel 8).

Omdat de gemummificeerde bloedluizen in de tellingen niet werden meegeteld (het popstadium in de gemummificeerde luis duurt even lang als het eien larvestadium samen, zie blz. 31) moet er een periode zijn, waarin de op deze wijze berekende parasitering zeer laag is (steeds een daling na de parasiteringstop).

Dat de parasitering in het begin van het seizoen reeds hoog kan zijn, wil ik nader trachten te verklaren aan de hand van de parasiteringskromme van 1954. In dat jaar was de top in het voorjaar bijzonder hoog; er zijn toen tevens gegevens verzameld over de verhouding van het aantal bloedluizen en parasieten, dat overwinterd had (zie tabel 25).

De eerste wasafscheiding van de jonge bloedluizen werd op 22 maart zichtbaar; deze luizen waren op 6 mei volwassen en brachten toen nakomelingen voort (zie tabel 3).

De imagines van de parasiet verschenen in het depot tussen 12 en 22 mei; op 15 mei was reeds meer dan 50 % uitgekomen (zie tabel 18). Op 26 mei werd een parasitering van 71 % waargenomen (zie fig. 12); op deze datum waren alle wespen uitgekomen. Daar het uitkomen in het veld vroegtijdiger verloopt dan in het depot en de gemiddelde levensduur van het wijfje slechts kort is, kan worden aangenomen dat op die datum de wespen van de generatie, die overwinterd had, vrijwel alle verdwenen waren en hun eieren hadden afgezet.

Als we nu uitgaan van *a* overwinterende bloedluizen, dan waren er dus ongeveer $3a$ overwinterende parasieten (zie tabel 25) en daar de wijfjesindex van de overwinterende generatie ongeveer 50 % is, dus $I\frac{1}{2}a$ parasietewijfjes.

We kunnen aannemen, dat de bloedluizen, die overwinterd hadden, op 26 mei globaal de helft van hun nakomelingen hadden voortgebracht. Op 26 mei waren dan dus $a + 75a = 76a$ bloedluizen aanwezig en $I\frac{1}{2}a \times 75 = 127\frac{1}{2}a$ eieren en larven van de parasiet.

Dit betekent, dat de parasiet in het voorjaar van 1954 voldoende in aantal aanwezig was om alle toen aanwezige bloedluizen van een ei te voorzien. Dit laatste geschiedde echter niet; wel vinden we op 26 mei een hoge parasitering

(fig. 12), maar deze bedraagt toch slechts 71 %. In deze 71 van de 100 bloedluizen waren echter in totaal 79 eieren en larven van de parasiet aanwezig. Er was dus een belangrijke superparasitering, hetgeen er op wijst, dat de parasietewijfjes niet in staat zijn geweest om alle aanwezige bloedluizen te vinden.

Blijkbaar is de toestand niet in elk voorjaar zo gunstig, dat een dergelijk hoog parasiteringspercentage kan worden bereikt. In de parasiteringskrommen van 1953 en 1955 is weliswaar een duidelijke top aanwezig, die ook weer in verband kan worden gebracht met het optreden van de eerste generatie wespen, doch deze is veel lager dan in die van 1951, 1952 en 1954. Op blz. 76 is reeds uiteengezet, waarom de parasiteringstop in het begin van 1955 belangrijk lager moest liggen dan in 1954: het aantal parasieten was toen ten opzichte van het aantal bloedluizen geringer en de ontwikkeling van de bloedluispopulatie was ten tijde van de parasiteringstop verder voortgeschreden ten opzichte van de ontwikkeling van de parasietepopulatie.

2. In de meeste jaren blijft in de voorzomer het parasiteringspercentage vrij laag; pas midden in de zomer begint de parasitering weer geleidelijk te stijgen, totdat in de zomer of herfst weer een meestal hoge top wordt bereikt. De tijd, waarin deze top optreedt, loopt in de verschillende jaren nogal uiteen; 1950: 30 september (61 %), 1951: 29 augustus (61 %), 1952: 12 augustus (71 %), 1953: 9 en 16 september (58 %), 1954: 11 augustus (35 %), 1955: 21 september (58 %).

Zoals reeds eerder werd vermeld (8.1.), daalt de bloedluispopulatie in de loop van de zomer als regel sterk onder invloed van de toestand van de voedselplant. De parasiet, die een veel geringere vermeerderingscapaciteit heeft dan de bloedluis (vgl. 3.3.), is pas onder deze omstandigheden in staat om weer hoge parasiteringspercentages te veroorzaken. De populatie van de parasiet is bovendien gedurende 3 à 4 generaties sterk toegenomen.

De toename van het parasiteringspercentage van de appelbloedluis gedurende de nazomer en herfst moet dus worden toegeschreven aan het kleiner worden van de bloedluispopulatie. Indien deze verkleining van de bloedluispopulatie niet optrad, zou de parasiet vanwege zijn veel geringere vermeerderingscapaciteit niet in staat zijn om in de nazomer en herfst zulke hoge parasiteringspercentages te bereiken.

De meestal geleidelijke stijging in de zomer en herfst valt het duidelijkste op in 1950 (1 augustus tot 30 september), 1951 (19 juli tot 29 augustus), 1953 (29 juli tot 9 september) en 1955 (ongeveer 29 juli tot 21 september).

Dat de eikromme steeds veel lager ligt dan de larvekromme is vanzelfsprekend een gevolg van de veel kortere duur van het eistadium t.o.v. het larvestadium (verhouding 1:4, zie 3.2.1.1.4.).

Na het bereiken van de parasiteringstop in de zomer daalt het parasiteringspercentage geleidelijk; de parasiet gaat nl. vanaf september in diapause (zie 4.3.). Verder vindt in de herfst weer een stijging van de dichtheid van de bloedluispopulatie plaats (8.1.). Soms wordt echter tot ver in de winter nog een hoge parasitering waargenomen, b.v. 28 december 1955: 25 % (fig. 13).

In 1954 had vlak na het optreden van de parasiteringstop een snelle daling plaats, welke waarschijnlijk in verband moet worden gebracht met de koude, natte zomer in dat jaar, welke ongunstig voor de parasiet moet zijn geweest (fig. 12).

3. Behalve de beide hoge toppen van parasitering, resp. in het voorjaar en in

de nazomer of herfst, traden in de tussenliggende periode vaak nog één of twee kleinere toppen op, welke door diepe dalen waren gescheiden: in 1950 (fig. 8) en 1952 (fig. 10) twee toppen (resp. op 23 juni en 17 juli, op 14 juni en 19 juli) en in 1951 (fig. 9) en 1954 (fig. 12) één top (resp. op 3 juli en op 30 juli). Deze lagere toppen moeten waarschijnlijk in verband worden gebracht met het optreden van de tweede en eventueel de derde generatie van de parasiet (zie 9.), welke generaties dus in deze gevallen nog scherp van elkaar gescheiden moeten zijn geweest. In geen van de jaren van waarneming werden echter vanaf augustus nog aanduidingen van gescheiden generaties opgemerkt.

Vanzelfsprekend speelt een zeer ingewikkeld complex van factoren een rol bij de totstandkoming van de geconstrueerde parasiteringskrommen. Het is echter duidelijk, dat de hier boven besproken algemene lijnen, die de krommen in de verschillende jaren vertonen, globaal met de gegevens welke in de eerste 8 hoofdstukken vermeld zijn, kunnen worden verklaard.

MASSEE (1943, 1954) heeft in de herfst takken met gemummificeerde bloedluizen verzameld en deze in een koelruimte bewaard. De takken werden in de tweede helft van mei weer in de boomgaard gebracht. MASSEE (1954) deelt mee, dat deze methode veel succes had en dat veel bloedluizen in het voorjaar door *Aphelinus mali* werden beparasiteerd. Door vele Engelse fruittelers wordt van deze methode ter bestrijding van de appelbloedluis in de praktijk gebruik gemaakt.

Natuurlijk is het moeilijk om dit succes te beoordelen zonder een vergelijking te treffen met boomgaarden, waar deze handelwijze niet was toegepast. Theoretisch kan echter worden aangetoond, dat deze methode een goed resultaat kan hebben. Als de takken met gemummificeerde bloedluizen op een dusdanig tijdstip worden uitgezet, dat de wespen uitkomen vlak na de eerste parasiteringstop, dan moet juist in deze periode, waarin normaliter zeer weinig parasitering optreedt, deze nu belangrijk verhoogd worden. MASSEE heeft er derhalve onwillekeurig voor gezorgd, dat de parasitering meer continu verloopt, zodat ook in de tijd van de sterke vermeerdering van de bloedluis meer parasieten aanwezig zijn.

Verder is het aantal parasieten, dat met succes in een koelruimte overwintert, veel groter dan het aantal, dat in het veld de winter doorkomt (invloed van mechanische afslag, zie 8.2.).

VAN POETEREN (1930) heeft reeds de mogelijkheid geopperd om gemummificeerde bloedluizen in de winter in een koelkamer te bewaren en ze in het voorjaar, als er voldoende waarddieren in het veld aanwezig zijn, uit te zetten.

Uit de grafieken (fig. 8 tot en met 13) blijkt, dat in de parasitering van de appelbloedluis als regel jaarlijks twee toppen optreden, nl. één in het voorjaar en één in de nazomer of herfst.

De laatste top is vanuit economisch standpunt bezien niet van belang, daar de schade door de bloedluis dan meestal reeds is aangericht.

De top van de parasitering in het voorjaar wordt echter bereikt op een ogenblik, dat er in de boomgaard nog slechts weinig waarddieren en parasieten aanwezig zijn. In sommige jaren zou dan een honderdpercentige parasitering mogelijk zijn, indien de parasieten in staat waren om alle beschikbare waarddieren te vinden. Dit is echter niet het geval, hetgeen o.a. blijkt uit de vrij sterke super-

parasitering die dan optreedt; zodoende ontsnapt dan nog een belangrijk deel van de waarddieren aan de parasitering. Door de veel grotere vermeerderingscapaciteit van de appelbloedluis krijgt deze in het voorjaar en in de voorzomer een steeds grotere voorsprong op de parasiet. Juist in deze periode vermeerderd de bloedluis zich sterk en richt de grootste schade aan. De parasiet is dan dus niet voldoende effectief.

Uit het onderzoek blijkt dus dat de bloedluisparasiet *Aphelinus mali* onder de omstandigheden, zoals die in ons land heersen, niet in staat is om de populatiedichtheid van de appelbloedluis beneden het economisch toelaatbare niveau te houden.

SUMMARY

1. INTRODUCTION

The woolly aphid is a serious apple pest. An account is given of the introduction of the woolly aphid parasite (*Aphelinus mali*) from N.-America into Europe and especially into the Netherlands from France by the Phytopathological Service in 1924. The initial attempt to establish the insect in Wageningen was succesful. But after some thirty years the woolly aphid is still a serious pest in the Netherlands.

This paper outlines the results of investigations made in relation to the influence of *Aphelinus mali* on its host, the woolly aphid.

2. BIOLOGY OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE IN THE NETHERLANDS

2.1. BIOLOGY OF THE WOOLLY APHID

In the Netherlands only the wingless, viviparous and parthenogenetically reproducing females are the forms responsible for the increase of the population density. They hibernate mostly in the form of young nymphs, usually in the first instar. During the latter part of March the insect becomes active and the secretion of wax starts again.

There are two forms of winged females, the virginoparae which occur in June and July and are considered very rare, and the sexuparae in August, September and October. The latter produce males and females. The fertilized female lays only one egg which may hatch in the spring; in this event, however, the fundatrix nymph invariably dies (DE FLUITER, 1931).

The woolly aphid occasionally occurs on the roots, but only when the latter are exposed by cultivation they can reach these by holes in the earth. In the laboratory they may be established on the roots of potted seedlings, especially on the part of the roots adjacent to the drainage hole at the bottom of pots. In my experiments the aphid has not been observed to migrate from branches and trunk of the trees to the roots.

The mortality may be very high especially in seasons when wheather conditions are very cold.

2.2. BIOLOGY OF THE WOOLLY APHID PARASITE

The woolly aphid parasite hibernates as a full-grown larva in a state of diapause within its mummified host, whose skin is hard and black. The ventral side of the mummified aphid is fastened on the twigs or the stem of the apple-tree. The first adults appear in spring, and there are several generations a year (cf. pg. 89).

3. CAPACITY OF INCREASE OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE

By „capacity of increase” should be understood the number of progeny of an animal species after a period of time, starting from one female, when there is no mortality by biotic factors. This is not meant to express the „capacity of increase” in an absolute sense, it is only meant to compare the capacity of increase of two animal species, which are ecologically connected: in this investigation the woolly aphid and its parasite.

There are five factors that fix the „capacity of increase”, namely 1. the rate of development from egg (or with viviparous forms from new-born larva) to adult state; 2. the number of progeny from one female; 3. the duration of the reproduction period; 4. the distribution of the progeny over the reproduction period; 5. the sex ratio.

3.1. CAPACITY OF INCREASE OF THE WOOLLY APHID

3.1.1. *Rate of development*

The rate of development may be expressed in 1. the duration of the period of development at different constant temperatures, 2. the number of generations during one season.

3.1.1.1. *Rate of development at constant temperatures*

Despite statements made in the literature it is not accepted there should be any relation between the atmospheric moisture content and the rate of development at a constant temperature of such an insect as the woolly aphid, that takes up an excess of moisture with its food.

In my own experiments I determined the rate of development of the woolly aphid at different constant temperatures. The aphids were bred on apple-trees (Cox's Orange Pippin) in a room with a constant temperature. Parts of selected branches of the tree were enclosed by square metal cases with a glass lid on each side (Fig. 1). In a curved metal tube within each case warm water of a constant temperature could be circulated by means of a „Höppler thermostat”. The temperature within the case could be read on a bulb thermometer. On each branch in its case five wounds were made by a knife, each wound being surrounded by a ring of tacky grease. The wounds were inoculated with young woolly aphids which were not more than a day old. Above the plant an electric lamp was placed that automatically switched on and off with a continuous day period of light and dark of thirteen and eleven hours respectively. Observations on moulting were made every day. The results are given in Table 1, from which the following may be concluded: 1. The duration of the first nymphal instar varied considerably at different temperatures. 2. The duration of the second, third and fourth instars varied much less. 3. Generally speaking the duration

of the first instar is comparatively long when compared to those of the other instars.

The variation of the duration of the first instar may be accounted for by the fact that the newly-hatched nymph may walk about on the plant for some time before it selects a suitable site for feeding upon.

The following conclusions may be drawn from Table 2: 1. The rate of development of the three last instars is about equal. 2. The quickest rate of development of the first instar is in most cases equal to the average of the last three instars. Thus the actual rates of development of the four nymphal instars of the woolly aphid are about equal.

The graph in Fig. 2 represents the relation between the real duration of the development of the woolly aphid and the temperature.

The data from these experiments have been compared with totally different data obtained by MARCOVITCH (1934), EHRENHARDT (1940b) and BODENHEIMER (1947). It must be noted, however, that the first two authors have results based upon experiments where whole plants are enclosed in a container of a constant temperature (controlled by thermostat), so that the harmful effect of high temperatures affected the whole rather than a small part of the plant, as was the case in my experiments. BODENHEIMER did not have constant temperature conditions, indeed his graphs were constructed from values which he calculated from average temperature records under natural conditions.

3.1.1.2. *Number of generations in one season*

The aphids were reared in metal cages placed on apple-trees in the field (Fig. 3). The observations were started with overwintering nymphs in the spring when these showed their waxy secretions. When these insects reached maturity and had produced a few nymphs, the former were killed, and the latter allowed to breed until they in their turn had started to reproduce. This process was repeated several times until the following winter.

Generally speaking there are eleven or twelve generations each year as shown in Table 3.

3.1.2. *Number of progeny*

3.1.2.1. *Number of progeny at constant temperatures*

The experiments made to determine the number of progeny at constant temperatures were conducted in a manner similar to those on the determination of the rate of development at constant temperatures (Fig. 1).

The newly-hatched nymphs were counted and discarded every day. Frequently the adult woolly aphids were caught in the grease, used to prevent their escape, before they had finished laying their progeny. In such cases it was possible to determine their full complement by counting the living young and the number of embryos within the mother aphid, provided the cells at the beginning of each ovariole had stopped producing eggs (cf. EHRENHARDT, 1939). It will be seen in Table 4 that the average number of progeny of 4 aphids at $15\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ is 170, of 6 aphids at 26°C 135 and of 4 aphids at alternating temperatures from $15\frac{1}{2}^{\circ}$ to 26°C amounts to 160. The differences of these figures are not significant, however.

3.1.2.2. *Number of progeny at inconstant temperatures*

The aphids were bred in the laboratory at room-temperature on potted apple-seedlings. Rings of grease were used to prevent the aphids escaping. Generally the records were made every two or three days. The following conclusions may be drawn from Table 5:

1. From 28 aphids (1a up to and including 19), which produced the whole of their progeny as nymphs, the mean number of progeny being 149 (minimum 115, maximum 195).

2. From 19 aphids (12a up to and including 10e), which were caught in the grease, and from which the cells at the beginning of the ovarioles had stopped producing eggs, the mean number of progeny being 151 (minimum 112, maximum 187).

3. From 3 aphids (21a, 28, 29a), which were also caught in the grease and from which the cells at the beginning of the ovarioles had not stopped producing eggs, the progeny was 83, 106 and 110 respectively.

By comparing 1., 2. and 3. it is permissible to determine the number of progeny of aphids that died before producing their whole progeny by adding the hatched nymphs and the number of embryos, provided the cells at the beginning of the ovarioles have stopped producing eggs.

4. The mean number of progeny from 6 aphids (14a up to and including 26c) reared on unhealthy food plants was 131 (minimum 98, maximum 162), not very much less than the number of progeny on healthy seedlings. The mean number of progeny bred in favourable conditions at room-temperature may be fairly estimated at 150. A similar figure probably applies to field conditions.

3.1.3. *Duration of reproduction period*

Table 4 shows that the mean reproduction period of the aphids 3 : 2a, 3 : 3b and 3 : 5 is almost twice their period of development at 26°C.

Table 5 shows that the period of development is about 65 % of the reproduction period at room-temperature (28 aphids: 1a up to and including 19). From Tables 5 and 6 it is seen that at room-temperature the reproduction period is about one and a half times the period of development. It is thought likely that this phenomenon happens in the field.

3.1.4. *Distribution of the number of progeny over the reproduction period*

In Table 4 it will be observed that the aphids 3 : 2a, 3 : 3b and 3 : 5 produced all their progeny as young nymphs at a constant temperature of 26°C. The progeny of the aphids observed every twenty four hours is given in Table 7. If the newly-hatched nymphs of the three aphids are totalled up every two days, it is shown that the rate of production of nymphs continues to increase until half way through the reproduction period. After this period the rate of production of nymphs tends to decrease again (see Fig. 4). In Fig. 5 the reproduction of nymphs by three aphids (10a, 14b and 15a) is shown at an inconstant room-temperature. This follows the same trend as noted in Fig. 4, except for slight differences which may be attributed largely to temperature influence.

3.1.5. *Sex ratio*

The viviparous, parthenogenetically reproducing generations are 100 % females.

3.1.6. *Summary of the investigations on the capacity of increase of the woolly aphid*

1. The rate of development at constant temperatures is considered in Fig. 1; in the Netherlands there are eleven or twelve generations per annum. 2. The number of progeny in the field when conditions are favourable is approximately 150. 3. The duration of the reproduction period in the field is considered to be one and a half times the period of development. 4. At the middle of the reproduction period the peak of hatching occurs. 5. The viviparous forms always produce one hundred per cent females.

3.2. CAPACITY OF INCREASE OF THE WOOLLY APHID PARASITE

3.2.1. *Rate of development*

3.2.1.1. *Rate of development at constant temperatures*

3.2.1.1.1. *Duration of the egg-stage*

A number of female parasites were placed in a petri-dish together with a number of woolly aphids, usually of the third nymphal instar and kept at room-temperature. After one to two and a half hours the parasites were discarded, and the aphids in the petri-dish were put in a series-thermostat of ZWÖLFER (1932). By dissecting the aphids at intervals and examining the eggs of the parasite, the duration of development of the egg could be ascertained (Table 9).

3.2.1.1.2. *Duration of the pupal stage*

The yellowish parasitised woolly aphids were collected in the field. The parasitised yellow aphids which are devoid of the waxy secretion, and on which a black spot is visible (which is in fact the contents of the gut of the larva of the parasite) contain the nearly full-grown parasite larva. Within a few days the parasitised aphids turn black and die and become mummified. Within these mummified aphids the pupa is formed. Every day the yellow parasitised aphids were examined, and when they reached the mummified state they were transferred to a petri-dish in the series-thermostat at different constant temperatures. Every day the adult parasites were observed to emerge from the mummified aphids. In addition to the temperature influence the influence of the humidity was examined. To facilitate this the mummified aphids were placed in small dishes contained in the petri-dish filled with water (relative air moisture content 100 %) or a saturated solution of cooking-salt (relative air moisture content 75 %) or a saturated solution of calcium chloride (relative air moisture content at temperatures recorded from 26 % to 39 %). The following deductions may be drawn from Table 9:

1. The spreading in the time of hatching of both males and females at a fixed air moisture content increases from the higher to the lower temperatures and is at $16\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ and at $13\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ rather pronounced.

2. At the lower temperatures the duration of the pupal stage of the female is a little longer than that of the male (statistically significant).

3. At lower temperatures there is a tendency that the development is more rapid at a higher than at a lower air moisture content, but the figures showing this are not significant.

4. At higher temperatures the size of the time unit (one day) between two succeeding observations is too great to show the tendency, stated in 2 and 3.

3.2.1.1.3. *Duration of egg- and larval stage combined*

It was not possible to study the duration of the larval stage separately, but the duration of the egg- and larval stage combined was investigated. In these experiments potted apple-seedlings with woolly aphids were used. They were infected with the woolly aphid parasite, and were kept at different temperatures which were thermostatically controlled. Records were made every day and the mummified aphids were noted. Table 10 presents the influence of the different temperatures on the duration of development. The variation in the length of the egg- and larval state combined is found to be considerable. This is largely attributed to the wide variation of the duration of the larval stage.

3.2.1.1.4. *Discussion of the duration of development of the woolly aphid parasite at different constant temperatures*

The graph given in Fig. 6 shows the relation between the temperature and the duration of development of the egg-stage, the pupal stage and the egg- and larval stage combined. For these three different factors three different graduations are used, which are in the proportion of 1 : 5 : 5. From Fig. 6 it will be seen that the development of the egg, the larva and the pupa are about proportional in the ratio of 1 : 4 : 5.

3.2.1.2. *Number of generations of the parasite in one season*

Colonies of the woolly aphid were reared in metal boxes (Fig. 3) on branches of apple-trees in the field. Some males and females of *Aphelinus mali* were put in these boxes and were left for several days. The colonies were observed every two or three days; the mummified aphids were isolated. When adult parasites emerged new colonies of aphids were inoculated. At the end of the season the full-grown larva went into diapause and no more parasites emerged.

In Table 11 it will be noted that in the Netherlands there are normally five generations each year. In some suitable seasons there may be a partial sixth generation.

3.2.2. *Number of progeny*

Males and females were reared separately from parasitised aphids. Observations were made daily, and as soon as they hatched they were used in the investigations. Every day about thirty or forty healthy aphids were each put in a separate petri-dish together with a female (and occasionally a male) of the parasite. The experiment continued until the female parasites died. The parasitised aphids were dissected daily and the number of eggs of the parasite recorded. From Table 12 it will be observed that the number of ova laid by a female may vary considerably, but the average number is about 85. The maximum number recorded was 177.

3.2.3. *Duration of reproduction period and distribution of eggs laid over that period*

In Table 13 the data of the females ns. 8-25 are given. Although the number of eggs laid daily may vary considerably the following conclusions may be drawn from Tables 12 and 13.

1. The mean number of eggs laid daily fluctuates about a constant level; at room-temperature this amounts to about 11.

2. The number of eggs laid by a female varies according to the longevity of the insect.

3. From 25 observations the mean number of eggs laid totalled 85; the mean longevity amounted to 8 days.

The length of life of the female parasite may vary because the aphid emits a liquid substance from its siphunculi, which hardens when exposed to the air. This substance may readily contaminate the mouth-parts, the antennae and the legs of the female parasite, thus causing its death (cf. LUNDIE, 1924). This fact was observed in several experiments, and it is also considered to take place in the field. Therefore it is better to regard the number of eggs laid as 85, rather than to consider the maximum number of 177 eggs as the egg-laying capacity of the parasite.

3.2.4. *Sex ratio*

Tables 14 and 15 show that the proportion of females, bred from the hibernating full-grown larvae was 49 %, while of those collected in the summer the proportion was 66 %. The difference is statistically significant. In nature it may be said that the proportion of females is about 50 %.

It was observed that four unfertilized females laid eggs, of which the progeny were all males. The figures were 1, 14, 11, 19 respectively. Four fertilized females laid eggs which produced males and females in the following proportions: 0 + 3; 7 + 21; 15 + 47; 6 + 12 respectively.

3.2.5. *Summary of the investigations on the capacity of increase of the woolly aphid parasite*

1. Fig. 6 shows the duration of the development of the egg, the pupa and the egg and larva combined at different constant temperatures. In the Netherlands there are five or sometimes six generations of the parasite during one year.

2. The average number of progeny from 25 female parasites is 85 eggs.

3. The average reproduction period at an inconstant room-temperature lasts 8 days. The period of development at a temperature of 18°C (Fig. 6) is about 28 or 29 days; the mean longevity of the female parasite amounts to about 0.3 times the period of development from the egg to the adult stage.

4. The number of eggs laid daily at room-temperature fluctuates about a constant level and numbers about 11.

5. The proportion of hibernating females is about 50 %; in the summer generations it is a little higher (average 66 %).

3.3. COMPARISON OF THE CAPACITY OF INCREASE OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE

The graph depicted in Fig. 7 shows the capacity of increase of the woolly aphid and its parasite at a temperature of about 18°C. It will be seen that the capacity of increase of the former is much greater than that of the latter.

4. PHENOLOGY OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE

4.1. PHENOLOGY OF THE WOOLLY APHID

The woolly aphid usually hibernates as a young nymph, mostly in the first instar. It starts producing its flocculent woolly secretion in the second half of March (Table 3). As the reproduction period is about one and a half times as great as the period of development, overlapping of generations starts during the second generation. When weather conditions are favourable the aphid may continue in its active state until December or even later.

4.2. PHENOLOGY OF THE WOOLLY APHID PARASITE

The parasite hibernates as a full-grown larva in a state of diapause within the parasitised dead woolly aphid.

In Table 16 the results are shown of observations (Wilhelminadorp, 1951) made every two or three days of 100 mummified aphids with a living larva, prepupa, pupa or adult of the parasite. On May 13th the first adults were found inside the mummified aphids; the diapause state of the larva had ended by May 7th. Mummified aphids collected in the field during the preceding autumn and winter were enclosed in glass tubes, the opening being closed with a piece of cotton wool; they were examined every two or three days in spring. The glass containers were kept in the open air, but away from direct sunlight. From the spring of 1950 up to and including 1955 observations were made on the hatching period of the adults of the overwintering generation. These results are given in Tables 17 and 18.

It will be seen in Table 18 that during the six years of the investigations the first parasites hatched from May 2nd to May 23rd; the last ones emerged from May 15th to June 11th; 50% hatched between May 7th and May 31st. Thus in the different years the adult parasites hatched at various times.

It appears from Table 17 that in most years there is a distinct proterandry. An experiment was made to illustrate the influence of heat produced by direct sunlight on the break of diapause and on the rate of development. In this experiment a number of parasitised aphids were collected in the autumn and winter and were collod on pieces of hardboard which were mounted at a height of about $1\frac{1}{2}$ m on a post in the field, viz. each one being placed vertically on the North, East, South and West, with one horizontally above. Observations were made mostly every two days to determine whether emergence holes were present in the parasitised aphids, thus indicating that the parasites had left their hosts. The results are shown in Table 19. In the second column the number of parasitised aphids were all reduced to the same number 30. The parasites from the parasitised aphids on the pieces of hardboard facing South, East, West and above hatched much earlier than those on the North and also the controls, the latter being kept in the same situation as the parasitised aphids in the glass tubes.

In 1951 parasitised aphids were marked and observed every two or three days in an orchard at Wilhelminadorp. Table 20 shows that the first parasites hatched much earlier (April 30th) than in the glass tubes, screened from direct sunlight (May 23rd: Table 18). In the field in 1951 the first wasps were noticed on April 30th too.

The difference in the time of hatching of the parasites, those screened from direct sunlight and those in the field, may be explained by the influence of heat, induced by direct sun radiation.

4.3. OBSERVATIONS ON THE DIAPAUSE OF THE WOOLLY APHID PARASITE

In 1955 parasitised aphids collected in the field at different times, and placed in glass tubes closed by a piece of cotton wool, and screened from direct sunlight, were observed every two or three days. Table 21 presents the results, namely that the percentage of larvae going into diapause increased rapidly during September and the beginning of October.

5. MUTUAL INFLUENCE OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE

5.1. HOST RANGE OF THE PARASITE

Although very many hosts of the parasite *Aphelinus mali* are quoted in the literature, only *Eriosoma lanigerum* may be regarded as the real host. In some experiments it was noted that the parasite laid eggs in the woolly aphid of pear, *Eriosoma lanuginosum* (HTG), but in no case mummified aphids were obtained.

5.2. NUMBER OF EGGS LAID IN ONE APHID

It will be seen in data of Table 13 that the parasite prefers to lay her eggs in healthy aphids, which have not been parasitised already. It has been noted that a parasite may sting an aphid more than one time; only as an exception, however, more than one egg was found in one aphid.

As the parasite lays more than one egg in one aphid only if she cannot easily find unparasitised hosts, superparasitism will only occur at high parasitising percentages. As it is very difficult for the female parasite to find all hosts that are available, a hundred per cent parasitism is impossible. Observations confirm that only one parasite hatches from one aphid.

5.3. THE STAGES OF THE WOOLLY APHID THAT ARE PARASITISED

The female parasite shows no preference for any particular instar of the aphid. Even newly-hatched aphids are parasitised, and the progeny develop normally. The nymphs of winged aphids are also subject to parasitism.

5.4. DURATION OF THE REPRODUCTION PERIOD AND NUMBER OF PROGENY OF THE WOOLLY APHID AFTER IT HAS BEEN PARASITISED

Table 22 shows the duration of the reproduction period and the number of progeny of 6 aphids, kept at room-temperature after parasitism. From this table the following may be concluded:

1. At room-temperature the production of progeny of the woolly aphid continues after parasitism until the larva of the parasite is about half grown.
2. During this period a large number of progeny may be produced, in fact about a third of the potential maximum, namely 59.

5.5. INFLUENCE OF LIGHT ON PARASITISM

Only in a few cases parasitism in the dark was observed.

5.6. FEEDING OF THE PARASITE

In a few instances it was observed that a female parasite stung its hosts and then proceeded to feed on the exuding fluid. In one instance microscopic examination showed that little holes were present in the body wall of the aphid, but dissection did not reveal the presence of an egg. It is concluded that there is little or no mortality caused by hostfeeding.

6. OTHER BIOTIC FACTORS WHICH INFLUENCE THE POPULATION DENSITY OF THE WOOLLY APHID

6.1. INFLUENCE OF PREDATORS

A large number of predators are mentioned in the literature on the woolly aphid. Some data concerning the influence of some of the more important predators are given, in this account the unpublished investigations of Mrs. F. NIJHOFF-ROMBACH, which were made in the Province of Zeeland in 1952.

Among the *Neuroptera*, *Chrysopa septempunctata* WESM. appeared to be the most important species; in one orchard from 4 to 10 larvae were found feeding among 1000 aphids; one larva, for example, fed on 264 nymphs of the woolly aphid of the third or fourth instar to be able to complete its development.

Among the *Coleoptera*, the Ladybird *Exochomus quadripustulatus* (L.) is the most important species, especially because it feeds on the woolly aphid early in the season, when the population of the latter is still small.

Among the *Diptera*, the larvae of the species *Epistrophe balteata* (DE GEER), *Syrphus ribesii* (L.) and *Cnemodon vitripennis* (MEIG.) are important. One larva of the first species devoured 197 woolly aphid nymphs of the third and fourth instar before reaching larval maturity; one larva of the second species consumed 225 nymphs and one larva of the third species 173. During the summer the larval stage of *Epistrophe balteata* extended over ten days; those of the two other species were somewhat longer in their development.

Generally speaking the predators associated with the woolly aphid cannot be regarded as economic in commercial orchards.

6.2. INFLUENCE OF HYPERPARASITES

Three species of hyperparasites were bred during the investigations. They are *Pachyneuron aphidis* (BOUCHÉ), *Asaphes vulgaris* WALK. and *Ceraphron spec.* The writer is indebted to Dr CH. FERRIERE, Geneva for the determination of these species. Until now the *Ceraphron spec.* was not recognised as a hyperparasite of the woolly aphid. The hyperparasites are not regarded as important since the percentage of hyperparasites did not exceed 1 %.

6.3. INFLUENCE OF OTHER PARASITES

Only very scanty data are found on other parasites of the woolly aphid in the literature.

6.4. INFLUENCE OF THE OCCURRENCE OF WINGED FORMS

Only the winged sexuparae may be regarded as important in relation to the population fluctuations of the woolly aphid, as in Western Europe at least the

progeny of this form never survives. As the winged forms appear after the woolly aphid has reached its highest population density, their presence is considered to be of minor importance.

7. INFLUENCE OF CULTIVATION MEASURES ON THE POPULATION DENSITY OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE

7.1. INFLUENCE OF SOIL CULTIVATION

The cultivation of the soil may materially affect the growth of plants and in turn diminish the number of predators that may feed upon the woolly aphid.

7.2. INFLUENCE OF PRUNING

The routine pruning of the trees tends to encourage new growths, and in particular „water growths”, which are ideal for the breeding of the woolly aphid.

7.3. INFLUENCE OF SPRAYING

The effect of spraying may influence the woolly aphid population in two ways: 1. mechanically and 2. the effect of the insecticide. As will be seen in Table 23 some commonly used winter washes don't affect the parasite, since it is protected by the hollow „shell” of the mummified aphid. The influence of spraying may be considerable when some potent summer insecticides are used, but it has not been possible to study this very wide field of research.

8. TREND OF THE POPULATION DENSITY OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE IN THE FIELD

8.1. POPULATION FLUCTUATIONS OF THE WOOLLY APHID IN THE COURSE OF THE SEASON

It proved impossible to access accurately the population density at different moments during the growing season, and only approximate figures could be obtained. During winter the population density sinks to a very low level; only a few individuals on a tree seem to have survived in the second half of March. During the first part of spring the population density increases rapidly and this continues until August or somewhat earlier when a decline takes place.

The population decline continues in September, by which time very few, unhealthy aphids, almost without wax secretion are present on the trees. During the latter part of September and in October the population density rises again and then drops until breeding starts again during mid March.

The population decline in the winter can be explained by the influence of low temperatures and frosty conditions.

However, the low density which occurs in August and early September is not readily understood. The predator and parasite factor does not offer a satisfactory answer since aphids enclosed in cages in the absence of the beneficial insects also show a decline of population density.

In a preliminary experiment using high temperatures and differing air humidities it was noted that a high temperature with a low air moisture content in summer cannot be responsible for the drop in the population density.

The decrease of the woolly aphid population in summer may be related to the physiological condition of its host plant. Woolly aphid infested potted apple-seedlings kept in the laboratory showed a similar tendency of population fluctuation to colonies of aphids observed under natural conditions. On the seedlings at first a rapid increase of the population density was observed; after some months, however, a sharp decline was noticed although the plants appeared quite healthy. When most of the unhealthy aphids were removed, leaving a low population, it was observed that the wax secretion of the remaining aphids started again in a few days. It is not known in how far the increase and the decline of the population density in the field and the laboratory may be correlated.

8.2. POPULATION FLUCTUATIONS OF THE WOOLLY APHID PARASITE IN THE COURSE OF THE SEASON

Similar to the woolly aphid it was not possible to measure the exact population densities of the parasite in the field.

From Tables 24 and 25 it will be seen that the percentage of adults that hatch after hibernation in the glass tubes screened from direct sunlight and from rain, hail a.s.o. (Table 24), as well as of those hatching in the field (Table 25), is roughly 50 % (Table 24: 41 %, Table 25: 66 %). Besides this mortality, however, much more aphids in winter are mechanically removed by rain, hail, frosty conditions a.s.o.

When the parasites start emerging in the spring the population density is low, but as the season advances the density will gradually increase.

8.3. COMPARISON OF THE POPULATION DENSITY OF THE WOOLLY APHID AND ITS PARASITE AT THE BEGINNING OF THE SEASON

At the beginning of the season there is little difficulty in determining the population density of the woolly aphid and its parasite. The populations are low as represented by the figures of Table 25.

In 1954 the population density of the parasite was about three times that of the aphid, in 1955 the population densities were about equal, and in 1956 the aphid population was negligible owing to the severe winter weather.

9. COURSE OF THE PARASITISM DURING THE SEASON

The percentage parasitism was noted for a number of years, the records being made weekly. In this experiment 100 healthy aphids in about the third instar were collected from 10 different trees and were dissected under the binocular microscope, and the number of eggs and larvae counted. In Fig. 8 till 13 inclusive the graphs of these records are presented. It will be noted from Fig. 9 to 13 inclusive that the total number of eggs and larvae on any one date may not always be the same as the total of parasitised aphids (superparasitism at high parasitism percentages).

The graphs of the different years are of interest since some striking similarities will be noted.

10. FINAL DISCUSSION

1. In the years 1951 to 1955 inclusive there was a distinct peak of parasitism at the beginning of the season. This peak was notably high in 1951, 1952 and 1954 and less pronounced in 1953 and 1955. In 1951, 1952, 1953 and 1955 at this period there was a distinct peak in the egg-curve, followed one or two weeks later by one in the larval curve. Table 26 shows that there is a correlation between the hatching of the overwintering generation and the appearance of eggs in the samples.

Parasitism may be very high as was experienced in the spring of 1954, when it was calculated that the number of parasites was sufficient to parasitise the entire aphid population. However, the fact that there was not a hundred per cent parasitism suggests that the parasite was unable to find all hosts. At this time a considerable superparasitism was observed. In some years the density of the parasite is not great enough in the spring to parasitise all the aphids and indeed in 1953 and 1955 the peak of parasitism was low. The difference in the degree of parasitism in 1954 and 1955 may be partially explained by reference to Table 25. For example the ratio of the parasites and the aphids in 1954 was higher than in 1955.

Moreover in 1954 the development of the parasite was at the same date more advanced than in 1955 (Table 16); the development of the woolly aphids that had hibernated was at the same date about equal in both years.

2. In most years the percentage of parasitism is low in the early part of the year after the peak in spring. By midsummer the degree of parasitism steadily begins to rise. This is extended in most years to the late summer and autumn. The apparent rise in the rate of parasitism is mainly explained by the fall in the aphid population density. The latter is mainly explained by the condition of the host plant.

The percentage of parasitism drops off in the autumn when the parasite goes into a state of diapause; the woolly aphid continues developing until late in winter. In 1954 the peak of parasitism was very low and decreased early in the autumn; this is probably due largely to the cool, wet summer.

3. Between the peaks of parasitism in the spring and the summer (or the autumn) there may be lesser peaks, which may be correlated to the second and third generations of the parasite.

In a neglected orchard at Kloetinge in 1952 the woolly aphid population remained quite low during the whole season; the peaks of the second and third generations were very noticeable in this orchard.

The capacity of increase of *Eriosoma lanigerum* being much greater than the capacity of increase of *Aphelinus mali* and the fact that in early spring the parasite is not able to find all hosts, may account for the parasite being of little importance for the control of the woolly aphid in the Netherlands.

LITERATUUR

- BAKER, A. C., - 1915. The woolly apple aphid. U.S. Dep. Agric., Rep. 101, 55 pp.
- BAKKER, H. A., - 1927. Een en ander over „gaasvliegen” (Chrysopidae). *Levende Natuur*, 32: 147-158.
- BODENHEIMER, F. S., - 1947. Studies on the physical ecology of the woolly apple aphid (*Eriosoma lanigerum*) and its parasite *Aphelinus mali* in Palestine. *Agric. Res. Stat. Rehovot, Bull.* 43, 20 pp.
- BORG, Å., - 1952. Investigations on *Aphelinus mali* Hald., the special parasite of the woolly aphid (*Eriosoma lanigerum* Hausm.) (Zweeds met Engelse samenvatting; *Swedish with English summary*). *Statens Växtskyddsanst., Meddel.* 60, 75 pp.
- BÖRNER, C. & K. HEINZE, - 1957. Aphidina - Aphidoidea. *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 2 Teil, 4 Lief., Homoptera, II Teil, Berlin & Hamburg.
- BRAMSTEDT, F., - 1938. Der Nachweis der Blutlausunanfälligkeit der Apfelsorten auf histologischer Grundlage. *Z. Pfl. Krh. Pfl. Sch.*, 48:480-488.
- CHILDS, L., - 1929. The relation of woolly apple aphid to perennial canker infection with other notes on the disease. *Agric. Exp. Stat. Oregon State agric. Coll., Stat. Bull.* 243, 31 pp.
- CHILDS, L. & D. G. GILLESPIE, - 1930. Notes on the introduction of the woolly apple aphid parasite, *Aphelinus mali*. *J. econ. Ent.*, 23:790-794.
- CHILDS, L. & D. G. GILLESPIE, - 1932. Production and spread of the woolly aphid parasite, *Aphelinus mali*, in the Hood River Valley. *J. econ. Ent.*, 25:1013-1016.
- CLAUSEN, C. P., - 1940. *Entomophagous insects*. New York and London.
- CLAUSEN, C. P., - 1956. Biological control of insect pests in the continental United States. U.S. Dep., *Techn. Bull.* 1139:151 pp.
- DAVIDSON, J., - 1913. The structure and biology of *Schizoneura lanigera*, Hausmann or woolly aphid of the apple tree. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 58:653-701.
- DEBACH, P., - 1943. The importance of hostfeeding by adult parasites in the reduction of host populations. *J. econ. Ent.*, 36:647-658.
- EHRENHARDT, H., - 1939a. Vergleichende Untersuchungen über postembryonale Entwicklungszustände in den Ovarien der Blutlaus. *Anz. Schäd. k.*, 15:73-80.
- EHRENHARDT, H., - 1939b. Experimentelle Untersuchungen und Freilandbeobachtungen über den Einfluss von Kälte und Eis auf die Blutlaus. *Arb. physiol. angew. Ent.*, 6:257-285.
- EHRENHARDT, H., - 1940a. Untersuchungen über den Einfluss der Zehrwespe *Aphelinus mali* Hald. auf den Massenwechsel der Blutlaus unter Berücksichtigung der biologischen Bekämpfung. *Arb. physiol. angew. Ent.*, 7:1-41.
- EHRENHARDT, H., - 1940b. Der Einfluss von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Entwicklung und Vermehrung der Blutlaus. *Arb. physiol. angew. Ent.*, 7:150-168.
- EVENHUIS, H. H., - 1953. Bepaling van de tijdstippen waarop tegen het fruitmotje, *Enarmonia* (*Carpocapsa*) *pomonella* L., gespoten moet worden. *T.Pl.ziekten*, 59:9-22.
- EVENHUIS, H. H., - 1956. De appelbloedluis en haar parasiet na de strenge winter 1955/56. *Meded. Dir. Tuinb.*, 19:404-406.
- FISKE, W. F., - 1910. Superparasitism: an important factor in the natural control of insects. *J. econ. Ent.*, 3:88-97.
- FLANDERS, S. E., - 1942. Oösortion and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 35:251-266.
- FLANDERS, S. E., - 1943. The rôle of mating in the reproduction of parasitic Hymenoptera. *J. econ. Ent.*, 36:802-803.
- FLUITER, H. J. DE, - 1931. De bloedluis *Eriosoma lanigerum* (Hausm.) in Nederland. Proefschrift, Leiden; tevens: Uitg. Fonds Landb. Exp. Bur. 8, Wageningen; tevens: *T.Pl. ziekten*, 37:201-330.
- FLUITER, H. J. DE, - 1933. Bijdrage tot de kennis der oecologie en morphologie van *Eriosoma lanuginosum* (Hartig), de „bloedluis” onzer peregomen. *T.Pl. ziekten*, 39:45-72.
- FLUITER, H. J. DE, - 1948. Over het optreden van virginopare en sexupare gevleugelden bij *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) op appelboompjes in kassen. *Ent. Ber.*, 12:209-211.
- GREENSLADE, R. M., - 1936. Horticultural aspects of woolly aphid control together with a survey of the literature. *Imp. Bur. Fruit Product., Techn. Commun.* 8:88 pp.
- HEADLEE, T. J., - 1914. Some data on the effect of temperature and moisture on the rate of insect metabolism. *J. econ. Ent.*, 7:413-417.
- HENNEMANN, W., - 1922. Vögel als Blutlausvertilger. *Nachr. Bl. dtsch. Pfl. Sch. D.*, 2:34-35.
- HERING, E. M., - 1951. Biology of the leaf miners. 's-Gravenhage.

- HOWARD, L. O., – 1929. *Aphelinus mali* and its travels. Ann. ent. Soc. Amer., 22:341–368.
- JANCKE, O., – 1929. Zur Frage der Überwinterung der Blutlaus und ihres Parasiten *Aphelinus mali* Hald. Nachr. Bl. dtsh. Pfl. Sch. D., 9:83–85.
- JANCKE, O., – 1933a. Über den Einfluss der Kalidüngung auf die Anfälligkeit der Apfelbäume gegen Blutlaus, Blattlaus und Mehltau. Arb. biol. Reichsanst. Land- Forstw., 20:291–302.
- JANCKE, O., – 1933b. Gibt es eine Überwinterungsform der Blutlaus? Arb. biol. Reichsanst. Land- Forstw., 20:303–308.
- JANCKE, O., – 1935a. Über den Einfluss einiger Blutlaus-Bekämpfungsmittel auf die Entwicklung des Blutlausparasiten *Aphelinus mali*. Arb. physiol. angew. Ent., 2:96–98.
- JANCKE, O., – 1935b. Zur Kälteempfindlichkeit der Blutlaus. Nachr. Bl. dtsh. Pfl. Sch. D., 15:46–47.
- JANCKE, O., – 1939. Blutlaus (*Eriosoma lanigerum* Hausm.) und Blutlauszehrwespe (*Aphelinus mali* Hald.). Gartenbauwiss., 13:639–645.
- JOHNSTON, F. A., – 1915. Asparagus-beetle egg parasite. J. agric. Res., 4:303–314.
- KALANDADZE, L., – 1927. Beiträge zur Biologie der Florfliegenlarven (*Chrysopa* sp.). Anz. Schädl.k., 3:132–133.
- KALANDADZE, L., – 1930. Zur Biologie der Blutlaus *Schizoneura lanigera* (Hausm.) (Vorläufige Mitteilung). Anz. Schädl.k., 6:3–6.
- KILLINGTON, F. J., – 1936. A monograph of the British Neuroptera. Vol. I. London.
- KILLINGTON, F. J., – 1937. A monograph of the British Neuroptera. Vol. II. London.
- KJELLANDER, E., – 1953. Investigations on the biology of the apple woolly aphid together with some experiments on the control of the aphid (Zweeds met Engelse samenvatting; *Swedish with English summary*). Statens Växtskyddsanst., Meddel. 64:51 pp.
- KOVAČEVIČ, Z., – 1932. Die Verbreitung von *Aphelinus mali* in Jugoslavien. Anz. Schädl.k., 8:29–31.
- KOVAČEVIČ, Z., – 1937. Prilog poznavanju *Aphelinus mali*. (Contribution to the knowledge of *Aphelinus mali*). Arh. Minist. Poljoprivr., 4:19 pp. [Rev. appl. Ent., A 27–1939:10].
- KRAMER, C., J. J. POST & M. SCHARRINGA, – 1952. Weer, klimaat en landbouw. Zwolle.
- KRÜGER, F., – Biologie und Morphologie einiger Syrphidenlarven. Z. Morph. Ökol. Tiere, 6:83–149.
- LIGNIÈRES, J., – 1896. Évolution du puceron lanigère. Mém. Soc. Zool. France, 9:70–86.
- LUNDBECK, W., – 1916. Diptera Danica. Part V. Lonchopteridae, Syrphidae. Copenhagen.
- LUNDIE, A. E., – 1924. A biological study of *Aphelinus mali* Hald., a parasite of the woolly apple aphid, *Eriosoma lanigerum* Hausm. Cornell Univ. agric. Exp. Stat., Mem. 79:27 pp.
- MALENOTTI, E., – 1923. Brevi note sull' *Aphelinus mali* Hald. [Brief notes on *A. mali*] Agric. Vicentina, 9:8 pp. [Rev. appl. Ent., A 11 – 1923:32].
- MARCHAL, P., – 1921. Introduction en France d'un parasite Américain du puceron lanigère du pommier, l'*Aphelinus mali* Haldeman. C.R. Acad. Agric. France: 619–625.
- MARCHAL, P., – 1928. Etude biologique et morphologique du puceron lanigère du pommier [*Eriosoma lanigerum* (Hausmann)]. Ann. Épiphyt., 14:1–106.
- MARCHAL, P., – 1929. Les ennemis du Puceron lanigère, conditions biologiques et cosmiques de sa multiplication. – Traitements. Ann. Épiphyt., 15:125–181.
- MARCOVITCH, S., – 1934. The woolly aphid in Tennessee. J. econ. Ent., 27:779–784.
- MASSEE, A. M., – 1943. Further notes on the woolly aphid parasite (*Aphelinus mali* Hald.). A. R. East Malling Res. Stat., A 27:65–67.
- MASSEE, A. M., – 1954. The pests of fruits and hops. London.
- MEYER, N. F. & N. A. TELENGA, – 1932. Über biologische Bekämpfung der Blutblattlaus (*Eriosoma lanigerum* Hausm.) durch ihren Parasit-*Aphelinus mali* Hald. in U.S.S.R. (Russisch met Duitse samenvatting; *Russian with German summary*). Plant Protect., 3:17–24 [Rev. appl. Ent., A 21 – 1933:633].
- MICHELbacher, A. E. & A. D. BORDEN, – 1944. Two introduced insects attacking the woolly apple aphid in California. J. econ. Ent., 37:715–717.
- MORDWILKO, A. K., – 1924. Die Blutlaus (*Eriosoma lanigerum* Hausmann) und andere Eriosomea (Russisch met Duitse samenvatting; *Russian with German summary*). Leningrad.
- PETERSON, A. & G. J. HAEUSSLER, – 1928. Determination of the spring-brood emergence of oriental peach moths and codling moths by various methods. J. agric. Res., 37:399–417.
- POETEREN, N. VAN, – 1925. Posing tot invoer van een sluipwespje, parasiet van de bloedluis. Versl. Pl. ziektenk. D., 1924:41.
- POETEREN, N. VAN, – 1926. Invoer en verbreiding van het sluipwespje *Aphelinus mali*, een parasiet van de bloedluis. Versl. Pl. ziektenk. D., 1925:83–84.
- POETEREN, N. VAN, – 1928. De voortkweking en verbreiding van de in 1924 ingevoerde

- bloedluisparasiet, het sluipwespje *Aphelinus mali* Say. Versl. Pl. ziektenk. D., 1926:79–81.
- POETEREN, N. VAN, – 1929. Biologische bestrijding van de bloedluis. Versl. Pl. ziektenk. D., 1927:69.
- POETEREN, N. VAN, – 1930. Biologische bestrijding van de bloedluis. Versl. Pl. ziektenk. D., 1929:92–93.
- POETEREN, N. VAN, – 1932. De bloedluisparasiet *Aphelinus mali* Say. Versl. Pl. ziektenk. D., 1931:66.
- POETEREN, N. VAN, – 1935a. De bloedluisparasiet *Aphelinus mali* Say. Versl. Pl. ziektenk. D., 1934:35–36.
- POETEREN, N. VAN, – 1935b. Wantsen bij bloedluizen. Versl. Pl. ziektenk. D., 1934:36.
- POETEREN, N. VAN, – 1936. De bloedluisparasiet. Versl. Pl. ziektenk. D., 1935:37.
- RAHMAN, K. A. & M. ABDUL WAHID KAHN, – 1941a. Biology and control of woolly aphid *Eriosoma lanigerum* Hausm. (Aphididae : Rhynchota) in the Punjab. Indian J. agric. Sci., 11:265–278.
- RAHMAN, K. A. & M. ABDUL WAHID KHAN, – 1941b. Observations on *Aphelinus mali* Hald. in the Punjab. Indian J. agric. Sci., 11:446–450.
- RIPPER, W., – 1929. Blattlausquäler. Anz. Schädl.k., 5:48–51.
- RITZEMA BOS, J., – 1923. Vinken als bloedluisverdelgers. T. Pl. ziekten, 29:178–179.
- ROSENBERG, H. T., – 1934. A study of the colonisation of *Aphelinus mali* Hald. Trans. roy. ent. Soc., 82:415–420.
- SALT, G., – 1934. Experimental studies in insect parasitism. 2. Superparasitism. Proc. roy. Soc. London, B 114:455–476.
- SALT, G., – 1937. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts (Experimental studies in insect parasitism, No. 5). Proc. roy. Soc. London, B 122:57–75.
- SALT, R. W., – 1956. Influence of moisture content and temperature on cold-hardiness of hibernating insects. Canad. J. Zool., 34:283–294.
- SCHANDER, R. & O. KAUFMANN, – 1925. Einführung des Blutlausparasiten *Aphelinus mali* (Hald.) nach Deutschland. Z. angew. Ent., 11:386–394.
- SCHMIDT, M., – 1928. Der Marienkäfer *Exochomus quadripustulatus* L. ein Feind der Blutlaus (*Eriosoma lanigerum* Hausm.). Nachr. Bl. deutsch. Pfl. Sch. D., 8:52–53.
- SCHOEVEERS, T. A. C., – 1925. *Aphelinus mali* Hald. T. Ent., 68:XXXIX–XL.
- SCHOEVEERS, T. A. C., – 1934. De invoer, vestiging en verbreiding van het sluipwespje *Aphelinus mali* Say, parasiet van de bloedluis, in Nederland. T.Pl. ziekten, 40:273–278.
- SÉQUY, E., – 1934. Diptères (Brachycères, Muscidae acalypterae et Scatophagidae). Faune de France, 28.
- SOLOMON, M. E., – 1945. The use of cobalt salts as indicators of humidity and moisture. Ann. appl. Biol., 32:75–85.
- SPEYER, W., – 1935. Coccinelliden als Blutlausfeinde, Nachr. Bl. deutsch. Pfl. Sch. D., 15:83.
- SPEYER, W., – 1936. Syrphidenlarven als Blutlausfeinde. Nachr. Bl. deutsch. Pfl. Sch. D., 16:16.
- SPEYER, W., – 1937. Entomologie. Dresden und Leipzig.
- SPEYER, W., – 1942. Über die Winterfestigkeit des Blutlausparasiten *Aphelinus mali* Hald. im niederelbischen Obstbaugebiet. Anz. Schädl. k., 18:19–21.
- SPRENGEL, L., – 1928. Untersuchungen über den Blutlausparasiten *Aphelinus mali* Hald. Anz. Schädl.k., 4:151–160.
- SPRENGEL, L., – 1931a. Stand der Kenntnisse über die biologische Bekämpfung der Blutlaus (*Eriosoma lanigerum*, Hausm.) mit *Aphelinus mali* Hald. in Europa. Gartenbauwiss., 4:11–37.
- SPRENGEL, L., – 1931b. Gibt es eine Einschleppung von *Aphelinus mali* in Europa? Anz. Schädl.k., 7:119.
- SPRENGEL, L., – 1931c. Über zwei Hyperparasiten von *Aphelinus mali* Hald. Anz. Schädl.k., 7:130.
- THOMPSON, W. R., – 1923. La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard. Ann. Fac. Sci. Marseille, 2e série, 2:69–89.
- THOMPSON, W. R., – 1934. The development of a colony of *Aphelinus mali* Hald. Parasitology, 26:449–453.
- UVAROV, B. P., – 1931. Insects and climate. Trans. ent. Soc. London, 79:1–247.
- WALKER, M. G., – 1937. A mathematical analysis of superparasitism by *Collyria calcitrator* Grav. Parasitology, 29:477–503.
- WARTENBERG, H., – 1953. Über pflanzenphysiologische Ursachen des Massenwechsels der

- Apfelblutlaus (*Eriosoma lanigerum* auf *Malus pumila*). Mitt. biol. Zentralanst. Land-Forstw., 75:53–57.
- WARTENBERG, H., – 1954. Histologische Studien über Blutlausgallen, Blutlausabwehrnekrosen, Parenchymholzbinden und Marckflecke bei Malusarten. Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena-Thüringen, 3:409–430.
- WATERSTON, J., – 1926. Notes on bred Ichneumonoidea including a new species of Praon. Ent. monthl. Mag., 62:237–239.
- WEBER, H., – 1954. Grundriss der Insektenkunde. 3. Auflage, Stuttgart.
- WEED, A., – 1927. Metamorphosis and reproduction in apterous forms of *Myzus persicae* Sulzer as influenced by temperature and humidity. J. econ. Ent., 20:150–157.
- WITHYCOMBE, C. L., – 1923. Notes on the biology of some British Neuroptera (Planipennia). Trans. ent. Soc. London, 1922–1923:501–594.
- WITHYCOMBE, C. L., – 1924. Note on the economic value of the Neuroptera, with special reference to the Coniopterygidae. Ann. appl. Biol., 11:112–125.
- YOTHERS, M. A., – 1947. DDT and the woolly apple aphid parasite *Aphelinus mali*. J. econ. Ent., 40:934.
- YOTHERS, M. A., – 1953. An annotated bibliography on *Aphelinus mali* (Hald.), a parasite of the woolly apple aphid. U.S. Dep. Agric., agric. Res. Adm., Bur. Ent. Pl. Quar., 61 pp.
- ZWÖLFER, W., – 1932. Ein verbesserter Williamscher Brücken-Thermostat. Anz. Schäd.k., 8:13–16.