

**BRUK AV BILLER (COLEOPTERA) SOM
PREDATORER PÅ IBERIASKOGSNEGLEN,
ARION LUSITANICUS MABILLE 1868**



Master i biodiversitet, evolusjon og økologi

Kari Grutle

Institutt for biologi

Universitetet i Bergen

Vår 2005



**BRUK AV BILLER (COLEOPTERA) SOM
PREDATORER PÅ IBERIASKOGSNEGLEN, *ARION*
LUSITANICUS MABILLE 1868**

Kari Grutle

Juni 2005

Master i biodiversitet, evolusjon og økologi

Grutle, K. (2005). Bruk av biller (Coleoptera) som predatorer på Iberiaskogsneglen, *Arion lusitanicus* Mabille 1868. Masteroppgave i biodiversitet, evolusjon og økologi ved institutt for Biologi, Universitetet i Bergen, 57 s.

Fremsidefoto: Venstre: Juvenil *Arion lusitanicus*. Høyre: *Carabus nemoralis* (Coleoptera; Carabidae). Foto: Kari Grutle.

Forord

Jeg vokste opp på en gård der jeg var omgitt av natur og mange økologiske spørsmål gjennom hele barndommen. Den første personen som fortjener en takk for min store interesse for naturen og dens prosesser er min kjære bestefar, Karl Kallevik. Jeg har enda gode minner fra de lange turene vi gikk, turer som gjerne andre i familien mente gikk veldig tregt. Mine foreldre, Leif og Anne K. Grutle, har også vært bidragsytere for denne sterke interessen. Da vi la om driften på gården til økologisk drift, skapte dette også en interesse for alternative måter å bekjempe skadedyr og ugress på, i stedet for å bruke sprøytemidler. Alt dette, sammen med gode naturfaglærere gjennom skolegangen har bidratt til at jeg valgte denne oppgaven.

Mange fortjener takk fra meg i forbindelse med denne oppgaven. Først en stor takk til veilederne mine Torstein Solhøy og Lawrence Kirkendall som har vært stor hjelp, og som har kommet med gode råd og konstruktiv kritikk underveis. Torstein Solhøy fortjener en spesiell takk for hjelp i felt, og for å ha bidratt til å øke mine kunnskaper om snegler. Videre fortjener også Bjørn Arild Hatteland en takk. Han har stilt opp gjennom de siste to årene, i felt, på laboratoriet og med sine kunnskaper om biller. Takk til Christian Mong som har brukt mye tid på å hjelpe meg med den statistiske delen av oppgaven, samt komt med gode råd underveis. Takk til alle på lesesalen: Allan Herrera Gonzalez, Helene Hystad, Magnhild Snarprud, Magnhild Berge, Ommund Lindtjørn, Anette Strømme, som har stilt opp faglig og sosialt og har bidratt til å gjøre studietiden min kjekk. Også en stor takk til Ingrid Wathne og Kristin Bruun for å ha vært der for meg gjennom hele studietida mi.

Sist, men ikke minst takk til Alf Lidal som alltid har vært der, holdt ut med meg disse fem årene og ikke minst holdt humøret mitt oppe.

Bergen 1. juni 2005

Kari Grutle

Innhold

SAMMENDRAG	4
1 INTRODUKSJON	5
2 DE STUDERTE ARTENE	7
2.1 CARABUS NEMORALIS MÜLLER, 1764	7
2.2 NEBRIA BREVICOLLIS FABRICIUS, 1792	8
2.3 PTEROSTICHUS MELANARIUS ILLIGER, 1798	8
2.4 PTEROSTICHUS NIGER SCHALLER, 1783	9
2.5 STAPHYLINUS ERYTHROPTERUS LINNAEUS 1758	9
3 MATERIAL OG METODEBESKRIVELSE	10
3.1 OMRÅDEBESKRIVELSE	10
3.2 INNSAMLING AV FORSØKSDYR	10
3.2.1 <i>Biller</i>	10
3.2.2 <i>Snegler (Arion lusitanicus)</i>	11
3.3 FORSØK I PETRISKÅLER	11
3.4 MINILOTFORSØK	12
3.5 NUMERISKE ANALYSER	13
3.5.1 <i>Predasjonsindeks</i>	13
3.5.2 <i>Fødepreferanse</i>	14
3.5.3 <i>Funksjonell respons</i>	14
3.5.4 <i>Forskjell mellom artene</i>	14
3.5.5 <i>Programvare</i>	15
4 RESULTATER	16
4.1 FORSØK I PETRISKÅLER	16
4.1.1 <i>Generelle resultater</i>	16
4.1.2 <i>Fødepreferanse</i>	19
4.1.4 <i>Artene</i>	20
4.1.3 <i>Funksjonell respons</i>	22
4.2 MINILOT FORSØK	22

5 DISKUSJON	24
5.1 GENERELL DISKUSJON	24
5.2 METODEDISKUSJON	25
5.3 FØDEPREFERANSE	26
5.4 FUNKSJONELL RESPONS	27
5.5 MINIPLOTFORSØK	28
5.6 ARTENE	29
5.6.1 <i>C. nemoralis</i>	29
5.6.2 <i>N. brevicollis</i>	30
5.6.3 <i>P. melanarius</i>	31
5.6.4 <i>P. niger</i>	31
5.6.5 <i>S. erythropterus</i>	32
5.7 BILLER SOM BIOLOGISK KONTROLL PÅ SNEGLER	33
5.8 KONKLUSJON	35
6 LITTERATUR	36
7 VEDLEGG	44

Sammendrag

Arion lusitanicus Mabilie har de siste 30 årene blitt et stort skadedyr i landbruket i Nord- og Mellom- Europa, men også i hager og parker. For å kunne kontrollere snegleskader er biologisk bekjempelse blitt mer og mer aktuelt, og flere arter biller har vist seg å være effektive til å redusere sneglepopulasjoner.

For å forstå trofiske relasjoner mellom biller og *A. lusitanicus* i Norge er det første steget å kvalitativt finne ut hvilke biller som prederer *A. lusitanicus*. I denne oppgaven fikk en art rovbille (Staphylinidae) og fire arter løpebiller (Carabidae) tilbudt ulik mengde egg og/eller juvenile *A. lusitanicus*. Forsøkene ble utført i petriskåler, og ble avsluttet etter et døgn. Artene *Carabus nemoralis*, *Pterostichus melanarius*, *P. niger* og *Staphylinus erythropterus* prederte og konsumerte høy andel av føde som de ble tilbudt. Arten *Nebria brevicollis*, derimot prederte så og si ingenting av det den ble servert.

P. melanarius og *P. niger* ble også brukt i et miniplotforsøk som foregikk i isoporkasser. Disse kassene var fylt med et jordlag med påsittende vegetasjon. Forsøkene skulle kunne gjenspeile virkeligheten så godt som mulig. I hvert forsøksområde ble det tilført egg og juvenile *A. lusitanicus*. Resultatene viste at billene hadde en signifikant preferanse for egg fremfor juvenile snegler.

1 Introduksjon

Mange skadedyr blir innført på grunn av menneskelig aktivitet, og et spesielt økende problem er snegler (Gastropoda) som opptrer som skadedyr i hage- og landbruket (South 1992). Iberiasneglen (*Arion lusitanicus* Mabille 1868) har sin opprinnelige utbredelse fra Spania, Portugal og Sør-Frankrike, men har de siste 30 årene utviklet seg til å bli et stort skadedyr i Nord- og Mellom Europa (Dolmen & Winge 1997, Grimm *et al.* 2000, von Proschwitz & Winge 1994, von Proschwitz 1996). *A. lusitanicus* ble første gang registrert i Norge i 1988 i Langesundsområdet, og har nå etablert seg med store populasjoner langs kysten til og med Trøndelag, hvor den er registrert nord til Grong (von Proschwitz & Winge 1994, Hofsvang 2003).

I Norge har *A. lusitanicus* blitt et stort problem langs hele kysten, dette gjelder spesielt i hager og parker, men også i landbruket er det observert skade på bær, grønnsaker og gress (Hofsvang 2003). Fra andre europeiske land er det også rapportert skade på korn og oljevekster (Frank 1998, Grimm & Paill 2001, Terney 1998).

For å kontrollere snegleskader i landbruket har det generelt blitt brukt molluscisider (Chapman *et al.* 1997 sitert i Symondson 2004), men effektiviteten til disse sprøytemidlene er ofte varierende, og de kan virke negativt på andre organismer enn målegruppen (Mair & Port 2001). Biologisk bekjempelse er derfor blitt mer og mer aktuelt og kan spille en viktig rolle i regulering av skadedyr, som for eksempel snegler. De viktigste naturlige fiendene til *A. lusitanicus* er nematoder, biller og piggsvin. Til bekjempelse av sneglen er grevling og moskusand (*Cairina moschata*) brukt i hager og jordbruksområder (Hofsvang 2003).

Det er diskutert om generalistpredatorer kan være effektive i biologisk kontroll, sammenlignet med spesialistpredatorer (Symondson *et al.* 2002b). Løpebiller (*Carabidae*) har vist seg å være effektive til å redusere sneglepopulasjoner og redusere snegleskade påført avlinger (Symondson 2004, Symondson *et al.* 2002a, McKemey *et al.* 2003, Asteraki 1993, Oberholzer *et al.* 2003), til tross for at de fleste løpebiller er generalistpredatorer.

Målet med dette studiet var å få kunnskap om noen av de vanligste norske artene av løpebiller (*Carabidae*) og rovbiller (*Staphylinidae*) prederer og konsumerer snegler. Forsøket ble også

prøvet ut i et miniplotforsøk for å se om resultatene fra laboratorieforskene ville være forskjellige fra resultater som etterligner de forholdene man finner i naturen.

2 De studerte artene

I dette forsøket ble det brukt 36 biller fra i alt fem arter. Forsøkene ble gjort på voksne biller. Tabell 2.1 viser en oversikt over de artene som ble brukt og litt om deres biologi.

Tabell 2.1. Oversikt over de ulike artenes biologi. Habitat: hvilke habitat de prefererer. Aktiv: periode arten er mest aktiv i løpet av året. Temperatur: hvilke temperatur artene foretrekker. Fuktighet: foretrukket fuktighet. Døgnaktivitet: Foretrukket tid på døgnet. Kilder: Lindroth (1985 & 1986) og Johansen (1914)

Art	Habitat	Sesong	Temperatur	Fuktighet	Døgnaktiv
<i>Carabus nemoralis</i>	Eurytopisk art	Vår	Eurytermisk	Hygrofil	Natt
<i>Nebria brevicollis</i>	Eurytopisk art	Høst	Varme	Euryhygrisk	Natt
<i>Pterostichus melanarius</i>	Eurytopisk art	Høst	?	Hygrofil	Natt
<i>Pterostichus niger</i>	Eurytopisk art	Høst	Varme	Euryhygrisk	Natt
<i>Staphylinus erythropterus</i>	Eurytopisk art	?	?	?	Natt

2.1 *Carabus nemoralis* Müller, 1764

Carabus nemoralis er en stor løpebille på 22-26 mm, som har en grønn-bronse farge med rød eller kopperfargete halsskjold.

Den er våraktiv og lever under steiner, løs bark og blant rusk og rask i hager og landbruksområder. *C. nemoralis* er en vanlig art i Skandinavia og i Norge nord til Nord-

Trøndelag. Arten finnes i nesten hele Europa, og i Nord-Amerika hvor den er introdusert.

Dette er en veldig eurytopisk art som finnes i alle mulige habitater, som hager, parker, beitemark og skog i lavlandet. Kan også finnes lokalt høyere oppe i fjellet (Lindroth 1985).

Carabus-artene blir antatt å være spesialister på meitemark og snegler (Thiele 1977, Delkeskamp 1930 sitert i Hengeveld 1980). Det er gjort forsøk som viser at *C. nemoralis* prederer snegler (Pakarinen 1994).



Foto 2.1: *C. nemoralis*. (Foto: Bert Gustafsson).

2.2 *Nebria brevicollis* Fabricius, 1792

Denne arten er en mellomstor (10-14 mm), svart løpebille. Den er høstaktiv og finnes i de fleste habitater, men mest under steiner i skogsområder og lynghei. *Nebria brevicollis* er vanlig i Skandinavia, i Norge nord til Sør-Trøndelag og i hele Europa til Kaukasus og Lilleasia. Arten er en av de mest tallrike artene i forstyrrete og antropogene situasjoner og blir vanligvis funnet i skyggefullt skogsterreng eller blant busker (Lindroth 1985).



Foto 2.2: *N. brevicollis*. (Foto: Frank Koehler)

Ayre (2001) viste at *N. brevicollis* prederte 26 % av de juvenile sneglene (*Deroceras reticulatum* Müller) som ble tilbudt. Likevel blir arten først og fremst klassifisert som en collembolspesialist (Thiele 1977).

2.3 *Pterostichus melanarius* Illiger, 1798

Dette er en relativt stor løpebille på 12-20 mm som er skinnende svart. Arten er høstaktiv og finnes vanligvis under steiner, løs bark eller i gresstuer. *P. melanarius* er vanlig i Skandinavia, i Norge nord til Nordland og er utbredt i nesten hele Europa helt øst til Sibir.



Foto 2.3: *P. melanarius*. (Foto: Frank Koehler)

Arten er også introdusert til Nord-Amerika. *P. melanarius* er eurytopisk, samtidig som den tiltrekkes av fuktige steder, og den er en betydelig predator (Lindroth 1986).

Flere forsøk både i laboratoriet (McKemey *et al.* 2001, Oberholzer & Frank 2003) og i felt (Symondson 1993 & 2004, Symondson *et al.* 1996 & 2002a, McKemey *et al.* 2003) har vist at *P. melanarius* kan redusere tettheten av både egg, juvenile og voksne snegler.

2.4 *Pterostichus niger* Schaller, 1783

Pterostichus niger er en stor (15-20 mm) løpebille. Den er svart og ligner mye på *P. melanarius*. Arten er høstaktiv og vanlig i Skandinavia, i Norge nord til Finmark og finnes i så og si hele Europa til Sibir. Den er også funnet i Nord-Amerika. Dette er hovedsakelig en skogsart,

men er også vanlig i blant busker og i kystnære strøk. Arten er en suksessrik kolonisor av nåletreplantasjer og en signifikant predator i landbruksområder (Lindroth 1986).

Forsøk har vist at *P. niger* prederer snegler (Pakarinen 1994) og at arten har et potensial til å redusere snegleskader i avlinger (Ayre 1995 sitert i Symondson 2004).



Foto 2.4: *P. niger*. (Foto: Arkadiusz Stopa)

2.5 *Staphylinus erythropterus* Linnaeus 1758

Dette er en stor (14-18 mm) rovbille (Staphylinidae). Arten er høstaktiv og er svart med røde kortvinger og bein, og har fire gule flekker på bakkroppen. Arten er utbredt i hele Europa (Johansen 1914). Det finnes ellers lite litteratur om utbredelse og biologi på denne arten, men den er antatt å være en generalistpredator (Gusarov 2005 Museum, Oslo, pers. kom.).



Foto 2.5: *S. erythropterus*. (Foto: ukjent)

Det er ingen tilgjengelig litteratur om *S. erythropterus* og predasjon på snegler. Få forsøk har blitt gjort med predasjon på snegler av rovbiller, men gruppen er definert til å generelt ha et bredere spekter av fødepreferanse enn løpebillene (Symondson 2004).

3 Material og metodebeskrivelse

3.1 Områdebeskrivelse

Innsamlingen av forsøksdyr ble gjort september og oktober 2003 og 2004. I 2003 ble forsøksdyrene (biller og *A. lusitanicus*) samlet inn i Åsane. I 2004 ble billene samlet inn på Sture og Hjelme i Øygarden. Lokalitetene fra hovedoppgaven til Pedersen (1986) ble brukt. For forsøkene i 2004 ble egg av *A. lusitanicus* samlet inn 30. oktober 2004 fra Ådland på Stord.

Alle lokalitetene befinner seg på Vestlandet. Åsane ligger 10 km nord for Bergen (60°29'N, 5°25'Ø). Øygarden ligger 20 km vest for Bergen (60°37'N, 4°49'Ø), mens Stord er en øy som ligger 80 km sør for Bergen (59°48'N, 5°30'Ø). Alle lokalitetene har et oseanisk klima med mye nedbør, mild vinter og relativt kjølig sommer. Vegetasjonen der innsamlingene fant sted er hovedsaklig gammel engmark omkranset av løvskog.

3.2 Innsamling av forsøksdyr

3.2.1 Biller

Billene (tabell 3.1) ble fanget i fallfeller som ble tømt 2 til 3 ganger i uken. Fallfellene besto av en plastikkopp som målte 7 cm i diameter og 9,5 cm i høyde. De ble gravd ned i jorden slik at koppen gikk i kant med overflaten. En metallplate ble plassert 2-3 cm over koppen og fungerte som tak. Dette gav full adgang for dyrene og holdt regn borte. Fallfellene hadde en bit eple og noe øl som skulle tiltrekke seg billene, etter anbefaling av B. A. Hatteland (2003 Museum, Bergen). Billene jeg samlet inn ble lagt i plastbokser med noe mose og satt kaldt (4°C). Mosen fungerte som skjul, samt holdt på den nødvendige fuktigheten. Før forsøkene startet og frem til start av sulting ble billene matet med oppdelt meitemark (Lumbricidae) en gang i uken. I forkant av hvert forsøk ble billene sultet. I 2003 ble billene sultet i ni døgn ved 4°C, som hos McKemey *et al.* (2003) og i 2004 ble billene sultet i to døgn ved romtemperatur (18-20°C) som hos Oberholzer og Frank (2003). Billene ble artsbestemt i levende tilstand.

3.2.2 Snegler (*Arion lusitanicus*)

Eggene ble sortert i plastbeger sammen med mose og gress for å hindre uttørking og lagret på kjøll (4°C). Eggene som skulle klekkes ble lagt på et fint lag med jord og med et moselag på for å hindre uttørking. Plastbegrene ble satt ved romtemperatur og sjekket hver dag. Dersom noen av eggene var klekket, ble de nyklekte individene overført til egne plastbegre som inneholdt mose. De nyklekkete individene (juvenile) fikk gulrot som føde og ble deretter plassert kaldt (4°C), der de ble oppbevart til forsøkene startet. De juvenile sneglene som ble brukt i forsøkene var 1-4 dager gamle. Sneglenes vektendring i denne perioden var ubetydelig (jfr. hovedfagsoppgave T. Tomasgård 2005).

3.3 Forsøk i petriskåler

Forsøkene ble hovedsaklig gjort høsten 2003, med supplerende forsøk høsten 2004. Forsøkene ble utført i petriskåler med ekstra høy kant (9 cm i diameter, 6 cm høy). I hver petriskål ble det lagt et vått filterpapir for å holde på fuktigheten. Under forsøkene ble veggene i petriskålene smurt med FLUON (polytetrafluoretylen) for å hindre sneglene å bevege seg fra billenes rekkevidde (Symondson 1993).

I alle petriskålene ble det tilført egg (vekt: 31 ± 4 mg) eller nyklekkede individer (vekt: 19 ± 2 mg) av *A. lusitanicus*, eller en kombinasjon av egg og juvenile. Antall egg og juvenile som ble tilbudt billene varierte fra forsøk til forsøk, dette er det tatt høyde for i de numeriske analysene.

Halvparten av petriskålene ble tilført en bille. Tabell 3.1 viser en oversikt over hvilke biller som ble brukt og hvilken behandling disse fikk. Den andre halvparten av petriskålene fungerte som kontroll. Alle billene ble brukt tre ganger i forsøkene. Billene ble sultet like lenge før hvert forsøk (ni dager på kjøll i 2003 og to dager i romtemperatur i 2004).

Tabell 3.1. Antall individ fra hver art og antall ganger denne arten ble tilbudt enten egg, juvenile eller både egg og juvenile.

Art	Ant. individ	Egg	Juvenile	Egg og juvenile
<i>C. nemoralis</i>	8	10	1	10
<i>N. brevicollis</i>	11	22	0	5
<i>P. melanarius</i>	4	6	4	2
<i>P. niger</i>	7	7	5	6
<i>S. erythropterus</i>	6	3	2	7

Etter 24 timer ble forsøket avsluttet ved å ta ut billene. Etter siste forsøk ble billene avlivet ved frysing.

Eggene og de juvenile ble undersøkt ved bruk av lupe. Det ble først undersøkt om billene hadde ødelagt eggene og de juvenile sneglene, deretter ble de delt inn etter en konsumindeks med kategorier fra 0-4 (Oberholzer & Frank 2003). Kategori null (0) ble gitt da eggene eller de juvenile sneglene ikke var rørt eller ødelagt, kategori 1 ble gitt da opp til 25 % var konsumert, kategori 2 da opp til 50 % var konsumert, kategori 3 da opp til 75 % var konsumert og kategori 4 da opptil 100 % var konsumert. Samlet konsum for hver bille ble regnet ut med å multiplisere antall egg eller juvenile i hver konsumkategori med vekten gitt for hver kategori (tabell 3.2).

Tabell 3.2. Beregnet vekt (mg) av egg og juvenile *A. lusitanicus* konsumert av billene for hver kategori (0-4).

	0	1	2	3	4
Egg	0	7,75	15,50	23,25	31,00
Juvenile	0	4,75	9,50	14,25	19,00

3.4 Miniplotforsøk

Forsøket ble utført høsten 2004. Forsøksdyrene ble samlet inn og behandlet på samme måte som forklart i avsnitt 3.2.

Forsøket ble gjort i to isoporkasser på 0,345 m² (46 x 75 cm, og 20 cm dyp). Disse ble fylt med et ca 10 cm tykt substrat bestående av vegetasjon med påsittende jord. Substratet ble hentet i Åsane, fra samme sted som innsamling av biller og snegler ble utført i 2003.

Vegetasjonen bestod hovedsakelig av gress (Poaceae) og engkransmose (*Rhytidiadelphus squarrosus*, Hedw.) og ble klippet ned til 8-10 cm slik som i McKemey *et al.* (2003).

Hver kasse ble delt inn i fem forsøksområder på 0,069 m² (15 x 46 cm), med aluminiumsplater som delvis var felt inn i sidene, og gikk helt til bunns i kassen som skille mellom de fem områdene. Veggene mellom forsøksområdene og langs isoporkassen ble penslet med en 2 cm brei stripe av FLUON for å hindre at sneglene skulle rømme (Mair & Port 2001).

I hvert forsøksområde ble det tilført 20 egg av *Arion lusitanicus*. Disse ble delt i to egg-samlinger på 10 egg, og plassert i vegetasjonen tilnærmet slik som man kan observere i naturen. I tillegg ble det plassert ut 20 juvenile snegl som ble jevnt fordelt utover forsøksområdet. For å holde på fuktigheten ble en gjennomsiktig plastduk brukt som dekke. Da billeartene er nattaktive var lyset slått av gjennom hele forsøket og temperaturen var mellom 12-14°C. Etter 3 døgn ble billene tatt ut av forsøksoppsettet og avlivet ved frysing. Eggene og de juvenile sneglene ble samlet inn, og mengde predert ble estimert.

3.5 Numeriske analyser

3.5.1 Predasjonsindeks

Da billene ble tilbudt ulik mengde føde ble det laget en predasjonsindeks (PI) som skulle gi størst uttelling til de som prederte flest fødeenheter. Dette førte til at de som ble tilbudt mest føde og som dermed prederte mest, fikk høyere PI enn de som ble tilbudt minst og som da prederte færre fødeenheter. Av de individene som prederer lik andel men ulik antall, vil de individene som prederer flest fødeenheter få en høyere indeks enn de som prederer færre.

$$PI = \text{predert} / \sqrt{\text{tilbudt}}$$

Alle predasjonsindeksene ble deretter delt på maksimal PI, slik at indeksen skulle gå fra 0-1 for lettere sammenligning med mengden predert som er uttrykt i andeler.

3.5.2 Fødepreferanse

Resultatene (enten egg, juvenile eller både egg og juvenile) ble testet med Kruskal-Wallis-test. På grunn av måtene dataene mine ble samlet inn, der billene ble tilbudt et begrenset utvalg føde, er det ikke grunn til å forvente parametriske fordelinger.

En Kruskal-Wallis-test (Kruskal & Wallis 1952) er et ikke-parametrisk alternativ til en ANOVA-test og bygger på gjennomsnittlige rangeringer. Denne statistikken er basert på en chi-kvadratsfordeling med $k-1$ frihetsgrader hvis nullhypotesen hos like populasjoner er sann, hvor k er antall grupper (arter) sammenlignet.

H₀: Det er ikke forskjellige preferanser for de ulike fødetypene (enten egg, juvenile eller både egg og juvenile av A. lusitanicus).

3.5.3 Funksjonell respons

For å undersøke om det var en sammenheng mellom mengde predert og mengde tilbudt ble en *Generalized Additive Model* (GAM; Hastie & Tibshirani 1990) brukt. GAM er en ikke-parametrisk modell, der hver prediktor er inkludert som en ikke-parametrisk *smoothing* funksjon. GAM blir brukt til å modellere forholdet mellom variabler der den parametriske klassen av responsvariabelen er vanskelig å anta (Yee & Mitchell 1991).

H₀: Det er ingen sammenheng mellom antall prederte og antall tilbudte.

3.5.4 Forskjell mellom artene

For å teste forskjellen mellom de ulike artenes predasjonsrate ble det gjort en Kruskal-Wallis-test og en multipel sammenligningstest for ulike utvalgstørrelser. Det ble testet både med andel predert, andel konsumert for hver art, og for den estimerte predasjonsindeksverdien. Denne sammenligningen brukes der nullhypotesen er forkastet av Kruskal-Wallis-testen. Man ønsker i slike tilfeller å finne ut mellom hvilke grupper (arter) den signifikante forskjellen finnes. En ikke-parametrisk multipel sammenligning for data med ulik utvalgstørrelse (Dunn 1964 sitert i Zar 1999) ble brukt på mine datasett. Denne multiple sammenligningstesten for ikke-parametriske data er ikke tilgjengelig i statistikkprogrammene som benyttes i dag. I denne oppgaven måtte dette da gjøres for hand (se utregningstranskript, Vedlegg 7.1).

H₀: Det er ingen forskjell mellom artene.

3.5.5 Programvare

For analyser ble resultatene først behandlet i Microsoft Excel 2002. De statistiske analysene ble utført i S-plus 6.2 for Windows, Professional Edition.

4 Resultater

4.1 Forsøk i petriskåler

4.1.1 Generelle resultater

I petriskålene uten biller viste ingen egg og juvenile snegler tegn til skade. I alt ble 61% av egg og juvenile *A. lusitanicus* som ble tilbudt predert i petriskålene med biller. De fire ulike artene av løpebiller og rovbillen som ble brukt viste ulik grad av predasjon på *A. lusitanicus*. Tabell 4.1 viser gjennomsnittelig andel predert for hver art, delt på de ulike behandlingene. I alt prederte *C. nemoralis* 78% av tilbudt føde (egg og juvenile *A. lusitanicus*), *N. brevicollis* prederte 0,7%, *P. melanarius* prederte 83%, *P. niger* prederte 96% og *S. erythropterus* prederte 80% av tilbudt føde.

Boksplottene i figur 4.1a viser at den mediane andel predert for de ulike artene ligger mellom 0 for *N. brevicollis* og 0,9 for *C. nemoralis*. For *P. melanarius* og for *S. erythropterus* er den mediane verdien på 0,8. Resultatet for *P. niger* skyldes at denne arten kun har fire ulike verdier for andel predert (0,6; 0,73; 0,9; 1,0; n = 18) og har dermed ingen median verdi. Resultatene for gjennomsnittelig andel og median viser litt ulikt for *C. nemoralis* med gjennomsnitt predert på 78% og en median verdi som ligger på 0,9.

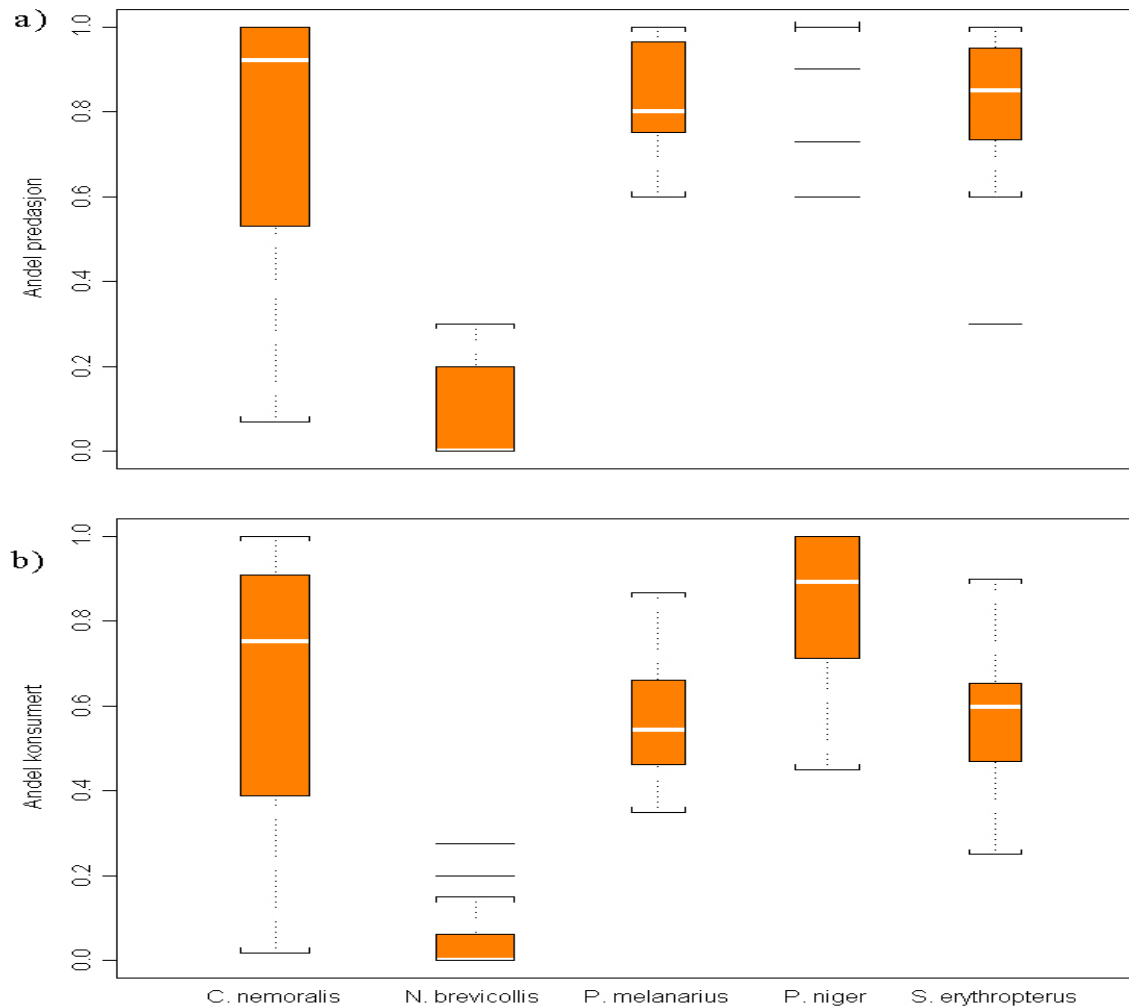
Figur 4.1b viser andel konsumert for hver art. I dette plottet har *P. niger* høyest medianverdi på 0,9 og *N. brevicollis* har også i dette plottet lavest verdi på 0. Av de resterende artene har *C. nemoralis* en median verdi på 0,75, *P. melanarius* en median verdi på 0,55 og *S. erythropterus* en median verdi på 0,6. Dette er resultater som gjenspeiler de som finnes i tabell 4.2, men er noe ulikt for *C. nemoralis* som gjennomsnittlig konsumerer 66% som blir lavere enn den mediane verdien.

N. brevicollis prederte ingen juvenile, bare egg. Det ble gjort 27 forsøk med denne arten, ved 10 av disse forsøkene ødela *N. brevicollis* egg. Av disse 10 forsøkene ble 0,7% av eggene som ble tilbudt predert. Av alt føde denne arten ble tilbudt ble 0,4% konsumert. Da resultatene viste at *N. brevicollis* ikke prederer *A. lusitanicus*, ble denne arten ikke brukt i videre statistiske bergegninger.

For å undersøke om det var forskjell mellom forsøkene gjort i 2003 og 2004 ble en Kruskal-Wallis-test brukt. Denne viste at det var ingen signifikant forskjell mellom de ulike forsøksårene ($p > 0,05$; Kruskal-Wallis-test; $df = 1$; $\chi = 2,6461$) til tross for ulike sulteperiode ved ulike temperaturer. Resultatene fra 2003 og 2004 ble dermed analysert sammen.

Tabell 4.1. Gjennomsnittelig andel av det hver art prederte av det de ble tilbudt, enten bare egg, bare juvenile, egg sammen med juvenile eller juvenile sammen med egg. SE: Standardfeil, er SD justert for utvalgsstørrelsen, $SE = \text{standardavvik}/\sqrt{n}$. Egg m/Juv: Andel egg predert når både egg og juvenile ble tilbudt. Juv m/egg: Andel juvenile predert når både egg og juvenile ble tilbudt.

Art	Behandling	Antall forsøk	Andel predert	SE
<i>C. nemoralis</i>	Egg	10	0,75	0,10
	Juvenile	1	0,40	-
	Egg m/ Juv	10	0,81	0,10
	Juv m/egg	10	0,90	0,10
<i>N. brevicollis</i>	Egg	22	0,07	0,02
	Juvenile	0	-	-
	Egg m/ Juv	5	0,03	0,03
	Juv m/egg	5	0,00	0,00
<i>P. melanarius</i>	Egg	6	0,79	0,04
	Juvenile	4	0,93	0,08
	Egg m/ Juv	2	0,75	0,25
	Juv m/egg	2	0,75	0,25
<i>P. niger</i>	Egg	7	0,95	0,04
	Juvenile	5	0,92	0,08
	Egg m/ Juv	6	1,00	0,00
	Juv m/egg	6	1,00	0,00
<i>S. erythropterus</i>	Egg	3	0,81	0,07
	Juvenile	2	0,45	0,15
	Egg m/ Juv	7	0,82	0,06
	Juv m/egg	7	0,94	0,04



Figur 4.1. Boksploet med andel predasjon og andel konsumert for hver art. Linjen i midten viser medianverdien. Selve boksen viser 50% av datasettet som ligger nærmest medianen. Strekene som avslutter boksen i plottet er kvartiler. De dataene som ligger lenger ute enn 1,5 ganger lengden av den indre kvartil blir definert som uteliggere (Zar, 1996). a): andel predert av tilbudt føde (egg, juvenile eller både egg og juvenile) for hver art. Verdiene gitt for *P. niger* skyldes at denne arten kun har fire ulike verdier for andel predert (0,6; 0,73; 0,9; 1,0; $n = 18$). b): Andel konsumert av føde som ble tilbudt for hver art.

Det ble laget en predasjonsindeks (se metode) og det ble brukt en konsumindeks, der billenes konsum ble delt inn i fem kategorier (0-4). I tabell 4.2 er det en samlet oversikt over resultatene fra de ulike utregningsmåtene.

C. nemoralis konsumerte i gjennomsnitt 69 % av føde tilbudt, *P. melanarius* 57 %, *P. niger* 84 % og *S. erythropterus* konsumerte i gjennomsnitt 59 % av alt føde tilbudt.

Gjennomsnittelig predasjonsindeks (PI) for *C. nemoralis* var 0,57, 0,04 for *N. brevicollis*, 0,66 for *P. melanarius*, 0,79 for *P. niger* og 0,65 for *S. erythropterus*.

Verdiene for den gjennomsnittlige predasjonsindeksen er noe lavere enn andel predert. Av gjennomsnittlig konsum kan vi se at alle artene konsumerte en lavere andel enn det som ble predert. Vi kan likevel se at disse resultatene er sterkt korrelerte.

Tabell, 4.2. Viser gjennomsnitt av andel predert, av predasjonsindeksverdiene og av andel konsumert for hver billeart, og for hvert type føde. Predasjonsindeks (PI): predert / $\sqrt{(\text{tilbudt})}$. PI er dividert på den maksimale PI, da det er ønskelig at den skal være uttrykt i samme spekter som andel (0-1). Andel konsumert er snitt konsumert (mg) av mengde tilbudt (mg). *N. brevicollis* fikk ikke tilbudt juvenile snegler.

Art	Type føde	Andel predert	PI	Andel konsumert
<i>C. nemoralis</i>	Egg	0,80	0,58	0,61
	Juvenile	0,40	0,40	0,28
	Egg og juvenile	0,82	0,59	0,74
<i>N. brevicollis</i>	Egg	0,05	0,03	0,05
	Juvenile	0	-	-
	Egg og juvenile	0,14	0,03	0,02
<i>P. melanarius</i>	Egg	0,79	0,62	0,63
	Juvenile	0,93	0,65	0,46
	Egg og juvenile	0,75	0,75	0,61
<i>P. niger</i>	Egg	0,95	0,78	0,80
	Juvenile	0,92	0,65	0,86
	Egg og juvenile	1,00	0,93	0,86
<i>S. erythropterus</i>	Egg	0,91	0,65	0,54
	Juvenile	0,93	0,32	0,31
	Egg og juvenile	0,72	0,75	0,68

4.1.2 Fødepreferanse

Billene fikk et forskjellig kombinasjoner føde av *A. lusitanicus* som enten var egg, juvenile eller en kombinasjon av de to. En Kruskal-Wallis-test viste at det ikke var signifikant forskjell mellom de ulike kombinasjonene ($P > 0,05$; Kruskal-Wallis-test; $df = 2$; $\chi = 12,12$).

Nullhypotesen som sier at det ikke er noen forskjell i preferanse for egg eller juvenile ble akseptert. Tabell 4.1 og 4.2 viste også lignende resultat, da det ser ut som om det er liten forskjell i preferanse ved de ulike tilbudene. For *C. nemoralis* og *S. erythropterus* kan det se ut som det var lavere preferanse for juvenile enn for egg eller kombinasjonen av egg og juvenile.

4.1.4 Artene

En Kruskal-Wallis-test viste at det var signifikante forskjeller mellom artene ($P < 0,001$; Kruskal-Wallis-test; $df = 4$; $\chi = 61,008$). Nullhypotesen som sier at det ikke er noe forskjell mellom artene forkastes med dette. For å kunne si noe mer om hvilke arter det var signifikant forskjell mellom ble hver art sammenlignet med hverandre ved bruk av en ikke-parametrisk modell for multippel sammenligning for data med ulik innsamlingsstørrelse. Artene (unntatt *N. brevicollis*) ble testet mot hverandre ved enten å bruke resultatene for predasjonsindeks, andel konsumert eller andel predert.

Ved bruk av resultatene for andel predert ble nullhypotesen forkastet for sammenligningene mellom *S. erythropterus* og *P. niger* og mellom *P. melanarius* og *P. niger* ($Q > Q_{0,05;4}$; tabell 4.3). Tabell 4.1 viser at *S. erythropterus* prederte 72 % av føde når både egg og juvenile ble tilbudt, mens *P. niger* prederte 100 %, noe som kan forklare hvorfor ble H_0 forkastet i dette tilfellet. Også *P. melanarius* prederte en mindre andel (75 %) enn *P. niger* når både egg og juvenile ble tilbudt, i tillegg prederte arten 79 % egg, mens *P. niger* prederte 91 % egg, dette kan samlet forklare hvorfor H_0 ble forkastet i dette tilfellet.

Tabell 4.3. Ikke-parametrisk modell for multippel sammenligning for data med ulik utvalgsstørrelse; sammenligning mellom de ulike artene basert på andel predert, uten *N. brevicollis*. R_A : mean rank for art A (f. eks. *S. erythropterus*). R_B : mean rank for art B (f. eks. *C. nemoralis*). SE : standard feil mellom grupper med ulik innsamlings størrelse. $Q = ((R_B - R_A)/SE)$. Dersom Q er lik eller større enn den kritiske verdien $Q_{0,05;4}$, kan H_0 forkastes.

Sammenligning	$(R_B - R_A)$	SE	Q	$Q_{0,05;4}$	H_0
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>C. nemoralis</i>	5,01	6,22	0,81	2,639	Aksepteres
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>P. niger</i>	17,36	6,40	2,71	2,639	Forkastes
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>P. melanarius</i>	0,25	7,02	0,04	2,639	Aksepteres
<i>C. nemoralis</i> ~ <i>P. niger</i>	12,35	5,52	2,24	2,639	Aksepteres
<i>C. nemoralis</i> ~ <i>P. melanarius</i>	5,26	6,22	0,85	2,639	Aksepteres
<i>P. niger</i> ~ <i>P. melanarius</i>	17,61	6,40	2,75	2,639	Forkastes

Som over i tabell 4.3, ble også nullhypotesen for sammenligningene mellom *S. erythropterus* og *P. niger* og mellom *P. melanarius* og *P. niger* forkastet ($Q > Q_{0,05;4}$; tabell 4.4). Som tabell 4.2 viser hadde både *S. erythropterus* og *P. melanarius* lavere andel konsum enn *P. niger*, noe som kan forklare hvorfor H_0 ble forkastet i dette tilfellet. Boksplottet i figur 4.1b viser også dette.

Tabell 4.4. Ikke-parametrisk modell for multippel sammenligning for data med ulik utvalgsstørrelse; sammenligning mellom de ulike artene basert på andel konsumert, uten *N. brevicollis*. For forklaring av tabelltekst, se tabell 4.3.

Sammenligning	$(R_B - R_A)$	SE	Q	$Q_{0,05,4}$	H_0
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>C. nemoralis</i>	8,89	6,62	1,34	2,639	Aksepteres
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>P. niger</i>	20,81	6,82	3,05	2,639	Forkastes
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>P. melanarius</i>	1,71	7,47	0,23	2,639	Aksepteres
<i>C. nemoralis</i> ~ <i>P. niger</i>	11,91	5,88	2,03	2,639	Aksepteres
<i>C. nemoralis</i> ~ <i>P. melanarius</i>	10,60	6,62	1,60	2,639	Aksepteres
<i>P. niger</i> ~ <i>P. melanarius</i>	22,51	6,82	3,30	2,639	Forkastes

Ved bruk av resultater basert på predasjonsindeks ble nullhypotesen for sammenligningene mellom *S. erythropterus* og *P. niger*, mellom *C. nemoralis* og *P. niger* og sammenligningen mellom *P. melanarius* og *P. niger* forkastet ($Q > Q_{0,05;4}$; tabell 4.5). Tabell 4.2 viser at både *C. nemoralis*, *P. melanarius* og *S. erythropterus* har i gjennomsnitt lavere predasjonsindekser enn *P. niger* for alle fødetyper, noe som førte til at nullhypotesen ble forkastet i disse tilfellene.

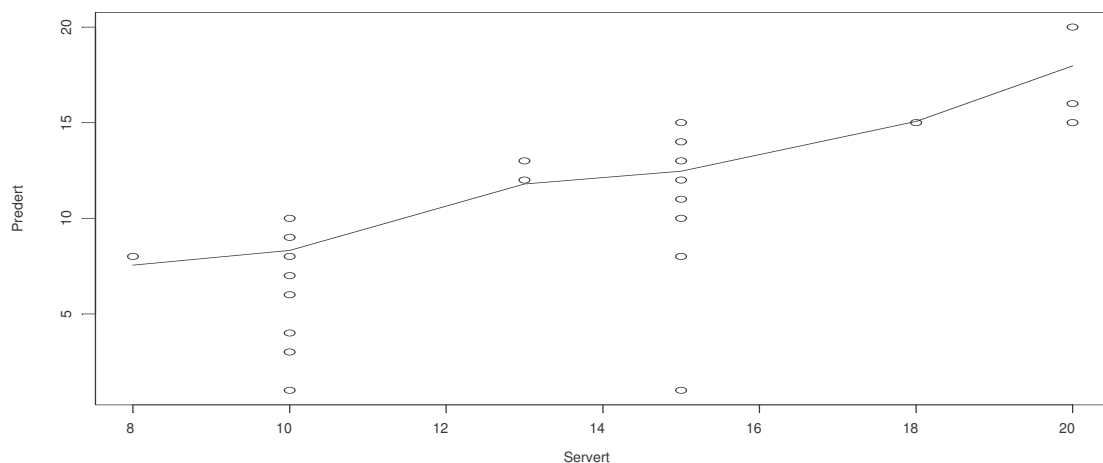
Tabell 4.5. Ikke-parametrisk modell for multippel sammenligning for data med ulik innsamlingsstørrelse; sammenligninger mellom de ulike billeartene basert på predasjonsindeks, uten *N. brevicollis*. For forklaring av tabelltekst, se tabell 4.3.

Sammenligning	$(R_B - R_A)$	SE	Q	$Q_{0,05,4}$	H_0
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>C. nemoralis</i>	2,82	6,53	0,43	2,639	Aksepteres
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>P. niger</i>	20,11	6,73	2,99	2,639	Forkastes
<i>S. erythropterus</i> ~ <i>P. melanarius</i>	1,42	7,37	0,19	2,639	Aksepteres
<i>C. nemoralis</i> ~ <i>P. niger</i>	17,29	5,80	2,98	2,639	Forkastes
<i>C. nemoralis</i> ~ <i>P. melanarius</i>	4,24	6,53	0,65	2,639	Aksepteres
<i>P. niger</i> ~ <i>P. melanarius</i>	21,53	6,73	3,20	2,639	Forkastes

4.1.3 Funksjonell respons

Billenes predasjonsrate ble testet i en GAM (*generalized additive modell*). Det ble testet for mengde tilbudt uten arten *N. brevicollis*. Nullhypotesen sier at det er ingen sammenheng mellom hvor mye som ble tilbudt og hvor mye som ble predert. GAM-modellen viste at F -fordelingene er signifikante, at billene prederte mer når de får tilbudt mer føde ($\Pr(F) < 0,001$, F - verdi: 20,874; figur 4.2).

Billene fikk servert fra 8 til 20 egg og/ eller juvenile. Kurven øker jevnt, slik at de som serveres lite, prederer mindre enn de som ble servert mye. Det kan se ut som kurven flater litt ut etter hvert, men ikke nok til at det er mulig å si noe om billene er mett når fødeantallet er 20.



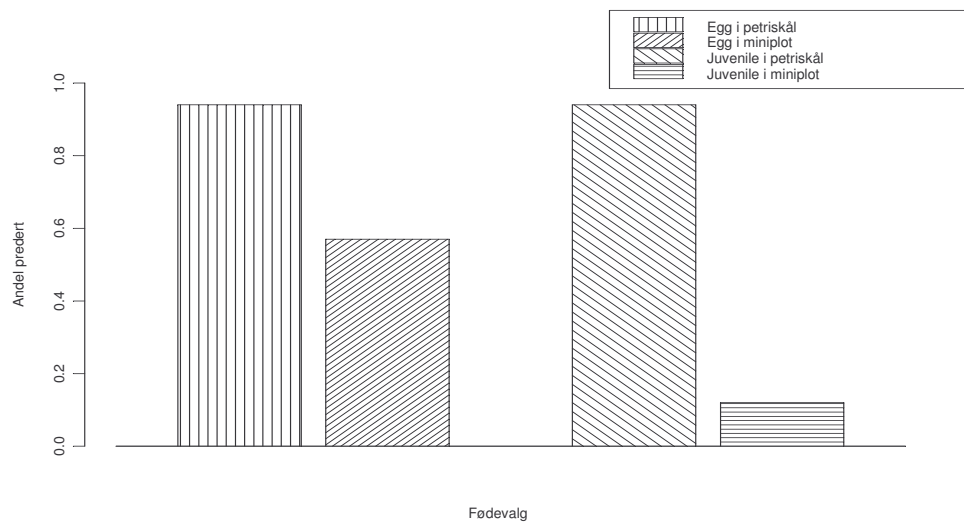
Figur 4.2. Billenes predasjonsrate for mengde servert føde (egg og juvenile) i en GAM- modell. De modellerte prediksjonene er en linje, de faktiske observasjonene er ringer.

Artene hver for seg ble også testet med GAM-modeller, men det ble ikke signifikante resultater, sannsynligvis på grunn av at utvalgsstørrelsen var for liten.

4.2 Miniplot forsøk

Dette forsøket ble gjort en gang med til sammen 6 biller av artene *P. melanarius* og *P. niger*. En Kruskal-Wallis-test viste at det ikke er signifikant forskjell mellom de to artene ($p > 0,05$; Kruskal-Wallis-test; df : 1; $\chi = 0,1961$).

En Kruskal-Wallis-test viste også at det var signifikant forskjell mellom andel predert føde i petriskål forsøkene og i miniplot forsøkene ($p < 0,01$; $df: 1$; $\chi = 5,6744$). Figur 4.7 viser at det er forskjell mellom forsøkene som ble gjort i petriskål og miniplot, billene prederte en lavere andel føde i miniplot enn i petriskålforsøkene. Billene prederte mye mer juvenil *A. lusitanicus* i petriskål (95 %) enn i miniplot (15 %). Det ble også predert mindre egg i miniplot forsøkene (55 %) enn i petriskål forsøkene (95 %). Dette til tross for at forsøkene i miniplotene varte i 3 døgn mot et døgn for forsøkene i petriskålene.



Figur 4.7. Viser andel predert av egg (de to kolonnene til venstre) og juvenile (de to kolonnene til høyre) for de ulike forsøkene, enten i petriskål (venstre kolonne av par) eller miniplot (høyre kolonne av par). Forsøkene i petriskål gikk i 24 t, mens forsøkene i miniplot gikk i 72 t.

5 Diskusjon

5.1 Generell diskusjon

Det er ingen tvil om at en generalistpredator kan redusere populasjoner av både naturlige og eksotiske skadedyr (Sunderland 2001, Sunderland *et al.* 1997). Det er likevel uenighet om det er spesialister eller generalister som er best egnet til å redusere skadedyrpopulasjoner ved biologisk bekjemping. Spesialister har evne til å søke et spesifikt byttedyr av et bestemt byttedyr, og vil ikke bli påvirket av alternative bytter (Symondson *et al.* 2002b, Murdoch *et al.* 1985). En generalist har derimot evnen til å kunne bli i området selv om det i perioder skulle være få skadedyr, da de kan nyttig gjøre seg av andre byttedyr (Symondson *et al.* 2002b, Holt & Lawton 1994, Murdoch *et al.* 1985). Arbeidet til DeBach (1946 sitert i Symondson *et al.* 2002b) og Ehler (1977) gir gode eksempler der generalister var mer effektive enn spesialister på å kontrollere skadedyr.

Ettersom størrelsen på arter av løpebiller øker, vil de ha en økt preferanse for å predere snegler (Tod 1973, Paill 2004). Denne trenden ble også vist av Ayre (2001), da hun delte ulike løpebiller inn i tre størrelsesklasser som ble testet for predasjon på døgngamle *D. reticulatum*. Billene i de to minste størrelseskategoriene prederte svært få eller ingen snegler, mens de i den største kategorien prederte flere snegler. I forsøket hennes prederte *N. brevicollis* 26 % og *P. melanarius* 66 % av sneglene som ble tilbudt.

I forsøkene jeg har gjort, prederte *N. brevicollis* bare 0,7 % av alt som ble tilbudt og av de juvenile *A. lusitanicus* som ble tilbudt var alle levende etter 24 timer. De andre løpebillene som ble brukt i mitt forsøk (*C. nemoralis*, *P. melanarius* og *P. niger*) og rovbillen (*S. erythropterus*) prederte og konsumerte en høy andel av det som ble tilbudt. Både *C. nemoralis* (Thiele 1977) og *P. melanarius* (Symondson 2004) er antatt i større eller mindre grad å være spesialister på snegler.

Da *N. brevicollis* prederte lite eller ingenting i mine forsøk, har jeg utelatt denne arten fra videre behandling med resultatene og i diskusjon der jeg diskuterer generelle trender.

5.2 Metodediskusjon

Det første steget for å forstå trofiske relasjoner er å kvalitativt finne ut hvem som prederer hva (Symondson 2004). Når predasjon skjer i et forsøk, slik som i petriskålforsøkene mine, viser det om predatorerne er i stand til å drepe og eventuelt konsumerer bytter den av arten som ble servert og for den størrelsen byttet hadde. Det viser ikke om billearten vil predeere snegler der alternativt, mer tilgjengelig og letter håndterbart føde er tilstede. Dersom den tilbudte føden fremdeles er uskadd når forsøket avsluttes, kan man ikke ekskludere arten som en tenkelig predator på andre arter av samme gruppe (f.eks. *Gastropoda*) eller andre størrelsesklasser (Symondson 2004). Andre metoder for å undersøke om ulike billearter prederer på snegler er å fange de i felt for å undersøke mageinnholdet deres. Det er da mulig ved hjelp av DNA-tester eller andre biokjemiskemetoder å undersøke hvilken føde de ulike billeartene har konsumert. Dersom også mengden byttedyr i innsamlingsområdet estimeres, kan det sies noe om billenes diett og fødepreferanser. Dette er svært tidkrevende og kostbare metoder (Harper *et al.* 2005).

Kritikerne til bruk av generalister i biologisk bekjempelse mener at dersom predatorerne bare blir sultne nok, vil de ete hva som helst. I tidligere laboratorieforsøk har billene blitt sultet ulik lengde, men forsøkene viste at generalistpredatorer (her løpebiller) signifikant reduserte antall snegler de ble tilbudt, uansett sultelengde (McKemey *et al.* 2001, 7 dager & 2003, 9 dager; Ayre 2001, 1 dag; Oberholzer & Frank 2003, 1 dag; Oberholzer *et al.* 2003, 2 dager; Mair & Port 2001, 6 dager). I mine forsøk ble billene sultet ulikt i 2003 og 2004 (se kapittel 3). Resultatene viser at det ikke var noen signifikant forskjell i predasjon mellom de forskjellige årene forsøkene ble utført, til tross for ulik sultelengde. Biller er eksoterme dyr, og aktivitetsnivået er svært begrenset ved lave temperaturer (Thiele 1977). De 9 dagene de stod kaldt hadde billene et lavt aktivitetsnivå og gjerne ikke behov for mye mat. Det kan synes som om billene prederer snegler uansett hvor lang sultetid de har (McKemey *et al.* 2001 & 2003, Ayre 2001, Oberholzer & Frank 2003, Oberholzer *et al.* 2003, Mair & Port 2001).

I naturen legger *A. lusitanicus* egg i ansamlinger på 10-70 egg (von Proschwitz 1992, Tomasgård 2005) under vegetasjon, i små groper i bakken, i gresstuer (egen obs.) og i avfallshauger (Kozlowski 2000). De nyklekte sneglene overvinter vanligvis i små hulrom i jorda. Hvor dypt nede i jorda eggene blir lagt er avhengig av hvor kompakt den er (von Proschwitz 1992). I forsøkene mine ble billene tilbudt ulik mengde egg og juvenile. En

predasjonsindeks ble laget for å ta hensyn til disse ulikhetene, slik at de individene som ble servert mye føde og da prederte en høy andel fikk en høyere verdi enn de som ble servert mindre føde, men kanskje prederte samme andel. Formålet var at denne indeksen skulle bedre fremheve reelle likheter eller ulikheter fremfor andel prederte. Dette kan vi se ved en sammenligning av de ulike artene (tabell 4.5) når verdiene av predasjonsindeksen blir brukt. Ved bruk av resultatene for andel konsum og andel predert for sammenligninger mellom de ulike artene, forkastes nullhypotesen ved sammenligningene mellom *S. erythropterus* og *P. niger*, og *P. melanarius* og *P. niger*. Mens ved bruk av resultatene for predasjonsindeksen forkastes de samme to nullhypotesene i tillegg til at sammenligningen mellom *C. nemoralis* og *P. niger* forkastes. Verken andel predert, andel konsum og resultatene for predasjonsindeksen tar hensyn til at individ som fikk lite føde, kanskje ikke fikk sin sult tilfredsstilt og da ønsket å predere mer.

Dersom en predator skal se nytten av å predere et skadedyr må byttet være spiselig og gjerne nyttig å predere i form av at det gir næring (Murdoch *et al.* 1985, Symondson *et al.* 2002b). For å undersøke om billene jeg brukte i mine forsøk i tillegg til å predere byttet, også konsumerte det, ble det laget en konsumindeks der eggene og de juvenile sneglene ble delt inn i kategorier etter hvor mye som ble konsumert (Oberholzer & Frank 2003; tabell 3.2). Siden billene fikk ulik mengde bytter og da prederte ulik mengde, ble det regnet andel konsum for å prøve å gjøre tallene lettes mulig å sammenligne med verdiene for andel predert. Alle artene konsumerte en lavere andel enn de prederte, men resultatene er sterkt korrelerte og forskjellene er små (figur 4.1). Noe som sier at alle billeartene fant sneglene og eggene spiselige. Som diskutert tidligere kan det hende billene konsumerte mye på grunn av sult, men hvis de fant føden uspiselig eller giftig ville de ikke konsumert så mye som de gjør i dette forsøket. Andre forsøk viser samme resultat som jeg finner i mine forsøk (Oberholzer & Frank 2003, McKemey *et al.* 2001).

5.3 Fødepreferanse

I følge Ernsting og van der Warf (1988) er predasjon på snegler i felt avhengig av flere ulike faktorer. Dette er fenologi og atferd til både byttedyr og predator, predatorens søkestrategi, tetthet av føde (både snegler og andre byttedyr), størrelse på byttedyret og hvor sulten predatoren er.

Et viktig spørsmål er om biller vil velge egg av snegler fremfor levende snegler, enten juvenile eller voksne. Når biller angriper snegler, vil sneglene umiddelbart skille ut slim for å beskytte seg, og dersom billene ikke har en klar angrepsstrategi, kan slimet hindre at billene klarer å ta livet av sneglen (Mair & Port 2002). Jeg observerte selv i mine forsøk at enkelte biller brukte lang tid for å få bort slimet som la seg på mandiblene. De brukte frambeina til å rense mandiblene. Forsøk har vist at noen billearter har bedre angrepsstrategi mot snegler enn andre (Ayre 1995 sitert i Symondson 2004).

Oberholzer og Frank (2003) undersøkte om *P. melanarius* og *Poecilus cupreus* (Linnaeus) prederte egg og individer *D. reticulatum* og *A. lusitanicus* i forskjellige vektclasser, med eller uten alternativt bytte. *P. melanarius* ødela egg av begge arter, men med en klar preferanse for egg av *D. reticulatum*. Dette valget kan ha med tykkelsen på skallet å gjøre, da *D. reticulatum* egg er en del mindre enn *A. lusitanicus*-egg. Det ble ikke testet om billeartene foretrakk egg fremfor snegler, eller omvendt i deres forsøk.

I mitt forsøk ble alle billene tilbudt ulike kombinasjoner, med enten en mengde egg, juvenile eller en kombinasjon av egg og juvenile *A. lusitanicus*. En Kruskal-Wallis-test ble tatt som viste at det var ingen signifikante forskjeller i predasjon mellom de ulike kombinasjonene. Det kan derfor antas at artene jeg brukte i mitt forsøk ikke har noen preferanse for egg eller juvenile *A. lusitanicus*. Denne preferansen kan derimot forandre seg ved andre vektclasser eller andre arter snegler (Symondson 2004).

5.4 Funksjonell respons

Jo høyere tetthet byttet har i et område, jo høyere blir en predators konsumrate. Funksjonell respons relaterer konsumraten til den lokale mattettheten (Begon *et al.* 1996). Dette vil gjøre seg gjeldene til et visst punkt da predatoren blir mett, og hvis det blir laget en kurve over en predators predasjons- og konsumrate, vil kurven stige jamt mot et maksimalt konsum, der den vil flate ut.

I mine forsøk testet jeg alle billenes funksjonelle respons for å kunne se om de hadde fått nok mat. Av figur 4.2 kan man se denne kurven der antall prederte stiger med eksponentiell vekst helt til den maksimale føde som ble tilbudt. Det er ikke mulig å se om kurven flater ut og jeg antar derfor at artene som ble brukt i mitt forsøk er i stand til å predere flere egg og/eller

juvenile *A. lusitanicus*. Siden andel konsumert for artene er sterkt korrelert med andel predert, kan det sies at artene også er i stand til å konsumere mer.

5.5 Miniplotforsøk

McKemey *et al.* (2001) viste i laboratoriumsforøk at *P. melanarius* hadde en sterk preferanse for mindre snegler (< 40 mg) av *D. reticulatum*, antagelig fordi det trengtes flere forøk for å drepe større snegler. Større snegler ble drept, men etter mye lenger tid enn de under 40 mg. McKemey *et al.* (2001) argumenterer med at dette skjer med hensyn til ”optimal forasjeringsstrategi” der predator velger det byttet som tar minst tid å håndtere, med hensyn på energien brukt og energien gitt tilbake (Begon *et al.* 1996). I miniplotforsøk fikk McKemey *et al.* (2003) andre resultater som viste at biller prederte de større sneglene av arten *D. reticulatum*, i stedet for de mindre. Det ble konkludert med at dette var fordi at det i felt finnes flere gjemmesteder for de mindre sneglene, og at de større sneglene ofte benytter seg av samme stedene som biller til å skjule seg.

Dette forøket ble gjort i isoporkasser som ble delt inn i 5 forøksområder. Til hvert forøksområde ble det tilført en bille av arten *P. melanarius* eller *P. niger*, samt 20 egg og 20 juvenile *A. lusitanicus*. Forøket gikk i 3 døgn.

Det ble bare gjort til sammen seks forøk i miniplotforøket, tre for hver art, resultatene viser likevel en klar og interessant tendens hvor billene valgte egg i stedet for juvenile. Dette i motsetning til forøkene som ble gjort i petriskåler med de samme artene, der det var ingen signifikant forskjell mellom andel egg predert og andel juvenile predert.

Eggene i forøksområdene ble lagt på samme måte som jeg selv har observert at de ligger i naturen. Eggene som blir lagt i naturen er gjerne gjemt godt for å hindre at eggene prederes på. Dette kan være innimellom eller under grastuster av *Deschampsia caespitosa* (L.), under røtter og annen vegetasjon (pers. observasjoner). I miniplotforøket ble det forøkt å legge eggene på samme måte som beskrevet over.

De juvenile sneglene hadde mulighet til å bevege seg fritt innen forøksområdet, slik som i naturen. Der kan de finne hull eller andre steder å gjemme seg, noe som gjør de utilgjengelige eller vanskelige å finne for billene (McKemey *et al.* 2003). Dette kan forklare hvorfor billene

prederte mer egg enn juvenile i miniplotforsøkene, og hvorfor det er så stor forskjell mellom andel prederte juvenile i petriskåler, der de ikke hadde mulighet til å gjemme seg, og miniplotforsøkene der de kunne gjemme seg.

5.6 Artene

5.6.1 *C. nemoralis*

Carabus-artene angriper snegler målbevisst med et raskt angrep mot hodet eller den bakre delen. Dette hindrer at sneglene klarer å produsere mer slim for å forsvare seg mot flere angrep (Pakarinen 1994). *C. nemoralis* er antatt å være en snegle- og meitemarkspesialist og Ayre (1995 sitert i Symondson 2004) viste i sin Ph.D. avhandling at *C. nemoralis* tar livet av snegler etter færre angrep enn de mindre spesialiserte artene *P. niger* og *Abax parallelepipedus* (Piller & Mitterpacher).

I mine forsøk prederte *C. nemoralis* 78 % egg og juvenile *A. lusitanicus*, og konsumerte 66 % av alt som ble tilbudt. Boksplottet i figur 4.1 b viser at arten har høyere median enn gjennomsnitt både for andel predert og andel konsumert. Dette kan tyde på at det var et eller flere individ som skiller seg ut ved at de prederte og konsumerte en lavere andel enn de resterende. Dette stemmer også dersom man ser på rådataene (Vedlegg 7.2 og 7.7). Av tabell 4.1 og 4.2 kan det se ut som om *C. nemoralis* hadde en lavere preferanse for juvenile enn for egg eller egg og juvenile i samme forsøk. Tabell 4.1 viser antall forsøk som er blitt gjort med hver behandling for hver art, tabellen viser at bare ett forsøk er gjort med *C. nemoralis* arten på juvenile snegler. Av samme tabell kan vi se at arten prederer juvenile i stor grad når de blir tilbudt sammen med egg. Dette kan tyde på at resultatene for det individet som ble tilbudt bare juvenile ikke korrelerte med gjennomsnittelig predasjonsevne for denne arten.

Den ikke-parametriske modellene viste at *C. nemoralis* ikke var signifikant forskjellig fra de andre artene når resultatene av andel predert og konsumert ble brukt. Ved bruk av predasjonsindeksverdiene (PI) derimot, viste testen at det var en signifikant forskjell mellom *C. nemoralis* og *P. niger*. Av tabell 4.2 kan vi se at *P. niger* har høyere PI-verdier enn *C. nemoralis*, noe som kan forklare denne forskjellen. Da denne forskjellen først gjør seg gjeldene ved bruk av PI-resultatene, viser dette at denne indeksen er et bedre mål på predasjon enn andel prederte. Likevel kan det i dette tilfellet kan det ha sammenheng med at *C.*

nemoralis ofte ble tilbudt færre enheter føde enn *P. niger*, og da selv om arten prederte en like høy andel, fikk den en lavere PI enn *P. niger*.

Ut fra tidligere forsøk og mine resultater vil jeg anta at *C. nemoralis* er en god predator på snegler. Det kreves mer forskning på denne arten og da spesielt for å se om arten prederer og konsumerer snegler i felt.

5.6.2 *N. brevicollis*

Det er en sterk korrelasjon mellom billenes størrelse og deres konsum av snegler (Tod 1973), og som beskrevet tidligere prederte *N. brevicollis* en svært liten andel av føden som ble tilbudt. *N. brevicollis* tar hovedsakelig bytter opp til 4 mm (Penney 1966 sitert i Ayre 2001) og er klassifisert til å være en collembolsspesialist (Thiele 1977). De døgngamle *D. reticulatum* *N. brevicollis* prederte 36 % av i forsøket til Ayre (2001), var rundt 4 mm i lengde og var da akkurat innenfor størrelsestoleransen til *N. brevicollis*. Etersom sneglene vokser og produserer mer slim, vil de etter hvert effektivt kunne forsvare seg mot predasjon av *N. brevicollis* og andre generalister (Pakarinen 1994). I forsøket mitt var *A. lusitanicus* 31 mg og mellom 8-10 mm lang og derfor utenfor *N. brevicollis*' størrelsesregister.

Mair og Port (2002) undersøkte predasjon på *D. reticulatum* med bruk av *N. brevicollis* og *P. Madidus*. Billeartene fikk tilbudt snegler med og uten alternativt bytte. Predasjon på snegle egg ble også undersøkt. Da det ikke var alternativt bytte prederte *N. brevicollis* ingen snegler og bare 8% av eggene. Med tilstedeværelse av alternative bytter viste *N. brevicollis* preferanser for både Aphider og Calliphora larver, fremfor egg og snegler av *D. reticulatum*. Denne forskjellen var signifikant.

I mine forsøk prederte ikke *N. brevicollis* en eneste juvenil av *A. lusitanicus*. Arten prederte i gjennomsnitt under 1% av eggene, og det kan antas at arten i liten grad er i stand til å redusere sneglepopulasjoner, spesielt med tanke på resultatene fra tidligere forsøk. Siden arten prederte noen egg i mine forsøk, samt noe ved andre forsøk utført på denne arten, kan det rett og slett være at billene på grunn av sult bet hull i eggene, for å undersøke om de kunne gi noe næring. Som beskrevet tidligere er *N. brevicollis* antatt å være en collembolsspesialist (Thiele 1977), dette sammen med predasjonsforsøkene gjort med denne arten på snegler, forteller at denne arten høyst sannsynlig ikke prederer snegler i naturen.

5.6.3 *P. melanarius*

Både *P. melanarius* og *P. niger* er blant de vanligste artene som finnes på innmark der jorden dyrkes (Thiele 1977). Dette gjør at de for eksempel kan være potensielt viktige naturlige fiender for snegler. I Storbritannia er *P. melanarius* antatt å være den primære insektpredator på snegler i landbruksområder (Symondson *et al.* 1996, Bohan *et al.* 2000).

P. melanarius har i forsøk vist seg å være en effektiv predator på *D. reticulatum* (McKemey *et al.* 2001). Også ved bruk av immunologiske metoder er arten blitt karakterisert som en sneglepredator (Symondson & Liddell 1996, Tod 1973, Ayre & Port 1996). Ved bruk av biokjemiskemetoder for å undersøke fødeøkologien til *P. melanarius*, ble det funnet at 80 % av individene som ble testet inneholdt sneglerester. Resultatene viste også høyere tetthet av *P. melanarius* i områder med høyere tetthet av snegler (Symondson *et al.* 1996).

I mine forsøk prederte *P. melanarius* en høy andel av tilbudt føde. Gjennomsnittelig konsum var derimot rimelig lavt i forhold til andel predert. Alle artene hadde lavere andel konsum enn predasjon, men for denne arten var andel konsum mye lavere enn andel predert. Det er gjort mange forsøk med denne arten, både i laboratorium og i felt, som viser at arten er en signifikant predator på snegler (Symondson *et al.* 1996, Symondson & Liddell 1996, Tod 1973, Ayre & Port 1996).

En ikke-parametrisk modell for multippel sammenligning mellom artene viste at det var signifikant forskjell mellom *P. melanarius* og *P. niger* ved bruk av både resultatene fra andel predasjon, andel konsum og predasjonsindeks. Dette kan tyde på at *P. melanarius* er en mindre betydelig predator enn *P. niger*. Det er viktig å huske på at det ikke er gjort et stort nok antall forsøk med disse artene, og at det derfor ikke kan sies noe helt sikkert. I miniplotforsøket var det derimot ingen signifikant forskjell mellom disse artene, selv om jeg i dette forsøket bare hadde tre forsøk med hver art.

5.6.4 *P. niger*

Det er vist at *P. niger* kan redusere snegleskade i avlinger og at det er en signifikant predator på snegler (Ayre 1995 sitert i Symondson 2004, Tod 1973). De ikke-parametriske modellene for sammenligning mellom de ulike artene viste at det var signifikant forskjell mellom *P. niger* og *P. melanarius*, samt mellom *P. niger* og *S. erythropterus*. Dette gjelder for når

resultatene for andel predert og andel konsumert blir brukt. Av rådataene (vedlegg 7.5 og 7.10) og tabellene 4.1 og 4.2 kan vi se at *P. niger* prederer og konsumerer flere egg og juvenile enn *P. niger* og *S. erythropterus*. Når predasjonsindeksene ble brukt viste det at denne arten også er signifikant forskjellig fra *C. nemoralis*.

P. niger er en større art enn *P. melanarius*, og i Norge og Skandinavia er den også noe mer utbredt enn *P. melanarius*. I mine forsøk kan det se ut som denne arten er en mer betydelig predator på snegler enn *P. melanarius*. Det er gjort få forsøk med *P. niger* som predator på snegler og ingen av disse viste at denne arten prederte mer enn *P. melanarius*. Flere forsøk kreves, spesielt i felt, for å kunne si noe om denne arten vil kunne være en betydelig sneglepredator. Jeg vil likevel anta at denne arten vil kunne være like effektiv til å predere snegler som *P. melanarius* har vist seg å være

5.6.5 *S. erythropterus*

Staphylinidae (rovbiller) er en svært stor gruppe med arter som kan antas å ha et større spekter av fødevalg enn noen andre grupper av Coleoptera (Symondson 2004). Det er svært få forsøk gjort når det gjelder predasjon på snegler av rovbiller, og jeg har ikke funnet noe litteratur om *S. erythropterus*. Tod (1973) undersøkte mageinnholdet til flere arter biller og fant sneglerester hos tre ulike arter av rovbiller. Også nyere studier har vist at rovbiller kan inneholde rester fra snegler og egg (Mendis 1997 sitert i Symondson 2004).

Av resultatene kan vi se at *S. erythropterus* både prederte og konsumerte *A. lusitanicus* egg og juvenile. Resultatene for de ikke-parametriske modellene viste at det var signifikant forskjell mellom *S. erythropterus* og *P. niger*. Dette var gjeldene for alle de tre utregningsmåtene (predert, konsumert og PI). Resultatene for *S. erythropterus* kan sammenlignes med resultatene for *P. melanarius*, da også denne arten kom likt ut for sammenligningene med *P. niger*. At *S. erythropterus* prederte, konsumerte og fikk lavere predasjonsindeksverdier enn *P. niger* forklarer hvorfor det er signifikant forskjell mellom disse to artene (figur 4.1 og 4.2)

Andel predert og andel konsumert har samme gjennomsnitt som de respektive medianene (figur 4.1), noe som kan tyde på at resultatene stemmer godt med hvordan arten er som

predator på snegler. Jeg må uansett være forsiktig med å gjøre resultatene skråsikre, siden jeg også for denne arten har gjort få replikater ($n = 12$).

5.7 Biller som biologisk kontroll på snegler

De siste årene har det blitt en økt forståelse blant jordbrukere at bruk av sprøytemidler i mange sammenhenger kan være mer til skade enn til nytte. Sprøytemidler er svært dyre, og samtidig kan bruken føre til resistens blant ugress og skadedyr, samt til sekundære skadedyrproblemer (Begon *et al.* 1996, Symondson *et al.* 2002b). Et alternativ til sprøytemidler kan være bruk av ulike dyr til biologisk kontroll. Det mest vanlige har vært å bruke spesialistpredatorer eller parasitoider (Murdoch 1985).

Flere felteksperimenter indikerer at tilstedeværelse av løpebiller kan begrense og redusere sneglepopulasjoner (Burn & Lister 1988, Bohan *et al.* 2000, Symondson 1993, Symondson *et al.* 1996 & 2002a). Biller beveger seg til foretrukket område i respons til mikroklima, substratkaraktistikker, vegetasjonsstruktur og avstand fra skjulesteder (Thiele 1977).

Det er svært kostbart å avle opp biller i laboratoriet for å sette billene ut etterpå. Dette er fordi de fleste biller har langsom vekst og er svært kannibalistiske på larvestadiet og det trengs derfor spesielle kulturteknikker for å håndtere de (Symondson 2004). Dersom biller skal være et effektivt element i biologisk bekjempelse av snegler i landbruket, må forvaltningen av den dyrkede jorden følge noen faktorer, for å øke tettheten av generalistpredatorer. Dette er for eksempel å redusere forstyrrelser i øvre jordlaget som for eksempel ved plogging, redusere bruk sprøytemidler, spesielt i den perioden billene har høyest aktivitet og skape habitatsdiversitet med for eksempel å plante rader av gress i åkeren som gir skjul til billene (Kromp 1999).

I følge Murdoch *et al.* (1985) må en effektiv naturlig fiende være byttespesifikk, ha høy søkeeffektivitet, høy reprodutiv kapasitet, og overleve i samme miljø som byttedyret. Dette er mest relevant for spesialistparasitter og predatorer.

Det er omdiskutert om man skal bruke spesialister eller generalister. Spesialister har gjennom adaptasjoner fått gode egenskaper til å finne deres spesifikke bytte og vil ikke bli påvirket av tilstedeværelse av alternativt bytte. Dette kan derimot være både negativt og positivt for generalist predatorer. Tilstedeværelse av alternativt bytte kan rett og slett gjøre at generalistene blir i området når skadedyrpopulasjonen er lav (Murdoch *et al.* 1985). Forsøk

har vist at generalistpredatorer effektivt kan redusere populasjoner av skadedyr (Sunderland 2002, Sunderland *et al.* 1997, Ekbom *et al.* 1992).

Sneglenes forsvarsstrategi mot predatorer er å skille ut slim. Det er to faktorer som er viktige hos billene for å overkomme dette forsvaret: predatorstørrelse (Ayre 2001, Tod 1973) og angrepsstrategi (Pakarinen 1994). Tod (1973) fant en sterk korrelasjon mellom billestørrelse og deres konsum av snegler, som hun konkluderte med å være et produkt av økt størrelse og styrke, sterkere munnleder og muligheten for å dekke større områder for leting etter mat. Mindre biller som inneholdt sneglesubstanser var antatt å ha vært sultne. Pakarinen (1994) fant at flere *Carabus* arter drepte snegler med et rask bit til hodet, ved da å paralysere sneglen før mengder av slim ble frigitt.

Det har også blitt undersøkt om snegler kan være giftige for biller og andre predatorer. Symondson (1997) fant at 50 % av *P. melanarius* som prederte på *Tandonia budapestensis* (Hazay) døde innen to dager. De som derimot prederte på *D. reticulatum* levde i beste velgående. Schroeder *et al.* (1999) isolerte forsvarsstoffet miriamin fra *A. lusitanicus* egg i sine forsøk, og fant ut at dette stoffet gjorde at billen *Harmonia axyridis* (Pallas) da unngikk å predere disse billene. Oberholzer og Frank (2003) fant derimot ut at *P. melanarius* prederte *A. lusitanicus* egg uten å ta skade av det. Også mine forsøk viser at flere arter prederer *A. lusitanicus* egg. Dersom Shroeder *et al.* (1999) har rett i sine forsøk, er det flere bille arter som ikke reagerer på forsvarsstoffet miriamin.

Hvordan biller kan oppdage at snegler finnes i et område er diskutert ved flere anledninger. Wheather (1989) fant ut at flere arter biller brukte kjemoreserptorer, som de har på palpene, til å følge spor etter snegler. Billene orienterte seg signifikant mer der det var slim fra snegler enn der det ikke var det. Denne forskjellen vist ikke da palpene ble smurt inn med glyserol. Lignende resultat er vist ved flere forsøk (Digweed 1994, Symondson 1993, Symondson & Liddell 1993, Symondson *et al.* 1996, McKemey *et al.* 2004).

Flere forsøk har som sagt vist at en billepredator kan redusere sneglepopulasjoner. Symondson *et al.* (2002a) undersøkte både populasjoner av biller (*P. melanarius*) og snegler (*D. reticulatum*) populasjoner i fem år og fant at det var en sterk korrelasjon mellom mengde sneglerester i billenes mageinnhold og antall snegler i jorden, noe som indikerte at snegler var en viktig del av billenes diett. Også forandringen i billepopulasjonen fra år til år var sterkt

relatert til både antall snegler og mengde snegler i billenes mageinnhold. I områdene der flere biller hadde predert og konsumert snegler, var det flere biller året etter. En annen effekt var at antall snegler var sterkt redusert i områder der det hadde vært mange biller året før. Dette forsøket ga en sterk indikator på at biller kan være en betydelig predator på sneglepopulasjoner. Dette er til tross for at billene som vanligvis er predatorer på snegler, er generalister og også kan benytte seg av annet alternativ føde som befinner seg i jorden.

For å kunne drive biologisk bekjempelse med bruk av biller mot snegler må flere faktorer ligge til rette (se over), og biller må ses på som en av flere komponenter i den totale komplekse massen av naturlige fiender som finnes i et jordbrukssamfunn (Sunderland 1997).

5.8 Konklusjon

Mine resultat har vist at fire av fem billearter prederte en stor andel av *A. lusitanicus* som ble tilbudt. *P. niger* viste seg som en spesielt betydningsfull predator, som prederte og konsumert mesteparten av det den ble servert. Sammen med *P. melanarius* viste også *P. niger* at den var i stand til å predere snegler i miniplotforsøket. Artene prederte signifikant mindre enn i petriskålforsøkene, noe som også var forventet, da billene må bruke mye mer tid til å søke byttet, og da de juvenile sneglene, i et slikt forsøk. Det kreves flere forsøk for å se hvordan artene som jeg brukte i mine forsøk fungerer som predatorer på snegler, ved større vektklasser av *A. lusitanicus*, samt i naturen.

På grunn av store kostnader er det lite potensial i å fostre biller for å sette ut, slik som det kan gjøres med nematoder og parasittoider, dette fordi de fleste biller er kannibalistiske på larvestadiet og fordi forplantningshastigheten er lav. Hvis biller skal være effektive til å redusere snegler i jordbruket, må praksisen med hvordan jorden behandles forandre seg, slik at det tilrettelegges for at flere biller finner jordbruksområdene som gode habitater.

6 Litteratur

Litteratur merket med * er ikke lest i original tekst, men er sitat etter andre forfattere.

Asteraki, E. J. (1993). "The potential of carabid beetles to control slugs in grass/clover swards." Entomophaga **38**: 193-198.

Ayre, K. (1995). Evaluation of carabid beetles as predators of slugs in arable land, University of Newcastle upon Tyne. **Ph.D***.

Ayre, K. (2001). "Effect of predator size and temperature on the predation of *Deroceras reticulatum* (Muller) (Mollusca) by carabid beetles." Journal of Applied Entomology **125**: 389-395.

Ayre, K. & G. R. Port (1996). "Carabid beetles recorded feeding on slugs in arable fields using ELISA." *Slug and snail pests in agriculture*. British Crop Protection Council Symposium Proceedings No. 66: 411-418.*

Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend (1996). Ecology, Blackwell Science. 1068 s.

Bohan, D. A., A. C. Bohan & W. O. C. Symondson (2000). "Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs." Journal of Animal Ecology **69**: 367-379.

Burn, A. J. & A. Lister (1988). "Activity patterns in an Antarctic arthropod community." British Antarctic Survey Bulletin **78**: 43-48.

Chapman, R. B., A. S. Simeonidis & J. T. Smith (1997). "Evaluation of metallic green ground beetle as a predator of slugs". Proceedings, 50th New Zealand plant protection conference, Pasture pests and beneficial.*

- DeBach, P. (1946). "An insecticidal check method for measuring the efficacy of entomophagous insects." Journal of Economic Entomology **39**: 695-697*.
- Deleskamp, K. (1930). "Biologische Studien über *Carabus nemoralis* Müller." Zoological Morphology & Ecology **19**: 1-58*.
- Digweed, S. C. (1994). "Detection of mucus-producing prey by *Carabus nemoralis* and *Scaphinotus marginatus* (Coleoptera: Carabidae)." The Coleopterists Bulletin **48**: 361-369.
- Dolmen, D. & K. Winge (1997). "Boasneglen (*Limax maximus*) og Iberiasneglen (*Arion lucitanicus*) i Norge; utbredelse, spredning og skadevirkninger." Vitenskapsmuseet rapport zoologisk serie **4**: 4-24.
- Dunn, O.J. (1964). Multiple contrasts using rank sums. Technometrics **6**: 241-252.*
- Ehler, L. E. (1977). "Natural enemies of cabbage looper on cotton in the San Joaquin valley." Hilgardia **45**: 73-106.
- Ekbom, B., S. Wiktelius & P.A. Chiverton (1992). "Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid in spring cereals?" Entomologia Experimentalis et Applicata **65**: 215-223.
- Ernsting, G. & D. C. van der Werf (1988). "Hunger, partial consumption of prey and prey size choice in a carabid beetle." Ecological entomology **13**: 155-164.
- Frank, T. (1998). "Slug damage and numbers of the slug pests, *Arion lusitanicus* and *Deroceras reticulatum*, in oilseed rape grown beside sown wildflower strips." Agriculture, Ecosystems and Environment **67**: 67-78.

- Grimm, B. & W. Paill (2001). "Spatial distribution and home-range of the pest slug *Arion lusitanicus* (Mollusca: Pulmonata)." Acta Oecologica **22**: 219-227.
- Grimm, B., W. Paill & H. Kaiser (2000). "Daily activities of the pest slug *Arion lusitanicus*." Journal of Molluscan Studies **66**: 125-130.
- Harper, G. L., R. A. King, C. S. Dodd, J. D. Harwood, D. M. Glen, M. W. Bruford & W. O. C Symondson (2005). "Rapid screening of invertebrate predators for multiple prey DNA targets." Molecular Ecology **14**: 815-827.
- Hastie, T. J. & R. J. Tibshirani (1990). Generalized additive models. London, Chapman & Hall.
- Hengeveld, R. (1980). "Food specialization in ground beetles; an ecological or a phylogenetic process? (Coleoptera, Carabidae)." Netherlands journal of zoology **30**: 585-594.
- Hofsvang, T. (2003). "Snegler som skadedyr på planter." Grønn kunnskap **7**: 10 s.
- Holt, R. D. & J. H. Lawton (1994). "The ecological consequences of shared natural enemies." Annual Review of Ecological Systematics **25**: 197-229.
- Johansen, J. P. (1914). Danmarks rovbiller. København, Bianco lunos bogtrykkeri. 660 s.
- Kozłowski, J. (2000). "Reproduction of *Arion lusitanicus* Mabille, 1868 (Gastropoda: Pulmonata: Arionidae) introduced in Poland." Folia Malacologica **8**: 87-94.
- Kromp, B. (1999). "Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement." Agriculture, Ecosystems and Environment **74**: 187-228.

- Kruskal, W. H. & W. A. Wallis (1952). "Historical notes on the Wilcoxon unpaired two-sample test." Journal of American statistic association **52**: 356-360.
- Lindroth, C. H. (1985). "The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark 1". Fauna Entomologica Scandinavica. **15**: 1-225
- Lindroth, C. H. (1986). "The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark 2". Fauna Entomologica Scandinavica. **15**: 226-497.
- Mair, J. & G. R. Port (2001). "Predation on the slug *Deroceras reticulatum* by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* in the presence of alternative prey." Agricultural and Forest Entomology **3**: 169-174.
- Mair, J. & G. R. Port (2002). "The influence of mucus production by the slug, *Deroceras reticulatum*, on predation by *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis*". Biocontrol Science and Technology. **11**: 83-93.
- McKemey, A. R., D. M. Glen & W. O. C. Symondson (2004). "How does a carabid predator find aggregations of slugs in the field? Electroantennograms and behavioural assays suggest chemical cues." Bulletin of Entomological Research **94**: 235-244.
- McKemey, A. R., W. O. C. Symondson & D. M. Glen (2003). "Predation and prey size choice by the carabid beetle *Pterotichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae): the dangers of extrapolating from laboratory to field." Bulletin of Entomological Research **93**: 227-234.
- McKemey, A. R., W. O. C. Symondson, D. M. Glen & P. Brain (2001). "Effects of slug size on predation by *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae)." Biocontrol Science and Technology **11**: 81-91.

- Mendis, V. W. (1997). A study of slug eggs predation using immunological techniques, Cardiff University. **Ph.D.***.
- Murdoch, W. W., J. Chesson & P. L. Chesson (1985). "Biological control in theory and practice." The American Naturalist **125**: 344-366.
- Oberholzer, F., N. Escher & T. Frank (2003). "The potential of carabid beetles (Coleoptera) to reduce slug damage to oilseed rape in the laboratory." European Journal of Entomology **100**: 81-85.
- Oberholzer, F. & T. Frank (2003). "Predation by the Carabid Beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cuprus* on Slugs and Slug Eggs." Biocontrol Science and Technology **13**: 99-110.
- Paill, W. (2004). "Slug feeding in the carabid beetle *Pterostichus melanarius*: seasonality and dependence on prey size." Journal of Molecular Studies **70**: 203-205.
- Pakarinen, E. (1994). "The importance of mucus as a defence against carabid beetles by the slugs *Arion lusitanicus* and *Deroeras reticulatum*." Journal of Molluscan Studies **60**: 149-155.
- Pedersen, T. N. (1986). Et økologisk studium av carabider (Coleoptera) på kulturmark i Øygarden, Hordaland. Upublisert cand. scient grad. Universitetet i Bergen: 64s.
- Penney, M. M. (1966). "Studies on certain aspects of the ecology of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae)." Journal of Animal Ecology **35**: 505-512*.
- Schroeder, F. C., A. Gonzalez, T. Eisner & J. Meinwald. (1999). "Miriamin, a defence diterpene from the eggs of a land snail (*Arion* sp.)." Proceedings of the National Academy of Sciences USA **96**: 13629-13625.

South, A. (1992). Terrestrial slugs - biology, ecology and control. London, Chapman & Hall. 428 s.

Sunderland, K. D. (2002). Invertebrate pest control of slugs by carabids. The agroecology of Carabid beetles. J. Holland (ed.). Hanover, Thornton Heath. s. 295-300.

Sunderland, K. D., J. A. Axelsen, K. Dromph, B. Freier & J. L. Hemptinne (1997). "Pest control by a community of natural enemies." Acta Jutlandica **72**: 271-326.

Symondson, W. O. C. (1993). "The effects of crop development upon slug distribution and control by *Abax parallelepipedus* (Coleoptera: Carabidae)." Annual applied Biology **123**: 449-457.

Symondson, W. O. C. (1997). "Does *Tandibua bydaoestebus* (Mollusca: Pulmonata) contain toxins? Evidence from feeding trials on the slug predator *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae)." Journal of Molluscan Studies **7**: 457-465.

Symondson, W. O. C. (2004). Coleoptera (Carabidae, Staphylinidae, Lampyridae, Drilidae and Silphidae) as predator of terrestrial gastropods. I: G. M Barker (ed.): Natural enemies of terrestrial molluscs. CAB International. s 37-84.

Symondson, W. O. C., D. M. Glen, A. R. Ives, C. J. Langdon & C. W. Whiltshire (2002a). "Dynamics of the relationship between a generalist predator and slugs over five years." Ecology **83**: 137-147.

Symondson, W. O. C., D. M. Glen, C. W. Whiltshire, C. J. Langdon & J. E. Lidell (1996). "Effects of cultivation techniques and methods of straw disposal on predation by *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) upon slugs (Gastropoda: Pulmonata) in an arable field." The Journal of Applied Ecology **33**: 741-753.

- Symondson, W. O. C. & J. E. Liddell (1993). "The detection of predation by *Abax parallelepipedus* and *Pterostichus madidus* (Coleoptera: Carabidae) on Mollusca using a quantitative ELISA." Bulletin of Entomological Research **83**: 641-647.
- Symondson, W. O. C. & J. E. Liddell (1996). "A species-specific monoclonal antibody system for detecting the remains of field slugs, *Deroceras reticulatum* (Muller) (Mollusca: Pulmonata), in carabid beetles (Coleoptera: Carabidae)." Biocontrol Science and Technology. **6**: 91-99.
- Symondson, W. O. C., K. D. Sunderland & M. H. Greenstone (2002b). "Can generalist predators be effective biocontrol agents?" Annual Review of Entomology **47**: 561-594.
- Terney, O. (1998). "Spansk Skovsnegl alias Dræbersneglen." Bio-Nyt **104**: 3-22.
- Thiele, H. U. (1977). Carabid beetles in their environments. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, New York. 369 s.
- Tod, M. E. (1973). "Notes on beetle predators of molluscs." The Entomologist **106**: 196-201.
- Tomasgård, T. (2005). Populasjonsdynamikk, næringspreferansar og reproduksjon/vekst hjå snilen *Arion lusitanicus* Mabilie 1868. Upublisert cand. scient oppgave. Universitetet i Bergen. 90 s.
- von Proschwitz, T. (1992). "Spanska skogssnigeln -*Arion lusitanicus* - en art i snabb spridning med människan i Sverige." Göteborgs Naturhistoriska Museums årstryck 1992 s. 35-42.
- von Proschwitz, T. (1996). "Utbredning och spridning av spansk skogssnigel (*Arion lusitanicus* Mabilie) och röd skogssnigel (*Arion rufus* (L.)) – en oversikt av utveclingen i Sverige." Göteborgs Naturhistoriska Museums årstryck 1996 s. 27-39.

von Proschwitz, T. and K. Winge (1994). "Iberiskogsnekl - en art på spredning i Norge." Fauna **47**: 195-203.

Wheater, C. P. (1989). "Prey detection by some predatory coleopteran (Carabidae and Staphylinidae)." Journal of Zoology **218**: 171-185.

Yee, T. W. and N. D. Mitchell (1991). "Generalized additive models in plant ecology." Journal of Vegetation Science **2**: 587-602.

Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ, USA.

7 Vedlegg

Vedlegg 7.1. Utregningskript for ikke-parametriske sammenligninger med data med ulike innsamlingsstørrelse (Zar 1999, s. 225). Artene: cnem: *C. nemoralis*; pmel: *P. melanarius*; pnig: *P. niger*; sery: *S. erythropterus*.

Rådata for hver art:

```
cnem<-c(0.80,1.00,1.00,0.07,1.00,0.40,0.92,1.00,1.00,0.10,1.00,1.00,1.00,0.90,1.00,1.00,0.90,0.90,0.53,0.40,0.40)
pmel<-c(0.60,0.80,0.80,0.80,0.93,0.80,0.75,0.75,1.00,0.70,1.00,1.00)
pnig<-c(0.90,1.00,0.73,1.00,1.00,1.00,1.00,1.00,1.00,1.00,1.00,1.00,1.00,0.60,1.00,1.00,1.00,1.00)
sery<-c(0.90,0.83,1.00,1.00,0.87,1.00,0.80,0.87,0.60,0.67,0.80,0.30)
```

Utregningsstript:

```
data<-c(sery,cnem,pnig,pmel)

#data<-read.table("Rdata/nemenyi.txt",header=T,fill =T)
rank(data)
var.n1=length(sery)
var.R1<-sum(rank(data)[1:var.n1])
var.n1
var.R1
var.n2=length(cnem)
var.R2<-sum(rank(data)[(1+var.n1):(var.n1+var.n2)])
var.n2
var.R2
var.n3=length(pnig)
var.R3<-sum(rank(data)[(1+var.n1+var.n2):(var.n1+var.n2+var.n3)])
var.n3
var.R3
var.n4=length(pmel)
var.R4<-sum(rank(data)[(1+var.n1+var.n2+var.n3):(var.n1+var.n2+var.n3+var.n4)])
var.n4
var.R4
var.N<-length(data)
var.H<-((var.R1^2/var.n1)+(var.R2^2/var.n2)+(var.R3^2/var.n3)+(var.R4^2/var.n4))*12/(var.N*(var.N+1))-
3*(var.N+1)

#Number of groups with tied ranks = var.m = ? --- skriv sort(rank(data)) og skriv in tied ranks i formelen for var.t
under, det er like mange ledd i formelen som var.m.

#> sort(rank(data))
#1.0 2.0 3.0 5.0 5.0 5.0 7.0 9.0 9.0 9.0 11.0 12.0 13.0 14.5 14.5 19.0 19.0 19.0 19.0 19.0 19.0 23.0
#24.5 24.5 28.0 28.0 28.0 28.0 28.0 31.0 32.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0
48.0
#48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0 48.0

#antall grupper med tied ranks =m=7

var.t<-((3^3-3)+(3^3-3)+(2^3-2)+(7^3-7)+(2^3-2)+(5^3-5)+(31^3-31))
var.t
#var.t=30276

## Sammenligning mellom S. erythropterus og C. nemoralis
# Standard Error for sery and cnem:
var.na<-length(sery)
var.nb<-length(cnem)

var.SE<-sqrt(((var.N*(var.N+1)/12)-((var.t)/(12*(var.N-1))))*((1/var.na)+(1/var.nb)))
var.SE
```

```
# Difference between sery and cnem:
var.diff<- (var.R1/var.n1)-(var.R2/var.n2)
var.diff
```

```
var.Q<-var.diff/var.SE
var.Q
```

```
# Compare with "Critical values of Q for nonparametric Multiple comparison Testing" Table B-15 App B Zar.
# If var.Q is lower then Q(alpha, k), then accept H-0.
```

Sammenligning mellom *S. erythropterus* og *P. niger*

```
Standard Error for sery and pnig:
```

```
var.na<-length(sery)
var.nb<-length(pnig)
```

```
var.SE<-sqrt(((var.N*(var.N+1)/12)-((var.t)/(12*(var.N-1))))*((1/var.na)+(1/var.nb)))
var.SE
```

```
# Difference between sery and pnig:
```

```
var.diff<- (var.R1/var.n1)-(var.R3/var.n3)
var.diff
```

```
var.Q<-var.diff/var.SE
var.Q
```

Sammenligning mellom *S. erythropterus* og *P. melanarius*

```
# Standard Error for sery and pmel:
```

```
var.na<-length(sery)
var.nb<-length(pmel)
```

```
var.SE<-sqrt(((var.N*(var.N+1)/12)-((var.t)/(12*(var.N-1))))*((1/var.na)+(1/var.nb)))
var.SE
```

```
# Difference between sery and pmel:
```

```
var.diff<- (var.R1/var.n1)-(var.R4/var.n4)
var.diff
```

```
var.Q<-var.diff/var.SE
var.Q
```

Sammenligning mellom *C. nemoralis* og *P. niger*

```
# Standard Error for cnem and pnig:
```

```
var.na<-length(cnem)
var.nb<-length(pnig)
```

```
var.SE<-sqrt(((var.N*(var.N+1)/12)-((var.t)/(12*(var.N-1))))*((1/var.na)+(1/var.nb)))
var.SE
```

```
# Difference between cnem and pnig:
```

```
var.diff<- (var.R3/var.n3)-(var.R2/var.n2)
var.diff
```

```
var.Q<-var.diff/var.SE
var.Q
```

Sammenligning mellom *C. nemoralis* og *P. melanarius*

```
# Standard Error for cnem and pmel:
```

```
var.na<-length(cnem)
var.nb<-length(pmel)
```

```
var.SE<-sqrt(((var.N*(var.N+1)/12)-((var.t)/(12*(var.N-1))))*((1/var.na)+(1/var.nb)))
var.SE
```

```
# Difference between cnem and pmel:
```

```
var.diff<- (var.R4/var.n4)-(var.R2/var.n2)
```

```
var.diff
```

```
var.Q<-var.diff/var.SE
```

```
var.Q
```

```
## Sammenligning mellom P. niger og P. melanarius
```

```
# Standard Error for sery and pnig:
```

```
var.na<-length(pnig)
```

```
var.nb<-length(pmel)
```

```
var.SE<-sqrt(((var.N*(var.N+1)/12)-((var.t)/(12*(var.N-1))))*((1/var.na)+(1/var.nb)))
```

```
var.SE
```

```
# Difference between pnig and pmel:
```

```
var.diff<-((var.R3/var.n3)-(var.R4/var.n4))
```

```
var.diff
```

```
var.Q<-var.diff/var.SE
```

```
var.Q
```


Vedlegg 7.2. Rådata for *C. nemoralis*, tabellen viser andel predert for hvert individ. Forsøksnr: Hvert individ ble brukt i tre forsøk, 1, 2 eller 3. Egg tilbudt: Antall egg individet ble tilbudt. Juv tilbudt: Antall juvenile snegler individet ble tilbudt. Egg predert: Antall egg individet prederte. Juv predert: Antall juvenile snegler individet prederte. PI: Predasjonsindeks

Individnr	Forsøksnr	Egg tilbudt	Juv tilbudt	Egg predert	Juv predert	Andel egg predert	Andel juv predert	PI
29	1	10	0	8	0	0,8	-	0,57
29	2	10	0	10	0	1	-	0,71
29	3	5	5	5	5	1	1	0,71
31	1	10	5	1	0	0,1	0	0,06
31	2	15	0	15	0	1	-	0,87
31	3	0	10	0	4	-	0,4	0,28
35	2	10	3	9	3	0,9	1	0,74
35	3	10	0	10	0	1	-	0,71
37	2	10	3	10	3	1	1	0,81
37	3	10	0	1	0	0,1	-	0,07
51	1	10	0	10	0	1	-	0,71
51	2	5	5	5	5	1	1	0,71
53	1	5	5	5	5	1	1	0,71
53	2	5	5	4	5	0,8	1	0,64
53	3	5	5	5	5	1	1	0,71
55	1	5	5	5	5	1	1	0,71
55	2	10	0	9	0	0,9	-	0,64
55	3	10	0	9	0	0,9	-	0,64
57	1	10	5	3	5	0,3	1	0,46
57	2	10	0	4	0	0,4	-	0,28
57	3	10	0	4	0	0,4	-	0,28

Vedlegg 7.3. Rådata for *N. brevicollis*, tabellen viser andel predert for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.2.

Individnr	Forsøksnr	Egg		Juv		Andel egg		Andel juv		PI
		tilbudt	tilbudt	predert	predert	predert	predert	predert	predert	
1	1	10	0	0	0	0	-	0,00		
1	2	10	3	3	0	0,3	0	0,00		
1	3	5	0	0	0	0	-	0,10		
3	1	10	0	0	0	0	-	0,14		
3	2	10	3	3	0	0,3	0	0,06		
3	3	5	0	0	0	0	-	0,00		
5	1	5	5	5	0	1	0	0,07		
15	3	10	5	5	0	0,5	0	0,00		
17	1	10	0	0	0	0	-	0,00		
17	3	5	5	5	0	1	0	0,00		
19	1	10	0	0	0	0	-	0,00		
19	2	10	0	0	0	0	-	0,00		
19	3	10	0	0	0	0	-	0,00		
23	1	10	0	0	0	0	-	0,00		
23	3	10	0	0	0	0	-	0,00		
25	1	10	0	0	0	0	-	0,21		
25	2	10	0	0	0	0	-	0,00		
25	3	10	0	0	0	0	-	0,07		
41	1	15	0	0	0	0	-	0,00		
41	2	5	0	0	0	0	-	0,00		
41	3	10	0	0	0	0	-	0,14		
43	1	15	0	0	0	0	-	0,00		
43	2	5	0	0	0	0	-	0,10		
43	3	10	0	0	0	0	-	0,00		
45	1	15	0	0	0	0	-	0,00		
45	2	5	0	0	0	0	-	0,10		
45	3	10	0	0	0	0	-	0,21		

Vedlegg 7.4. Rådata for *P. melanarius*, tabellen viser andel predert for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.2.

Individnr	Forsøksnr	Egg tilbudt	Juv tilbudt	Egg predert	Juv predert	Andel egg predert	Andel juv predert	PI
9	1	10	0	6	0	0,6	-	0,42
9	2	10	0	8	0	0,8	-	0,57
9	3	10	0	8	0	0,8	-	0,57
69	2	15	0	12	0	0,8	-	0,69
73	2	15	0	14	0	0,93	-	0,81
75	2	15	0	12	0	0,8	-	0,69
73	3	10	10	10	5	1	0,5	0,75
75	3	10	10	5	10	0,5	1	0,75
69	1	0	10	0	10	-	1	0,71
71	1	0	10	0	7	-	0,7	0,49
73	1	0	10	0	10	-	1	0,71
75	1	0	10	0	10	-	1	0,71

Vedlegg 7.5. Rådata for *P.niger*, tabellen viser andel predert for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.2.

Individnr	Forsøksnr	Egg tilbudt	Juv tilbudt	Egg predert	Juv predert	Andel egg predert	Andel juv predert	PI
13	1	10	0	9	0	0,9	-	0,64
39	3	10	0	10	0	1	-	0,71
59	2	15	0	11	0	0,73	-	0,64
61	2	15	0	15	0	1	-	0,87
63	2	15	0	15	0	1	-	0,87
65	2	15	0	15	0	1	-	0,87
67	2	15	0	15	0	1	-	0,87
39	2	5	5	5	5	1	1	0,71
13	3	10	5	10	5	1	1	0,87
61	3	10	10	10	10	1	1	1,00
63	3	10	10	10	10	1	1	1,00
65	3	10	10	10	10	1	1	1,00
67	3	10	10	10	10	1	1	1,00
59	1	0	10	0	6	-	0,6	0,42
61	1	0	10	0	10	-	1	0,71
63	1	0	10	0	10	-	1	0,71
65	1	0	10	0	10	-	1	0,71
67	1	0	10	0	10	-	1	0,71

Vedlegg 7.6. Rådata for *S. erythropterus*, tabellen viser andel predert for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.2.

Individnr	Forsøksnr	Egg tilbudt	Juv tilbudt	Egg predert	Juv predert	Andel egg predert	Andel juv predert	PI
7	1	10	0	9	0	0,9	-	0,64
7	2	15	3	12	3	0,8	1	0,79
7	3	10	5	10	5	1	1	0,87
11	1	5	3	5	3	1	1	0,63
11	2	10	5	9	4	0,9	0,8	0,75
21	1	5	5	5	5	1	1	0,71
33	1	10	5	8	4	0,8	0,8	0,69
33	2	15	0	13	0	0,87	-	0,75
33	3	0	10	0	6	-	0,6	0,42
47	1	15	0	10	0	0,67	-	0,58
49	1	10	10	6	10	0,6	1	0,80
49	2	0	10	0	3	-	0,3	0,21

Vedlegg 7.7. Rådata for *C. nemoralis*, tabellen viser konsum for hvert individ. Mg egg tilbudt: Vekt (mg) egg tilbudt til hvert individ. Mg juv tilbudt: Vekt (mg) juvenile snegler tilbudt til hvert individ. Egg: Antall egg konsumert fordelt i hver konsumkategori (0-4, se tabell 3.2). Mg egg konsumert: Til sammen vekt (mg) av egg konsumert for hvert individ. Juv: Antall juvenile snegler konsumert fordelt i hver konsumkategori (0-4). Mg juv konsumert: Til sammen vekt (mg) av juvenile snegler konsumert for hvert individ.

Bille nr	Forsøk nr	Egg tilbudt	Mg egg tilbudt	Juv tilbudt	Mg juv tilbudt	Egg					Mg egg konsumert	Juv					Mg juv konsumert	Andel egg konsumert	Andel juv konsumert
						0	1	2	3	4		0	1	2	3	4			
29	1	10	310	0	0	2	2	0	2	4	186,00	0	0	0	0	0	-	0,60	-
29	2	10	310	0	0	0	1	2	1	6	248,00	0	0	0	0	0	-	0,80	-
29	3	5	155	5	95	0	0	0	2	3	139,50	0	0	0	0	5	95,00	0,90	1,00
31	1	10	310	5	95	9	1	0	0	0	7,750	5	0	0	0	0	0	0,03	0,00
31	2	15	465	0	0	0	2	3	4	6	341,00	0	0	0	0	0	-	0,73	-
31	3	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	6	1	1	0	2	52,30	-	0,28
35	2	10	310	3	57	1	5	0	0	4	162,75	0	0	0	0	3	57,00	0,53	1,00
35	3	10	310	0	0	0	1	0	2	7	271,25	0	0	0	0	0	-	0,88	-
37	2	10	310	3	57	0	1	2	3	4	232,50	0	0	0	0	3	57,00	0,75	1,00
37	3	10	310	0	0	1	1	0	0	8	255,75	0	0	0	0	0	-	0,83	-
51	1	10	310	0	0	0	1	1	0	9	302,25	0	0	0	0	0	-	0,98	-
51	2	5	155	5	95	0	0	0	0	5	155,00	0	0	0	0	5	95,00	1,00	1,00
53	1	5	155	5	95	0	0	0	0	5	155,00	0	0	0	0	5	95,00	1,00	1,00
53	2	5	155	5	95	1	0	0	0	4	124,00	0	0	0	0	5	95,00	0,80	1,00
53	3	5	155	5	95	1	0	0	0	4	124,00	0	0	0	0	5	95,00	0,80	1,00
55	1	5	155	5	95	0	1	0	0	4	131,75	0	0	0	0	5	95,00	0,85	1,00
55	2	10	310	0	0	1	1	0	8	0	193,75	0	0	0	0	0	-	0,63	-
55	3	10	310	0	0	1	1	0	5	3	217,00	0	0	0	0	0	-	0,70	-
57	1	10	310	5	95	7	0	0	2	1	77,50	0	0	0	0	5	95,00	0,25	1,00
57	2	10	310	0	0	6	1	0	0	3	100,75	0	0	0	0	0	-	0,33	-
57	3	10	310	0	0	6	1	0	0	3	100,75	0	0	0	0	0	-	0,33	-

Vedlegg 7.8. Rådata for *N. brevicollis*, tabellen viser konsum for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.7.

Bille nr	Forsøk nr	Egg tilbudt	Mg egg tilbudt	Juv tilbudt	Mg juv tilbudt	Egg					Mg egg konsumert	Juv					Mg juv konsumert	Andel egg konsumert	Andel juv konsumert
						0	1	2	3	4		0	1	2	3	4			
1	1	10	310	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00	-
1	2	10	310	3	57	10	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0,00	0,00
1	3	5	155	0	0	4	0	0	0	1	31,00	0	0	0	0	0	-	0,20	-
3	1	10	310	0	0	8	1	1	0	0	23,25	0	0	0	0	0	-	0,08	-
3	2	10	310	3	57	9	1	0	0	0	7,75	3	0	0	0	0	0	0,03	0,00
3	3	5	155	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
5	1	5	155	5	95	4	0	1	0	0	15,50	5	0	0	0	0	0	0,10	0,00
15	3	10	310	5	95	10	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0,00	0,00
17	1	10	310	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
17	3	5	155	5	95	5	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0,00	0,00
19	1	10	310	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
19	2	10	310	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
19	3	10	310	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
23	1	10	310	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
23	3	10	310	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
25	1	10	310	0	0	7	0	0	1	2	85,25	0	0	0	0	0	-	0,28	-
25	2	10	310	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
25	3	10	310	0	0	9	0	1	0	0	15,5	0	0	0	0	0	-	0,05	-
41	1	15	465	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
41	2	5	155	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
41	3	10	310	0	0	8	0	0	0	2	62	0	0	0	0	0	-	0,20	-
43	1	15	465	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
43	2	5	155	0	0	4	0	1	0	0	15,5	0	0	0	0	0	-	0,10	-

43	3	10	310	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
45	1	15	465	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0,00	-
45	2	5	155	0	0	4	1	0	0	0	7,75	0	0	0	0	-	0,05	-
45	3	10	310	0	0	7	1	1	1	0	46,50	0	0	0	0	-	0,15	-

Vedlegg 7.9. Rådata for *P. melanarius*, tabellen viser konsum for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.7.

Bille nr	Forsøk nr	Egg tilbudt	Mg egg tilbudt	Juv tilbudt	Mg juv tilbudt	Egg					Mg egg konsumert	Juv					Mg juv konsumert	Andel egg konsumert	Andel juv konsumert
						0	1	2	3	4		0	1	2	3	4			
9	1	10	310	0	0	4	2	1	0	3	124,00	0	0	0	0	0	-	0,40	-
9	2	10	310	0	0	2	2	1	2	3	170,50	0	0	0	0	0	-	0,55	-
9	3	10	310	0	0	2	0	0	0	8	248,00	0	0	0	0	0	-	0,80	-
69	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	4	3	0	3	104,50	-	0,55
71	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	3	5	0	2	99,75	-	0,53
73	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	7	0	0	3	90,25	-	0,48
73	2	15	465	0	0	1	1	0	1	12	403,00	0	0	0	0	0	-	0,87	-
73	3	10	310	10	190	0	1	0	0	9	286,75	5	0	3	0	2	66,50	0,93	0,35
75	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	8	1	0	1	66,50	-	0,35
75	2	15	465	0	0	3	3	3	1	5	248,00	0	0	0	0	0	-	0,53	-
75	3	10	310	10	190	5	3	0	0	2	85,25	0	1	0	0	9	175,75	0,28	0,93

Vedlegg 7.10. Rådata for *P. niger*, tabellen viser konsum for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.7.

Bille nr	Forsøk nr	Egg tilbudt	Mg egg tilbudt	Juv tilbudt	Mg juv tilbudt	Egg					Mg egg konsumert	Juv					Mg juv konsumert	Andel egg konsumert	Andel juv konsumert
						0	1	2	3	4		0	1	2	3	4			
13	1	10	310	0	0	1	2	1	4	2	186,00	0	0	0	0	0	-	0,60	-
13	3	10	310	5	95	0	0	0	0	10	310,00	0	0	0	0	5	95,00	1,00	1,00
39	2	5	155	5	95	0	1	0	0	4	131,75	0	2	0	0	3	66,50	0,85	0,70
39	3	10	310	0	0	0	2	0	3	5	240,25	0	0	0	0	0	-	0,78	-
59	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	2	4	0	0	4	95,00	-	0,50
59	2	15	465	0	0	4	1	2	4	4	255,75	0	0	0	0	0	-	0,55	-
61	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	10	190,00	-	1,00
61	2	15	465	0	0	0	0	0	0	15	465,00	0	0	0	0	0	-	1,00	-
61	3	10	310	10	190	0	2	1	3	4	224,75	0	2	0	0	8	161,50	0,73	0,85
63	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	9	175,75	-	0,93
63	2	15	465	0	0	0	0	0	0	15	465,00	0	0	0	0	0	-	1,00	-
63	3	10	310	10	190	0	2	2	0	6	232,50	0	2	2	4	2	123,50	0,75	0,65
65	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	10	190,00	-	1,00
65	2	15	465	0	0	0	3	2	5	5	325,50	0	0	0	0	0	-	0,70	-
65	3	10	310	10	190	0	1	1	0	8	271,25	0	1	0	4	5	156,75	0,88	0,83
67	1	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	9	175,75	-	0,93
67	2	15	465	0	0	0	0	0	0	15	465,00	0	0	0	0	0	-	1,00	-
67	3	10	310	10	190	0	0	0	0	10	310,00	0	0	0	0	10	190,00	1,00	1,00

Vedlegg 7.11. Rådata for *S. erythropterus*, tabellen viser konsum for hvert individ. For forklaring av tabell tekst, se vedlegg 7.7.

Bille nr	Forsøk nr	Egg tilbudt	Mg egg tilbudt	Juv tilbudt	Mg juv tilbudt	Egg					Mg egg konsumert	Juv					Mg juv konsumert	Andel egg konsumert	Andel juv konsumert
						0	1	2	3	4		0	1	2	3	4			
7	1	10	310	0	0	1	3	0	2	4	193,75	0	0	0	0	0	-	0,63	-
7	2	15	465	3	57	3	1	3	2	6	286,75	0	0	0	0	3	57,00	0,62	1,00
7	3	10	310	5	95	0	0	0	1	9	302,25	0	2	0	1	2	61,75	0,98	0,65
11	1	5	155	3	57	0	2	2	1	0	69,75	0	1	0	0	2	42,75	0,45	0,75
11	2	10	310	5	95	1	2	1	4	2	186,00	1	0	0	0	4	76,00	0,60	0,80
21	1	5	155	5	95	0	0	1	2	2	124,00	0	0	0	0	5	95,00	0,80	1,00
33	1	10	310	5	95	2	0	2	4	2	186,00	1	1	0	0	3	61,75	0,60	0,65
33	2	15	465	0	0	2	3	2	4	4	271,25	0	0	0	0	0	-	0,58	-
33	3	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	4	2	1	1	2	71,25	-	0,38
47	1	15	465	0	0	5	5	1	0	5	209,25	0	0	0	0	0	-	0,45	-
49	1	10	310	10	190	4	1	0	2	3	147,25	0	6	1	0	4	114,00	0,48	0,60
49	2	0	0	10	190	0	0	0	0	0	-	7	0	1	0	2	47,5	-	0,25