

Een populatie-explosie van de Grasuil in het Deelerwoud; veldwaarnemingen en implicaties voor het beheer

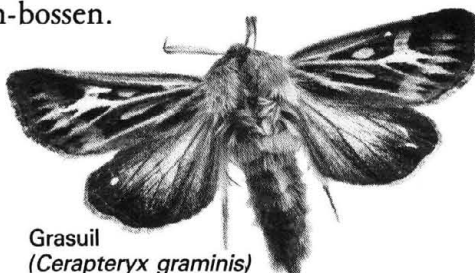
J. Graveland & L. B. Berris

In het voorjaar van 1987 werd de Bochtige-smele-vegetatie in het Deelerwoud aangetast door rupsen van de Grasuil (*Cerapteryx graminis*). Een oppervlak van 500 ha werd geheel kaalgevreten. Een plaag als deze kan belangrijke gevolgen hebben voor de vegetatie-ontwikkeling en het beheer in onze Grove-dennen-bossen.

Midden juni 1987 verschenen er berichten in de pers over een rupsenplaag in het Deelerwoud. Miljoenen rupsen van de Grasuil deden zich daar te goed aan Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*). Dit gras komt voor als ondergroei van oude opstanden van Grove den en op vergraste heideterrainen en vormt er uitgestrekte monocultures. De Edelherten (*Cervus elaphus*) werden gedwongen uit te wijken naar elders en kwamen terecht in het voor het publiek toegankelijke deel van het Deelerwoud. De dieren werden erg nerveus en om moeilijkheden te voorkomen sloot Natuurmonumenten, eigenaar van het gebied, deze gedeelten tijdelijk af voor het publiek.

In een later stadium werd ook kaalvraat gemeld van andere plaatsen op de Veluwe, waaronder Kootwijk, het Planken Wambuis en de Hoge Veluwe, maar de plagen hadden daar een veel kleinere omvang. Het beheer van Grove-dennen-bossen is er mede op gericht een veelzijdige bosontwikkeling op gang te brengen. Dit betekent met name het terugdringen van de dominantie van Bochtige smele. In de Imbosch zijn daartoe bij wijze van experiment Schotse hooglandrunderen ingezet.

In verband hiermee rees een aantal vragen. In de eerste plaats was het van belang te weten wat de gevolgen van deze plaag waren voor de vegetatie en de herbivoren (Edelhert, Damhert (*Cervus dama*)) in het gebied, in de tweede plaats was het belangrijk om te weten waardoor deze plaag ontstond en wat de

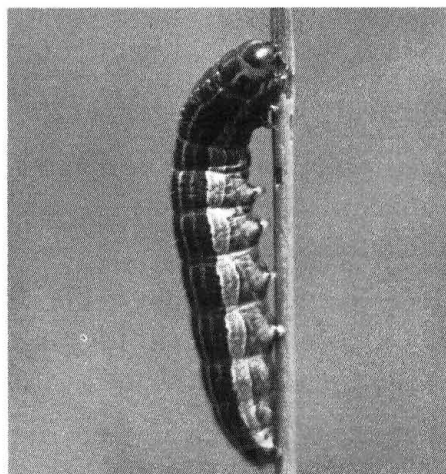


Grasuil
(*Cerapteryx graminis*)

kans was op het optreden van plagen in de toekomst. Daarom besloten Natuurmonumenten en het Instituut voor Oecologisch Onderzoek deze plaag en de gevolgen voor de vegetatie te onderzoeken.

Verloop van de plaag

In het voorjaar van 1986 stierf in het zuidwesten van het Deelerwoud ongeveer 1 ha Bochtige smele af (fig. 1). Het



Rups van de Grasuil (*Cerapteryx graminis*) bij zonnig weer bovenin een halm van Bochtige smele. Caterpillar of *Cerapteryx graminis*.

jaar daarop breidde deze plek zich in oostelijke richting uit. Vanaf eind april verliep de uitbreiding plotseling veel sneller. De vraat speelde zich al die tijd in het verborgene af. De rupsjes in de eerste stadia zaten onder in de zode waar ze zich te goed deden aan het jonge blad. Ook toen ze wat ouder werden bleven ze onzichtbaar omdat ze alleen 's nachts aten en zich overdag schuil hielden onder in de zode. Dat men met rupsen van doen had bleek pas in de tweede helft van mei, toen zij tevoorschijn kwamen. Er kwam een massale rupsentrek op gang. Begin juni werden overdag miljoenen rupsen aangetroffen die in dichte drommen op zoek gingen naar voedsel. Op punten waar de rupsen zich concentreerden, langs de randen van gebieden waar nog gras stond, bevonden zich soms tientallen rupsen per vierkante decimeter.

De rupsen aten vrijwel uitsluitend Bochtige smele. Pijpestrootje (*Molinia caerulea*) werd ook wel gegeten maar kwam ter plekke weinig voor. Gladde witbol (*Holcus mollis*) werd gemeden.

Aanvankelijk werd alleen kaalvraat waargenomen op plaatsen waar Bochtige smele voorkwam als ondergroei in Grove-dennen-bos (fig. 1). De scheidingslijn tussen kaal en begroeid lag vaak precies langs de bosrand (fig. 1). Pas in juni werd ook kaalvraat vastgesteld in het open terrein, de vergraste heides. In deze periode ontstonden daar ook kaalvraatplekken die geheel los stonden van de andere gebieden met kaalvraat.

In de tweede helft van juni begonnen de rupsen zich in de strooisellaag terug te trekken om te verpoppen. Op 5 juli werden de eerste poppen gevonden.

Aantal rupsen, vraat en voedselaanbod

Om na te gaan of de massale rupsentrek inderdaad door voedselgebrek werd veroorzaakt werd onderzocht hoeveel rupsen er waren en wat een rups at, om dit te vergelijken met de beschikbare hoeveelheid gras.

De rupsen werden geteld in proefvlakjes van 25 × 25 cm. In het Deelerwoud werden enkele overgangszones tussen kaalgevreten gedeelten en gedeelten waar nog gras stond bemonsterd, en het centrum van een kaalgevreten gedeelte. Er werden transekten uitgezet en op 1 meter afstand van elkaar monsters genomen (fig. 1). Op de Hoge Veluwe



werd een vergraste heide bemonsterd met een dichte vegetatie van Bochtige smele. Er waren daar geen tekenen van rupsenvraat.

De vraat per rups werd bepaald door rupsen met een bekende hoeveelheid vers gras in een pot te stoppen en twee dagen te laten eten. Het gras werd gedroogd en weer gewogen. Met behulp van het percentage droge stof van het verse gras werd vervolgens berekend hoeveel gras een rups per dag had gegeten. Met dit gegeven werd berekend hoeveel gras een rups in totaal gedurende zijn ontwikkeling at. Daarbij werd gebruik gemaakt van het werk van Schenker (1950). Hij liet zien dat de vraat vrijwel uitsluitend in het laatste stadium van de ontwikkeling plaatsvindt en dat de hoeveelheid die wordt gegeten ongeveer recht evenredig is met het gewicht van de rups (fig. 2). De rupsen die in het Deelerwoud werden aangetroffen bevonden zich alle in dat laatste stadium.

De verzamelde rupsen aten gemiddeld 68% van hun lichaamsgewicht per dag. Dat is zeker geen hoge waarde want veel soorten halen gemakkelijk 100% (Slansky & Rodriquez, 1987). Figuur 3 laat zien hoe daaruit de totale consumptie gedurende het laatste sta-

dium van de ontwikkeling werd berekend. Het bleek te gaan om 1,4 gram gras (ongeveer 7 gram versgewicht). Die waarde komt vrij goed overeen met de 1,0 gram die Schenker vond bij in het laboratorium opgekweekte rupsen. Half mei staat er in de bossen ongeveer 0,5 tot 1,0 ton gras per hectare, dat is gemiddeld 75 gram/m². Dat betekent dat 55 rupsen in staat waren een vierkante meter geheel kaal te vreten.

De aantallen die in werkelijkheid werden aangetroffen staan in figuur 4. Zelfs in een gebied dat geheel was kaalgevreten waren nog 40 tot 50 rupsen per m² aanwezig en in de randzones tussen

de kale en begroeide gedeelten lagen de aantallen vele malen boven dat wat nodig was voor kaalvraat. Het zijn bovendien minimum-aantallen, omdat de plaag ten tijde van de metingen op zijn eind liep. Veel dieren waren opgegeten, geparasiteerd of verpopt. Een week na de eerste meting op 17 juni lagen de aantallen al weer een stuk lager.

De schatting van 55 rupsen is juist aan de hoge kant. Er is geen rekening gehouden met de vraat van de rupsen in een vroeger stadium. Die vraat is in absolute zin niet groot maar vindt wel plaats in het meest kwetsbare stadium van de plant, als hij begint uit te lopen.



Fig. 1. Deelerwoud; ontwikkeling van de 'plaag' van *Cerapteryx graminis* in 1986 en 1987. Met de bolletjeslijnen zijn de grenzen van het Grove-dennen-bos aangegeven. The Deelerwoud; development of the plague of *Cerapteryx graminis* in 1986 and 1987. The borders of the stands of Scots pine are marked with dotted lines.

Fig. 2. De groei, ontwikkeling en keutelproductie van in het laboratorium opgekweekte rupsen van *Cerapteryx graminis* (naar Schenker, 1950).

Growth, development and frass production of *Cerapteryx graminis* caterpillars in the lab (after Schenker, 1950).

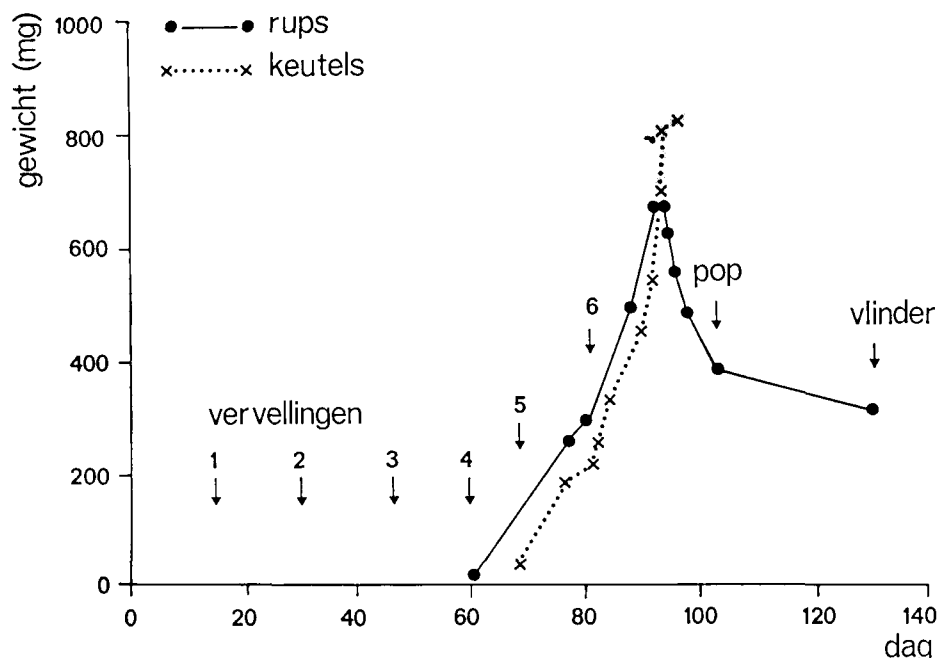
Ook hebben de rupsen de gewoonte bladen net boven de grond af te bijten waardoor de schade veel groter is dan de feitelijke consumptie. Vroeg of laat kwamen de rupsen dus zonder voedsel te zitten en moesten ze op zoek naar plaatsen waar nog wel gras stond.

Snelle uitbreiding kaalvraat

Bovenstaande gegevens verklaren echter niet de snelheid waarmee de kaalvraat zich plotseling manifesteerde en het feit dat miljoenen rupsen op hetzelfde moment op zoek gingen naar voedsel.

De verklaring hiervoor ligt waarschijnlijk in de gelijkmatige verdeling van de rupsen over het terrein. Op de vergraste heide van de Hoge Veluwe was het aantal rupsen in de proefvlakjes opvallend constant ondanks het kleine oppervlak van de monstervlakjes en de lage aantallen rupsen die werden gevonden (tabel 1). De rupsen waren hier dus heel gelijkmatig verdeeld. Waarschijnlijk is dit een gevolg van het feit dat de eitjes één voor één worden gelegd, in de vlucht of schatrelend tussen het gras, en niet in pakketjes zoals bij de meeste andere soorten de gewoonte is (Schenker, 1950; Heath & Maitland, 1983). Aannemende dat dit ook opging voor het Deelerwoud, laat de plaag zich als volgt reconstrueren. Op een groot aantal plaatsen en over grote oppervlakten begon het gras op ongeveer hetzelfde moment op te raken. Rupsen die zonder voedsel kwamen te zitten verplaatsten zich aanvankelijk over kleine afstanden naar stukken waar nog wel gras stond, maar omdat daar ook rupsen zaten raakte het gras daar dubbel zo snel op. De rupsen gingen opnieuw op zoek naar voedsel en anderen sloten zich bij hen aan. De groepen werden steeds groter en de kaalvraat breidde zich steeds sneller uit. Op plaatsen waar nog wel flink wat gras stond hielden de rupsen halt en liep de dichtheid enorm op. Figuur 4 laat die opeenhoping zien.

Het plotselinge karakter van de plaag werd verder in de hand gewerkt door de eigenschap van de rupsen in het laatste stadium van hun ontwikkeling



enorm vraatzuchtig te worden (fig. 2). Rupsen die zich voeden met slecht verteerbare grassen zoals Bochtige smeie ontwikkelen een speciale darmflora, vergelijkbaar met de pensflora bij koeien. Dat gebeurt pas in het laatste stadium van hun ontwikkeling. Ze kunnen dan grote hoeveelheden voedsel aan en gaan enorm veel eten (mond. med. F. Bink, RIN). De uitputting van de voorraad gras verliep daardoor extra snel.

De plotselinge toename van de temperatuur begin juni leverde mogelijk ook nog een bijdrage. De rupsen werden aktiever en liepen en aten daardoor misschien meer. In twee maanden tijd breidde de kaalvraat zich over een afstand van meer dan vijf kilometer uit. Gezien de massale trek rees toen de vraag of individuele rupsen deze afstand zouden kunnen afleggen of dat naar andere verklaringen voor het patroon van uitbreiding van de kaalvraat moest worden gezocht. Daarbij werd gedacht aan een na elkaar uitkomen van de eieren of aan gradiënten in de bodem en vegetatie.

Om een antwoord op deze vraag te krijgen werd de loopsnelheid bepaald. Aktieve rupsen bleken op een bosbodem zonder vegetatie en bij een temperatuur van 15 tot 20°C gemiddeld 42 meter per uur te lopen. Het stadium waarin de rupsen zoveel eten duurt ruim een maand (fig. 2). In die tijd zou een rups dan elke dag 4 uur hebben moeten lopen om vijf kilometer te kunnen afleggen. Dit lijkt goed mogelijk en de uitbreiding van de kaalvraat kan hier dus in principe mee worden verklaard. Waar-

schijnlijk heeft er een soort 'estafette' plaatsgevonden en werden de vijf kilometer niet door eenzelfde rups afgelegd maar door meerdere rupsen die elkaar 'opdreven'.

Het belang van verschillen in voedselaanbod

Het is interessant de gegevens van de Hoge Veluwe hier naast te leggen. Daar zaten op een vergraste heide gemiddeld 56 rupsen per m² (tabel 1). Dit aantal leidde in het Deelerwoud tot kaalvraat maar op het terrein van de Hoge Veluwe was op het oog niets aan de hand. Er stond dan ook bijna vier keer zoveel gras, gemiddeld 262 g/m² en waarschijnlijk kregen de rupsen dat niet op.

In dit verband zijn ook de ervaringen op de Wolfhezerheide interessant. Staatsbosbeheer volgt daar de biomassa-ontwikkeling van Bochtige smeie. Op een aantal plaatsen bleef de opbrengst in juni achter bij die van andere plekken zonder dat daar een verklaring voor was (mond. med. M. Wallis de Vries, SBB). Van kaalvraat was geen sprake en rupsen waren er bij wat oppervlakkig zoeken niet te zien. Maar toen in juli gericht werd gezocht werden wel overal keutels gevonden. Het waren er zoveel dat er waarschijnlijk meer dan genoeg rupsen geweest zijn om de lagere opbrengst te verklaren. Deze voorbeelden laten zien dat het waarnemen van een plaag niet uitsluitend wordt bepaald door de populatiedichtheid maar ook door het voedselaanbod. De Grasuil kan ook buiten een plaaggebied heel algemeen zijn en het effect op de vegetatie hoeft niet be-



perkt te zijn tot die gebieden waar de vegetatie werkelijk wordt kaalgevreten.

Het verschil in voedselaanbod kan ook verklaren waarom in het Deelerwoud kaalvraat het eerst en vooral onder de bomen plaatsvond en veel minder in het open veld. Op het open terrein zaten wel degelijk rupsen, getuige het ontstaan van kale plekken in een later stadium, maar er stond waarschijnlijk vooral veel meer gras!

Er is echter nog een andere mogelijkheid. In het bos is het in het algemeen koeler, vochtiger en donkerder dan in het open veld. Het gras groeit daarom onder de bomen langzamer, veroudert dus ook minder snel en is daarom als voedsel beter van kwaliteit. De rupsen zouden daardoor sneller kunnen groeien, wat dan zou resulteren in een hogere consumptie en het eerder uitputten van de voorraad gras. Dat die betere kwaliteit van het gras in het bos zou leiden tot een hogere dichtheid aan rupsen en daardoor een snellere uitputting van het voedsel lijkt niet waarschijnlijk. De Grasuil is een soort van open terrein en het massale optreden in het bos is vrij uitzonderlijk. Slechts één keer eerder was er een Grasuil-plaag in een bosgebied: begin deze eeuw in Noord-Duitsland (Maercks, 1942). Ook toen ging het om Bochtige smeie als ondergroei van Grove-dennen-bos.

Predatie en parasitering

Aan verschillende diersoorten ging het extra voedselaanbod in de vorm van miljoenen rupsen (of poppen) niet ongemerkt voorbij. Zowel paratisering als

aantal rupsen in proefvlak (25 × 25 cm ²)						
locatie a	4	2	4	4	4	4
b	1	1	2	1		
c	5	3				
d	6	7				

Tabel 1. Aantallen rupsen in proefvlakjes van 1/16 m² op een vergraste heide op de Hoge Veluwe.

Number of caterpillars in 1/16 m² samples on grassed heath in the Hoge Veluwe.

predatie traden op. De meest opvallende predatoren waren het Wild zwijn (*Sus scrofa*) en de Spreeuw (*Sturnus vulgaris*). De eerste spoorde de rupsen op met behulp van zijn reukvermogen. Daarbij werden soms grote delen van het terrein omgewoeld. Met name was dit het geval aan de rand van de gebieden waar nog gras stond en waar zich dus de meeste rupsen bevonden.

Spreeuwen werden in grote getale (vele honderden, soms tot zo'n 10.000 exemplaren) aangetrokken vanuit de wijde omgeving. In andere jaren lieten deze vogels zich nauwelijks zien. Het bezoek van een groep Spreeuwen aan een bepaald deel van het terrein was achteraf telkens duidelijk zichtbaar door de vele ronde 'pikgaatjes' in de strooisellaag die zij bij het zoeken naar de rupsen en poppen achterlieten.

Op een gegeven moment nam het aantal rupsen in een week tijd sterk af (fig. 4). Naast verpopping moet predatie een oorzaak van deze afname zijn geweest. Hoeveel de Wilde zwijnen bij be-

nadering opaten valt niet te achterhalen. De predatie door de Spreeuwen is beter in te schatten. Een Spreeuw heeft ongeveer honderd rupsen per dag nodig (Tinbergen, 1981). Het waargenomen maximum van 10.000 Spreeuwen zou dus, bij 50 rupsen per m², op een dag 2 hectare kunnen leegeten. Dat is slechts 0,4% van het totaal en meestal waren er veel minder Spreeuwen. Ook Buizerds (*Buteo buteo*) waren van de partij.

Op de kaalgevreten stukken op de hei waren er geregeld enkele op de grond aan te treffen. In de literatuur wordt een groot aantal vogelsoorten als predator genoemd: Zwarte kraaien (*Corvus corone*), Roeken (*Corvus frugilegus*), Ooievaars (*Ciconia ciconia*), Auerhoenders (*Tetrao urogallus*), Vlaamse gaaien (*Garrulus glandarius*), maar ook Houtduiven (*Columba palumbus*), Graspiepers (*Anthus pratensis*) en Lijsters (*Turdus spp.*). Boeren in Zwitserland werd aangeraden hun varkens en kippen maar los te laten als er een plaag was (Schenker, 1950).

De afname in de rupsen-dichtheid kan ook zijn veroorzaakt door de rupsen zelf. Mogelijk verlieten zij de plekken met een hoge dichtheid alvorens te gaan verpoppen. Dit kan een mechanisme zijn om predatoren te ontlopen, die immers afkomen op plekken waar veel voedsel is. De Wilde zwijnen zijn daarvan een goed voorbeeld.

Op 7 juli werden rupsen en poppen verzameld om na te gaan hoeveel er geparasiteerd of geïnfecteerd waren. Er bleek 80% te zijn geparasiteerd. Voornamelijk door sluipvliegen (*Tachinidae*)

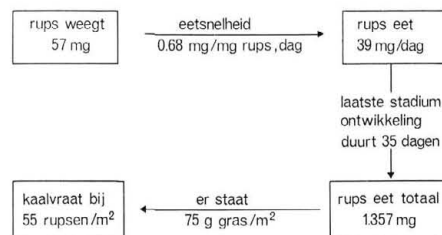


Fig. 3. Schematisch overzicht van de rupsenvraat in het Deelerwoud.

Weight of caterpillar (mg), consumption rate (mg grass/mg caterpillar, day), daily consumption, total consumption in last stage of development (35 days, fig. 1), standing crop (g/m²) and caterpillar density needed to deplete 1 m², in the Deelerwoud.

Op de achtergrond, onder de bomen, is alle Bochtige smeie afgegraasd; op de voorgrond is dit nog niet het geval. The grass on the background is eaten by the caterpillars.

foto's: P. van Merrebach, NM



Op zandpaden vielen de rupsen van de Grasuil goed op; opmerkelijk is het verschil in grootte onderling. The caterpillars of different sizes were conspicuous on the sandpaths.

en in mindere mate door sluipwespen (*Ichneumonidae*). Voorts was 13% geïnfecteerd door schimmels, bacteriën of virussen (Grijpma, in prep). In de literatuur wordt melding gemaakt van zeer wisselende parasiteringspercentages en van een groot aantal soorten parasieten. In zowel het eistadium, het rupsstadium als het popstadium (o.m. Schenker, 1950). Ook een bepaald virus, het 'nuclear polyhydrosis virus', maakt vaak veel slachtoffers (Entwistle & Rivers, 1973). Welke betekenis aan het hoge infectiepercentage in het Deelerwoud moet worden gehecht is wat onduidelijk. Op 7 juli waren de meeste rupsen al verdwenen zodat het monster voor wat de rupsen betreft mogelijk niet representatief was. Ook is onduidelijk hoe een parasiteringspercentage van 80% zich verhoudt tot andere doodsoorzaken zoals sterfte onder de eieren en jonge rupsen door uitdroging of bevriezing en sterfte onder de vlinders.

Veranderingen in de vegetatie

De veranderingen die de rupsenplag in de vegetatie teweeg brengt, kunnen voor het beheer van het Deelerwoud consequenties hebben. Deze kunnen betrekking hebben op: de bosontwikkeling, de diversiteit van de kruidlaag en de voedselsituatie van de aanwezige grote herbivoren. Wat de bosontwikkeling betreft: zoals gezegd is het doel van het gevoerde beheer te komen tot een inheems, ter

plaatsse thuishorend bostype met een zo hoog mogelijke mate van natuurlijkheid (Natuurmonumenten, 1986). Daarnaast is het de vraag of de kruidlaag gevarieerder van samenstelling zal worden of dat de Bochtige smeie zich zodanig weet te herstellen dat de situatie van vóór 1987 terugkeert. Dit heeft weer gevolgen voor de voedselsituatie van de Edelherten, Damherten en heideschappen.

De Grove-dennen-bossen waar het in dit geval om gaat zijn ongeveer tachtig jaar geleden aangelegd als heidebebossing. Door de van nature optredende successie in plantengroei en bodemvorming kan worden verwacht dat de dominantie van Bochtige smeie momenteel op haar hoogtepunt is en vanaf nu zal gaan afnemen (Fanta, 1982).

Het is goed denkbaar dat deze plag dit proces versnelt. Verwacht mag namelijk worden dat de mineralisatiesnelheid is verhoogd ten gevolge van de verhoogde directe instraling, terwijl ook de omzetting van de primaire produktie naar de strooisellaag (rupsekeutels) tijdelijk enorm is toegenomen.

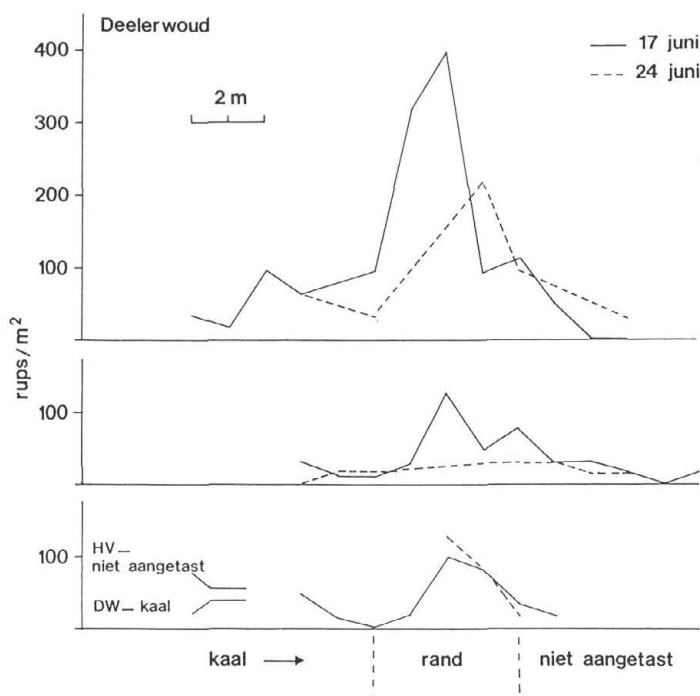


Fig. 4. Rupsenaantallen langs drie transekten in het Deelerwoud. De transekten liepen van kaalgevreten naar op het oog niet aangetaste gedeelten. In de onderste figuur staan tevens de gemiddelden voor een kaalgevreten plek in het Deelerwoud (DW) en voor een vergraste heide op de Hoge Veluwe (HV) zonder zichtbare schade (vergel. tabel 1).

Caterpillar densities along three transects in the Deelerwoud, running from denuded areas (left) to areas with grass. DW = centre of denuded area in Deelerwoud. HV = stand of *Deschampsia* on grassed heath in nature reserve 'Hoge Veluwe', with no visible damage.

Vegetatie-transekt

In het zuidwesten van het Deelerwoud is een 250 meter lang transekt uitgezet. De ligging van dit west-oost georiënteerde transekt is zo gekozen dat het over een gradiënt in de tijd heenligt, namelijk van het al in 1986 aangetaste deel naar het gebied dat in april 1987 werd afgegrasd. Gaande van oost naar west langs het transekt heeft de vegetatie steeds meer tijd gehad om te herstellen. In vijf opnamen van 5 × 50 meter zijn globale vegetatie-opnamen (volgens Tansley) gemaakt. Om de 50 meter zijn in totaal zes nauwkeuriger vegetatie-opnamen gemaakt (volgens Braun-Blanquet). Van deze laatste zijn ook kaartjes getekend.

De kwantitatief belangrijkste drie soorten van de kruidlaag zijn Bochtige smeie, Liggend walstro (*Galium saxatile*) en Schapezuring (*Rumex acetosella*) (tabel 2). Daarnaast komen nog 28 andere soorten voor. Van de 14 in het transekt aangetroffen mossoorten zijn Klauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*) en Bronsmos (*Pleurozium schreberi*) verreweg het belangrijkste.



In het transekt komen zaailingen en juveniele struikjes voor van negen boom- en struiksoorten (tabel 3). De loofbomen betreffen hoofdzakelijk Zomereik (*Quercus robur*), Lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en Zachte berk (*Betula pubescens*), de naaldbomen voornamelijk Grove den.

Binnen het transekt zijn twee trends waarneembaar. De eerste betreft het aandeel Bochtige smeie, dat van west naar oost sterk afneemt. De reden is waarschijnlijk dat het gras in het westen langer de tijd heeft gehad zich weer te herstellen, al is het ook daar zeker nog niet op het niveau van vóór 1986, of 1987. De tweede trend betreft het aantal zaailingen van bomen en struiken. Dit aantal neemt van west naar oost eveneens af. Het hoogste aantal van 500 exemplaren per hectare is weliswaar in bosbouwkundige zin nog niet erg hoog, maar toch zeker hoger dan voorheen het geval was. Een belangrijk deel ervan is 1 of 2 jaar oud.

Op veel plaatsen breidde Liggend walstro zich explosief uit. Het bloeide ook uitbundig en vormde daardoor opvallende witte tapijten in het bos. Ook Schapezuring en Heidespurrie (*Spergula morisonii*) traden massaal op. Deze soorten hebben onder normale omstandigheden, in een dicht dek van Bochtige smeie, weinig kans, maar zijn juist vanwege hun hoge zaadproduktie of snelle zijwaartse groei uitstekend in staat opengevallen gebied snel te koloniseren. Bij plagen in Noord-Duitse beekdalgraslanden waren het ook kruipende soorten, zoals Kruipende boterbloem (*Ranunculus repens*), Moeraswalstro (*Galium palustre*) en Witte klaver (*Trifolium repens*), die de opengevallen plekken innamen (Maercks, 1942).

Wat de effecten op langere termijn zullen zijn is nog onzeker. Stikstofminnende planten zoals Braam (*Rubus spp.*), Rankende helmblom (*Corydalis claviculata*) en Wilgeroosje (*Chamerion angustifolium*) kunnen in elk geval tijdelijk van het verhoogde stikstof-aanbod profiteren. Zaden kunnen beter kiemen, omdat ze meer licht krijgen; Bochtige smeie verdwijnt als lichtconcurrent. Wat er gaat gebeuren hangt vooral af van hoe snel *Deschampsia* weet terug te komen. Dat wordt weer voornamelijk bepaald door wat de rupsen van *Deschampsia* hebben overgelaten. Op veel plaatsen is het gras al weer terug. Op andere plaatsen waren nog hoogstens een paar leven-

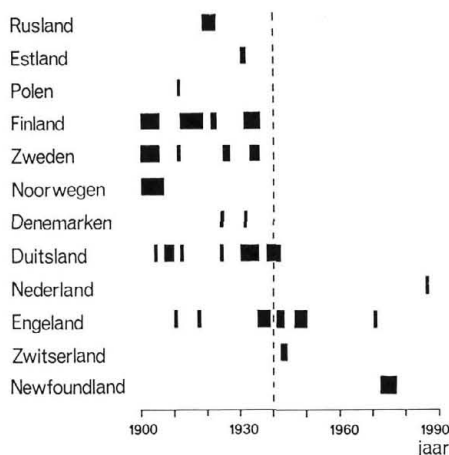


Fig. 5. Overzicht van plagen in andere landen (Maercks 1942, Schenker 1950, Balachowski 1972, Entwistle & Rivers 1973, Morris 1979). Het ontbreekt aan recente literatuurgegevens.

Plagues in other countries. Literature data for recent years are lacking.

de scheuten over en gaat het herstel veel langer duren. Tenslotte zijn er grote stukken waar al het gras dood of opgegeten is. Het gras kan zich in principe herstellen vanuit zaad of via vegetatieve uitbreiding. De zaden van Bochtige smeie blijven slechts enkele maanden kiemkrachtig, hetgeen betekent dat er geen grote zaadvoorraad in de bodem aanwezig is. Aangezien de smeie ter plaatse in 1987 niet in staat is geweest om rijpe zaden te produceren, lijkt het waarschijnlijk dat het herstel tot nu toe vooral uit vegetatieve delen heeft plaatsgevonden.

Generatieve uitbreiding op korte termijn zal moeten geschieden met behulp van zaden uit aangrenzende gebieden.

De samenstelling van de natuurlijke verjonging van boom- en struiksoorten zegt iets over de potentiële bosontwikkeling op lange termijn, in dit geval een Berken-Eikenbos met voorlopig nog een vrij groot aandeel Grove den (vergeleijk v.d. Werf, 1988).

Grasuilplagen in de toekomst

Waar de Grasuil talrijk is treden van tijd tot tijd plagen op. Op de extensief beweidde graslanden in de Schotse Hooglanden zijn plagen eigenlijk vrij gewoon (Entwistle & Rivers, 1973). Fig. 5 geeft een overzicht; het is grotendeels gebaseerd op Maercks (1942) en Schenker (1950) en is voor de periode na de tweede wereldoorlog zeer onvolledig vanwege een gebrekkige registratie. De Grasuil wordt wel vergeleken met de beruchte 'army worms' uit Noord-Amerika en Afrika, eveneens *Noctuidae*. De plaag in Nederland is dus geen uniek verschijnsel. In Nederland zelf moeten we wel een eeuw teruggaan: eind vorige eeuw waren er Grasuilplagen in weilanden in Friesland en Drenthe.

Plagen treden vaak jaren achtereen op. Het gaat dan niet altijd om het zelfde gebied maar wel om vergelijkbare, vaak aangrenzende terreinen. Een goed voorbeeld is Newfoundland (Morris, 1979). Daar werd de soort in 1966 voor het eerst vastgesteld, de eerste waarneming voor Noord-Amerika. In de jaren daarna ontwikkelde de populatie

Tabel 2
Vegetatie-transekt.
aandeel (in %) van de drie voornaamste soorten in de kruidlaag.

	west 0	50	100	150	200	oost 250 meter
Bochtige smeie	30	35	20	10	1-2	1-2
Liggend walstro	5	25	20	1-2	60	35
Schapezuring	1	10	1-2	5	10	1-2

Tabel 3
Vegetatie-transekt.
aantallen boomzaailingen per hectare.

	west 0 —	50 —	100 —	150 —	200 —	oost 250 meter
loofbomen	360	480	80	120	160	
naaldbomen	120	40	40	—	—	
totaal	480	520	120	120	160	

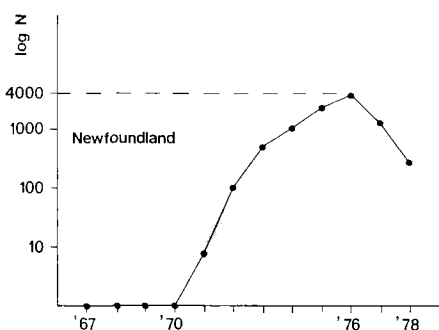


Fig. 6. De ontwikkeling van de Grasuil populatie op Newfoundland na de eerste waarneming van de soort in 1966. De vlinders werden 's nachts met behulp van een lichtbak gevangen. Weergegeven is het totaal van meerdere vangplaatsen (naar gegevens Morris, 1979).

Population development in Newfoundland after the first recording of the species in 1966. Light trap catches, total for a number of sites.

zich explosief (fig. 6). Vijf jaar achtereen waren er plagen in de weilanden en gazons. Daarna zakte de populatie weer in.

Bij het ontstaan van de plaag in het Deelerwoud hebben waarschijnlijk twee factoren een rol gespeeld. Ten eerste is Bochtige smeie de laatste decennia sterk toegenomen. Dat is deels het gevolg van de natuurlijke successie in de Grove-dennen-bossen. Veel van deze bossen zijn tussen de 50 en de 100 jaar oud en hebben de dikke strooisellaag ontwikkeld waarop Bochtige smeie optimaal voorkomt. De gewoonte deze oude opstanden te dunnen heeft de groeiomstandigheden nog verbeterd. Er dringt meer licht door op de bodem en de mineralisatie wordt versneld. De zure regen deed er nog een schep stikstof bovenop en Bochtige smeie vormt nu uitgebreide monocultures en heeft op de meeste plaatsen ook de heide verdrongen. Uit de literatuur blijkt dat *Cerapteryx* vooral wordt aangetroffen in vegetaties van dichtzodige grassen en een voorkeur heeft voor vochtige bodems, venig of met een dik strooiselpakket. De rupsen eten uitsluitend gras of grasachtige planten als zeggen en russen. Ze lijken een voorkeur te hebben voor soorten met een harde structuur zoals Borstelgras (*Nardus stricta*), Zwenkgras (*Festuca rubra*, *F. ovina*) en Pijpestrootje (Heath & Maitland, 1983). Er is dus een milieu ontstaan waarin de rupsen van de Grasuil uitstekend kunnen gedijen en dat

veel lijkt op de gebieden in het buitenland waar men met plagen heeft te maken.

Ten tweede brengen verschillende auteurs plagen in verband met winters met veel sneeuw, gevolgd door een koel en vochtig voorjaar (Maercks, 1942; Schenker, 1950; Entwistle & Rivers, 1973). De eieren overleven dan waarschijnlijk beter. Droge lucht en temperaturen boven de 10-15°C worden slecht verdragen, een korte vorstperiode is juist gunstig (Maercks, 1942, Schenker, 1950). Dit klopt met het feit dat de Grasuil is gebonden aan een koel en vochtig klimaat. In de zuidelijke delen van zijn verspreidingsgebied (Noordwest Europa en oostelijk tot Siberië) komt hij alleen op grotere hoogte voor (Balachowski, 1972). De drie strenge winters van 1985, 1986, 1987 kunnen dus aan het ontstaan van de plaag in het Deelerwoud hebben bijgedragen. Overigens is het verband tussen winterstrengheid en plaag niet aangetoond en treden plagen ook op na zachte winters. Het is dus geen noodzakelijke voorwaarde, maar het vergroot de kans op een plaag.

Net als in het buitenland vaak is geconstateerd was er ook in dit geval een trend in de populatie-opbouw. Want ook in 1986 trad al plaatselijk kaalvraat in het Deelerwoud op, juist op de plek vanwaar de kaalvraat zich in 1987 uitbreidde. De plaag kwam dus niet uit de lucht vallen. Het is dan ook heel goed mogelijk dat er ook in 1988 weer een plaag zal optreden. Tenslotte kan een rol hebben gespeeld dat het bos in het Deelerwoud in de winter van 1986/87 sterk is gedund. De Bochtige smeie heeft hier mogelijk van geprofiteerd en daarmee de Grasuil. Dat dit een rol heeft gespeeld valt misschien af te leiden uit de al genoemde plaag in Noord-Duitsland. Die vond juist plaats op een recente kaalslag en niet in de rest van het bos.

Geconcludeerd wordt dat de natuurlijke ontwikkeling van het Grove-dennen-bos, de praktijk van het dunnen van oude opstanden en de zure regen tot een sterke toename van de Grasuil hebben geleid, waarna drie strenge winters in successie de populatie optilde tot plaag-niveau.

Implicaties voor het beheer, noodzaak tot onderzoek

Van de Veen (1979) berekende dat het voedsel van een Edelhart op heide-arme terreinen in het voorjaar voor 84% uit

gras bestond, voor het grootste deel Bochtige smeie. Een Edelhart van 100 kg dat uitsluitend gras eet heeft hiervan ongeveer 2 kg droge stof per dag nodig. De rupsen aten in twee maanden tijd op 500 hectare ongeveer 350 ton gras op (1740 ton versgewicht), het equivalent van 3000 Edelhartten. Zelfs als in de niet-aangetaste gebieden ruim voldoende voedsel voorhanden is kunnen problemen ontstaan zoals in het geval van het Deelerwoud.

Men heeft Schotse hooglandrunders ingezet, ondermeer om Bochtige smeie terug te dringen en een veelzijdiger bosontwikkeling op gang te brengen. Het effect van deze rupsenplaag bleek in dit opzicht vele malen groter. Naast de verschillen tussen begrazing door runders en door rupsen, met name betreding, zijn er ook overeenkomsten. De belangrijkste effecten zijn in beide gevallen dat de bovengrond bloot komt te liggen waardoor vestiging en groei van andere soorten worden bevorderd en dat de primaire produktie sneller wordt afgebroken.

Een plaag als deze kan worden gebruikt als startpunt voor beheersmaatregelen gericht op een veelzijdiger bosontwikkeling. Omdat er niet veel gras staat en de zode kwetsbaar is zal het inzetten van grazers vlak na een plaag een groot effect sorteren. Soorten die zonder begrazing niet voldoende tijd zouden hebben om terug te komen hebben dan meer kans.

1987 heeft duidelijk laten zien dat *Cerapteryx* veel talrijker is in onze Grove-dennen-bossen dan werd gedacht. Een plaaggebied maakt slechts een klein deel uit van het totale areaal Bochtige smeie. In de overige gebieden blijven de rupsen onopgemerkt. Een dunning van de Deschampsia-vegetatie is immers moeilijk waarneembaar. De ervaringen op de Wolfhezerheide en de verschillen tussen de Hoge Veluwe en het Deelerwoud hebben dat geleerd. Entwistle & Rivers (1973) constateerden in Engeland dat de rupsendichtheden in gebieden waar op het oog niets aan de hand was vaak rond de 50 rupsen/m² lagen; een dichtheid ook daar hoog genoeg om een aanzienlijke invloed op de vegetatie waarschijnlijk te veronderstellen. Juist in die gebieden ligt mogelijk de grootste bijdrage van de Grasuil aan de vegetatieontwikkeling omdat het om zulke grote oppervlakten gaat. Experimenteel onderzoek gecombineerd met een uitge-



breide inventarisatie kan hierover duidelijkheid verschaffen.

Er is reden om aan te nemen dat het niet bij deze ene plaag zal blijven. Natuurlijke successie in het Grovedennen-bos, het openkappen van oude opstanden en de zure regen hebben ideale voorwaarden geschapen voor deze soort. Over de kansen op een plaag in 1988 is niets met zekerheid te zeggen. Ervaringen in het buitenland leren dat plagen meerdere jaren achtereen kunnen optreden. Ook in het geval van het Deelerwoud kwam de plaag niet uit het niets en was al in 1986 sprake van plaatselijke

kaalvraat. Met name de randgebieden van het plaaggebied, waar veel rupsen kunnen zitten en het gras nog niet is opgegeten, zouden in de gaten moeten worden gehouden.

Deze plaag heeft veel vragen opgeroepen. Zowel uit beheersoogpunt als biologisch is een *Cerapteryx*-plaag een belangwekkend fenomeen. Er moesten wat aannames worden gedaan omdat waarnemingen ontbreken. Dit artikel is dan ook mede een pleidooi voor verder onderzoek. Daarvoor is het zaak al vroeg in april naar de rupsjes te zoeken. Zo laten we ons niet weer verrassen!



Wroetsporen van Wilde zwijnen die op zoek waren naar rupsen.
Marks of boars grubbing for caterpillars.



Gebied kaalgevreten door rupsen van de Grasuil.
Area stripped of grass by the caterpillars of the Antler moth.

Literatuur

- Balachowski, A. S., 1972. Entomologie appliquée à l'agriculture. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France 2: 1341-1343.
- Entwistle, P. F. & C. F. Rivers, 1973. Observations on antler moth (*Cerapteryx graminis* L.) (Lep., Noctuidae) and the 1970 outbreak in Britain. Entomologist's Monthly Magazine, 109: 72-78.
- Fanta, J., 1982. Natuurlijke verjonging van bos op droge zandgronden. Dorschkamp rapport nr. 301.
- Heath, J. & A. Maitland (eds.), 1983. The moths of Great Britain and Ireland. Vol. 9. Sphingidae-Noctuidae. Harley Books.
- Maercks, H., 1942. Ueber Schadaufreten und Lebensweise der Graseule (*Charaas graminis* L.) sowie Bemerkungen über Wurzelaale (*Parastichtis (Hadena) monoglypha* Hufn.) und Lolcheule (*Epineuronia popularis* F.). Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 52: 159-182.
- Morris, R. F. 1979. A review of the life history, population levels, and spread of the antler moth *Cerapteryx graminis* (Lepidoptera: Noctuidae), in Newfoundland. Canadian Entomologist 111: 933-938.
- Natuurmonumenten, 1986. Beheersplan Deelerwoud 1987 t/m 1996.
- Schenker, P., 1950. Die Graseule (*Charaas graminis* L. Lepidopt.) als Grünlandschädling im Emmental. Landwirtschaftliche Jahrbuch der Schweiz 64: 251-295.
- Slansky, F. & J. G. Rodriguez (eds.), 1987. Nutritional ecology of Insects, Mites, Spiders, and related Invertebrates. Wiley, New York etc.
- Tinbergen, J. M., 1981. Foraging decisions in starlings (*Sturnus vulgaris* L.). Ardea 69: 1-67.
- Veen, H. van de, 1979. Food selection and habitat use in the red deer, *Cervus elaphus* L. Diss. RU Groningen.
- Werf, S. v.d., 1988. De bostypologie van Nederland. Pudoc, in druk.

Summary

A caterpillar plague of the Antler moth in the Deelerwoud; data and consequences for the management.

In spring 1987 caterpillars of the Antler moth (*Cerapteryx graminis*, L.) denuded 500 hectares of plantations of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the nature reserve 'Deelerwoud' of their undergrowth of Wavy Hair grass (*Deschampsia flexuosa*, L.). A study was carried out to investigate the impact on the vegetation and the probability of more outbreaks in the future, with its implications for the management. Conclusions:

— Less than 55 caterpillars per square meter could remove the *Deschampsia* standing crop completely of about 0.75 tons per hectare. Actual densities varied between 30 and 200 caterpillars per square meter.

— The caterpillars were evenly distributed. The moment of food depletion was therefore the same over large areas. This resulted in sudden mass movements of millions of caterpillars in the Deelerwoud.

— The abundance of herbs like Heath bedstraw (*Galium saxatile*), Wood groundsel (*Senecio sylvaticus*) and Sheep sorrel (*Rumex acetosella*) sharply increased and the density of seedlings of Pedunculate oak (*Quercus robur*), Birch (*Betula spp.*) and Rowan (*Sorbus aucuparia*) was higher in areas where *Deschampsia* was removed. This could result in a more diverse vegetation in an otherwise monotonous forest. Since that is one of the main goals of management in these areas in the Netherlands, a *Cerapteryx* plague is considered a blessing more than a curse.

— In an area with the same caterpillar density, but a standing crop four times as high, there was no visible damage. In large areas therefore, *Cerapteryx* remains undetected. Even though no visible damage is done, *Cerapteryx* could have a major impact on the vegetation in these areas by thinning the *Deschampsia* sward and promoting the establishment of other species.

— In recent years *Deschampsia* has become dominant as a result of natural succession, thinning practices in stands of Scots pine, and acid rain. This has created favourable growth conditions for *Cerapteryx* caterpillars and in the future more outbreaks can be expected.

— In some countries (England, Canada) this species is a serious pest. Our knowledge of this species is still incomplete. More research needs to be done for a better understanding of this biologically interesting and to management important phenomenon.

Dankzegging

Dank aan Joost Tinbergen (Instituut voor Oecologisch Onderzoek) die het initiatief nam bij het doen van de metingen aan de rupsen. De figuren werden getekend door Nicole Tolmeyer (IOO) en Jaco Borren (Natuurmonumenten). Peter Grijpma (de Dorschkamp) stelde graag de gegevens met betrekking tot de parasitering ter beschikking. Piet van Merrebach (Natuurmonumenten) leverde de gegevens voor figuur 1 en leidde ons rond in het Deelerwoud.

Drs. L. B. Berris
Natuurmonumenten
Noordereinde 60
1243 JJ 's-Graveland

Ir. J. Graveland
Bornsesteeg 1-12C
6708 GA Wageningen

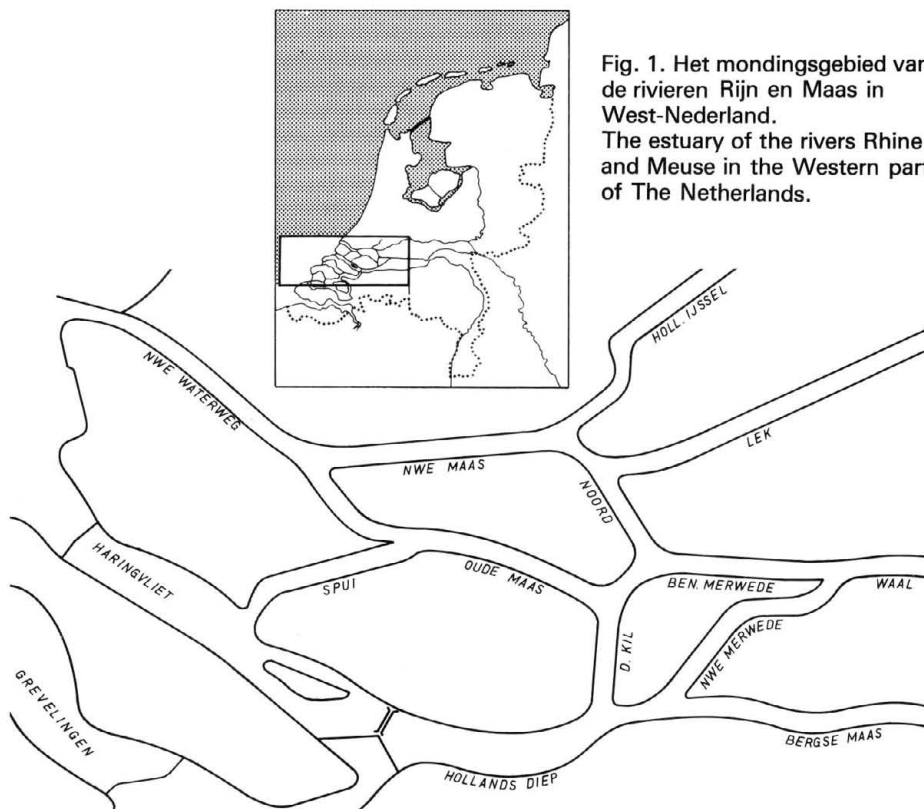


Fig. 1. Het mondingsgebied van de rivieren Rijn en Maas in West-Nederland. The estuary of the rivers Rhine and Meuse in the Western part of The Netherlands.

Biezen langs de Oude Maas

H. Coops & H. Smit

De biezenvegetaties in het mondingsgebied van de grote rivieren zijn de afgelopen tientallen jaren, de periode waarin de Deltawerken tot stand kwamen, sterk achteruit gegaan. De meeste gebieden verloren grotendeels hun getijdekarakter. In de Oude Maas bleef het getij gedeeltelijk gehandhaafd; ook hier staan echter de biezenvegetaties onder druk.

In het zuidwesten van Nederland hebben zich in de afgelopen decennia grote veranderingen in het landschap voorgedaan. In het noordelijk Deltagebied betekende de afsluiting van het Haringvliet in 1970 een drastische ingreep, die geheel nieuwe ontwikkelingen in het gebied op gang heeft gebracht. De getijden in het mondingsgebied van de grote rivieren werden in het algemeen sterk gereduceerd. De Biesbosch, voorheen het zoetwatergetijdengebied bij uitstek, verloor zijn unieke karakter (de Boois, 1982); de slikken in het brakke milieu van het Haringvliet namen in omvang af en verzoetten. Een getijbeweging met verschillen tussen hoog- en laagwater tot wel 2 meter veranderde in een 'schijn'-getij met onregelmatige waterstandschommelingen met een normale fluktuatie van circa 30 cm, en met hogere

waterstanden tijdens hoge rivierafvoeren. De enige riviertak waar de eb- en vloedbeweging nog wel bleef bestaan was de Oude Maas, die via de Nieuwe Waterweg in rechtstreeks contact met de zee staat (zie fig. 1). De Oude Maas is daardoor het laatste restant van het Nederlandse zoetwatergetijdengebied, een uniek en bedreigd oecosysteem. Hier treft men nog wilgenvloedbossen, riet- en biezenorzen aan.

In het oecologisch beheer van zowel de gebieden in het voormalige estuarium — in de Biesbosch, langs het Hollandsch Diep en het Haringvliet — als die van de zoetwatergetijdenrivier de Oude Maas, doen zich allerlei problemen voor. Deze hangen al dan niet direct samen met de thans afgeronde Deltawerken. Daarnaast speelt ook een aantal andere ontwikkelingen een rol.