



became moist declining *Hippophaea* has been succeeded by *Betula* and *Crataegus monogyna*.

The Paardenkerkhof is characterized by an open grassy vegetation and woodlands, with a relatively stable pattern due to human activities which date back a long time. Low shrub vegetation at the lower parts of the area has developed into tall dense shrubs when, on account of a risen water table, the moisture content of the soil increased. The small heathlands degenerated and have been invaded by *Carex arenaria* and *Calamagrostis epigejos*.

The developments that took place are mainly due to changes in water table resulting from water catchment and artificial recharge, fluctuations in the rabbit-population, natural decalcification of the soil through leaching, and land management. Deposition of nitrogen is likely to have affected the vegetation as well.

Special attention is given to the spread of *Pteridium aquilinum*, clearly visible on air photos (fig. 5). It is found on the limepoor soils of the Paardenkerkhof, and judging from earlier records it has been present for a long time.

In 1968 the species was mainly present in the open field. Bulbgrowers in the vicinity used to crop these fields but abandoned the practice, thus allowing *Pteridium* to spread rapidly and to colonize the adjacent ditches. This shows that, in spite of a risen water table, soil conditions are drier than before 1927, when the Oosterkanaal was dug.

Between 1979 and 1985 there was no noticeable increase. Recently *Pteridium* has spread in oak coppice woodlands after selective cutting of trees and attacks of mildew (*Microsphaera alphitoides*) on oak leaves. The species will probably decline when the oak woodlands become denser again and *Pteridium*'s own leaf litter begins to accumulate.

Dankwoord

De illustraties zijn verzorgd door H. Klees (Landbouwwuniversiteit), ing. L. van Breukelen en M. Baks (Gemeentewaterleidingen Amsterdam). Hen en alle anderen die hebben bijgedragen aan de totstandkoming van dit artikel zijn wij dank verschuldigd.

Ir. K. Appelman

Dr. P. Ketner

Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenecologie & Onkruidkunde

Landbouwwuniversiteit Wageningen

Bornsesteeg 69

6708 PD Wageningen

Ir. L.H.W.T. Geelen

Dr. G. Baeyens

Gemeentewaterleidingen Amsterdam

Vogelenzangseweg 21

2114 BA Vogelenzang

Bos van Grove den in het Deelerwoud met op de voorgrond Liggend walstro.

Deelerwoud, in front a glade with *Galium saxatile*.



J. Jonkers

Invloed van een grasuilplaag op de vegetatie en de bodem in het Deelerwoud

In 1986, 1987 en 1988 deed zich op de Veluwe een rupsenplaag van de Grasuil (*Cerapteryx graminis*), een nachtvindersoort, voor. Met name in het Deelerwoud vreten de rupsen honderden hectaren Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) op. Het onderzoek in dit artikel richt zich op de effecten van de vraat in 1987 van de Grasuil op de ontwikkeling van de vegetatie sindsdien en de verandering in nutriëntenhuishouding van het organisch bodemprofiel na deze plaag. Getracht wordt aan te geven welke betekenis dit heeft voor het beheer van het zich naar loofbos ontwikkelende Deelerwoud.

De Grasuil komt alleen voor in streken met een koel en vochtig klimaat. Ze vreten uitsluitend grassen, zeggen en russen die groeien op een venige bodem of een bodem met een humuspakket. Ze hebben een voorkeur voor grassen met een harde structuur zoals Borstelgras (*Nardus stricta*) en Pijpestrootje (*Molinia caerulea*) (Graveland, 1988).

Overal waar de Grasuil van nature voorkomt, doet zich af en toe een plaag voor. De plaag komt dan enkele jaren achter elkaar voor in aangrenzende gebieden. Eerder werd in Nederland in 1865 in Drenthe en in 1894 in de drie noordelijke provincies een plaag van deze soort geconstateerd. In 1970 deed zich in de uiterwaarden van de Waal bij

K. Zwerver,
G. W. Heil &
J. Jonkers



Bemmel een plaag voor van de nachtvlinder *Tholera cespitis*. Deze soort is vooral in het rupsenstadium moeilijk van de Grasuil te onderscheiden, dus het is zeer goed mogelijk dat het hier ook om de laatste soort ging (Ulenberg, 1988).

In het Deelerwoud bestaat de ondergroei onder de Grove dennenopstanden voornamelijk uit Bochtige smeie. In 1986 werd er voor het eerst een kale plek in de ondergroei geconstateerd. Deze breidde zich in 1987 sterk uit. Eerst toen werd onderkend, dat het ging om vraat door de Grasuil. De vraat deed zich vooral voor onder opstanden van Grove den (*Pinus sylvestris*). In 1988 werd er opnieuw vraat geconstateerd maar nu voornamelijk op de open vlakten van het Deelerwoud.

Onderzoek

Naar aanleiding van de plaag in het Deelerwoud zijn diverse onderzoeken gedaan onder meer naar de levenscyclus van de soort en het vraatvermogen van de rups (Graveland & Berris, 1988; Berris, 1988; Grijpma, 1988).

Aanleiding voor het hieronder beschreven onderzoek was een tweetal zaken: 1. er was weinig bekend over het herstel van de bochtige smeie-vegetatie na een plaag en 2. er was weinig bekend over de gevolgen voor het organisch bodemprofiel c.q. de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem.

Een plaag kan op verschillende manieren de nutriëntenhuishouding beïnvloeden, bv. door versnelde mineralisatie als gevolg van de omzetting van plantenmateriaal in snel afbreekbaar organisch materiaal. Dit effect kan dan als een soort mestgift beschouwd worden.

Bochtige smeie vormt een belangrijk tussenstadium in de bosontwikkeling (Fanta, 1986). Als gevolg van een rupsenplaag kan dit stadium sneller voorbij gaan, waardoor de vegetatiesuccesie versneld wordt.

Locatie

Het onderzoek heeft plaatsgevonden op de Veluwe in het Deelerwoud en de Imbos (fig. 1 en 2). Beide gebieden zijn in het bezit van de Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland. De onderzoekslocatie in het Deelerwoud ligt aan de noord-westkant in de wildbaan, gedeeltelijk buiten en gedeeltelijk binnen het rustgebied van het wild. De locatie in de Imbos dient als referentie-

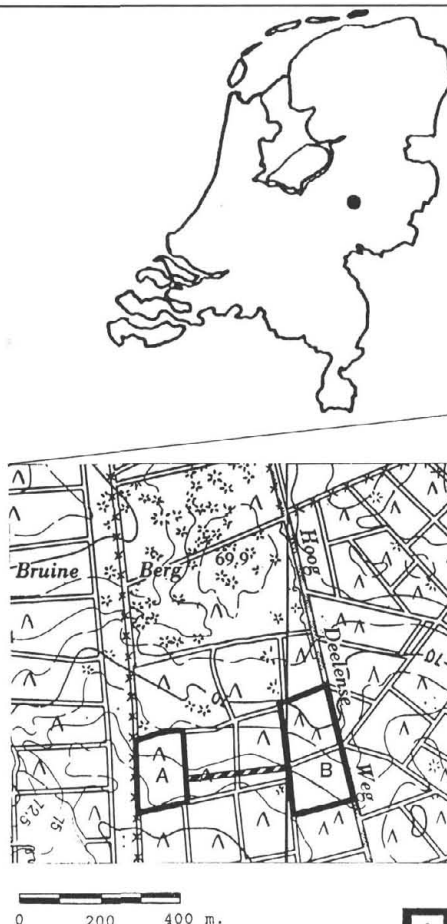


Fig. 1. Ligging van het onderzoeksgebied in Nederland.
Location of the research area in The Netherlands.

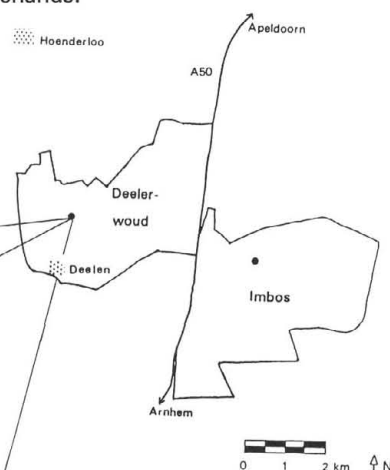


Fig. 2. Overzichtskaart met Deelerwoud in uitsnede.
Survey map.

Locaties van de aangetaste gebieden in het Deelerwoud A (1986) en B (1987) waar de bodem is bemonsterd.
A-area: affected in 1986; B-area affected in 1987.

Vegetatietranssect.

gebied. Het ligt in een gebied waar Schotse hooglanders grazen, maar de locatie wordt volgens de beheerder niet vaak gefrequentieerd. Door ons zijn geen vraatsporen aangetroffen, zodat het effect hiervan verwaarloosbaar mag worden verondersteld. De opstanden in de geselecteerde gebieden worden in de boomlaag volledig gedomineerd door Grove den. In het Deelerwoud zijn de bomen in 1917 aangeplant, in de Imbos in 1919. De bodemprofielen die zich in de loop der tijd ontwikkeld hebben, zijn geklassificeerd als haar- of holtpodzolen.

De vegetatieontwikkeling

Doordat Bochtige smeie was opgevreten, ontstonden er grote open plekken in de kruidlaag. Deze werden vervolgens snel gekoloniseerd met als belangrijkste soorten Liggend walstro (*Galium saxatile*), Schapezuring (*Rumex acetosella*) en diverse mossen.

Berris (1988) heeft in 1987 in het Deelerwoud een vegetatietranssect onderzocht. Dit transect is 250 meter lang en 5 meter breed. Het loopt van west naar oost, over wat genoemd zou kunnen

worden een tijdsgradiënt van de rupsen-vraat. Dit wil zeggen, dat de rupsen in 1986 in het uiterst westelijke deel van het transect gevreten hebben en in 1987 vanaf die plaats vretende naar het oosten zijn getrokken. Om de ontwikkeling van de vegetatie na één resp. twee jaar na vraat te onderzoeken, is het transect in 1988 opnieuw opgenomen. Hiervoor zijn proefvlakken van 5 × 5 m nauwkeurig geïnventariseerd op bedekking van de soorten en vervolgens gekarteerd.

De opnamen van 1988 verschillen over het algemeen niet sterk van de opnamen van 1987. In tabel 1 staan de drie belangrijkste soorten. In het meest westelijke deel van het transect (dat in 1986 al aangevreten is), zijn de bedekkingpercentages van Bochtige smeie in één jaar tijd verdubbeld.

In 1988 is in het onderzoeksgebied de volgende trend te constateren: de bodembedekking door Bochtige smeie neemt van west naar oost af. Deze trend komt overeen met de waarnemingen van Berris in 1987.

Er is geen geleidelijke verandering van het aantal boomzaailingen (geteld

	0		50		100		150		200		250 meter	
	west										oost	
	'87	'88	'87	'88	'87	'88	'87	'88	'87	'88	'87	'88
Bochtige smeie <i>Deschampsia flexuosa</i>	25-30	60	30-35	70	20	12	5-10	30	<1	<5	<1	<5
Liggend walstro <i>Galium saxatile</i>	2-5	2	20-25	20	15-20	25	<1	6	60	20	35	20
Schapezuring <i>Rumex acetosella</i>	<1	<1	5-10	<5	<1	<1	5	5	10	10	<1	<1

Tabel 1. Combinatie van 5 × 5 m opnamen in 1987 en 1988 langs een transect in het Deelerwoud. Getallen in procenten bedekking van het bodemoppervlak. '87 opgenomen door L. Berris, Natuurmonumenten. '88 opgenomen door J. Jonkers & K. Zwerver, UvA. Combined relevés of Berris and Jonkers & Zwerver in 1987 and 1988 respectively. Numbers as percentage cover of the soil.

	0		50		100		150		200		250 meter	
	west										*) oost	
	'87	'88	'87	'88	'87	'88	'87	'88	'87	'88	'87	'88
Loofbomen Deciduous trees	360	440	480	480	80	360	120	160	160	400	640	
Naaldbomen Pine trees	120	40	40	40	40	240	0	160	0	80	360	
Totaal	480	480	520	520	120	600	120	320	160	480	1000	

Tabel 2. Aantal boomzaailingen per hectare (op basis van 5 × 50 m opnamen) langs een transect in het Deelerwoud. '87 opgenomen door L. Berris, Natuurmonumenten. '88 opgenomen door J. Jonkers & K. Zwerver, UvA. *) Totaal verschil 1988 minus 1987. Numbers of seedlings per hectare.

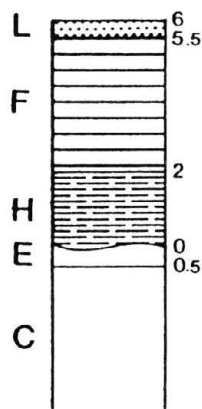


Fig. 3. Opbouw bodemprofiel. Soil profile.

- L** Litter horizont: organische horizont die relatief veel vers materiaal bevat waarvan de oorspronkelijke vorm goed te herkennen is, zoals dennenaalden, blaadjes en takjes.
- F** Fermentatie horizont: organische horizont bestaande uit meer of minder gedesintegreerde herkenbare planteresten.
- H** Humus horizont: organische horizont die bestaat uit een fijne donkerbruine substantie, resten van blaadjes e.d. zijn niet meer te herkennen.
- E** E-horizont: minerale horizont, bestaande uit zand waarin bijna geen organisch materiaal te vinden is.
- C** C-horizont: minerale horizont waarin nog geen bodemvormende processen zijn opgetreden.

in vijf vlakken van 5 × 50 m en omgerekend naar aantal exemplaren per hectare) van west naar oost te onderscheiden tussen beide jaren (tabel 2). Wel valt een algemene toename van boomzaailingen van Grove den over het hele transect te constateren. Het aantal boomzaailingen neemt toe van 160 naar 600 ex. per ha. De toename van het aantal boomzaailingen ligt met name tussen de 100 en 150 m waar 480 ex./ha zijn bijgekomen. Deze toename is toe te schrijven aan de

soorten Zachte berk (*Betula pubescens*) en Grove den. In het laatste deel van het transect, van 200 m tot 250 m, zijn Zachte berk, Grove den en Amerikaanse vogelkers (*Prunus serotina*) samen verantwoordelijk voor een toename van 320 ex./ha.

Nutriënten

In dit onderzoek werd aangenomen, dat ten gevolge van de grasuilplaag grote verstoringen in het bosecosysteem terug

te vinden moeten zijn in de nutriëntenbeschikbaarheid van het organisch bodemprofiel ongeacht de bodemsoort. Verondersteld werd, dat door de grasuilplaag de stikstofmineralisatiesnelheid en nitrificatie in aangetaste gebieden sneller zouden verlopen dan in niet-aangetaste gebieden.

Binnen het organisch bodemprofiel worden drie horizonten onderscheiden: de strooisel (litter)-, de fermentatie- en de humushorizont (Klinka et al., 1981) (fig. 3). De vorming van deze horizonten wordt bepaald door de accumulatie en omzetting van organische stof. Dit hangt af van a) de totale productie van strooisel, dat wil zeggen alle afgevalen dennenaalden, takjes, dode Bochtige smeie enz. en afgestorven wortels in het organisch bodemprofiel en b) de processen die een belangrijke rol spelen in deze horizonten. Deze processen zijn de afbraak van organische stof tot humus (humificatie) en organische en/of anorganische verbindingen (mineralisatie). Beide processen verlopen over het algemeen snel bij relatief hoge temperatuur en de aanwezigheid van voldoende vocht en micro-organismen. In deze situatie komen er veel nutriënten vrij voor de planten en zijn de organische bodemhorizonten relatief dun.

In voedselarme milieus zoals op de droge zandgronden is stikstof een beperkend element voor de plantengroei. Het komt in het systeem via atmosferische depositie en stikstofmineralisatie binnen het organisch bodemprofiel. Bij de vraat door de grasuilrups zijn veel grassen bij het bodemoppervlak doorgeknaagd en niet helemaal opgevreten. Dit heeft tot gevolg gehad, dat er veel bovengrondse delen voor afbraak beschikbaar zijn gekomen. Bovendien wordt het gegeten plantenmateriaal omgezet in de rupsen en komt als makkelijk afbreekbaar organisch materiaal in de vorm van faeces op de bodem terecht. De groene delen van de plant, die voor 1 à 2% van de droge stof uit stikstof bestaan, worden ook relatief snel afgebroken. Als de plant verder afsterft, wordt het blad bruin. Het stikstofgehalte loopt dan terug tot ½ à 1% van de droge stof. Deze stikstof is moeilijk afbreekbaar en komt langzaam vrij. Dit zou betekenen, dat de C/N verhouding (de verhouding tussen koolstof (C) en stikstof (N)) van de strooisel- en fermentatiehorizont veranderd zou moeten zijn.



F.A. Bink

Rups van de Grasuil.
Caterpillar of *Ceraapteryx graminis*.

Om vast te stellen of de grasuil-plaag inderdaad van invloed is geweest op de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem, zijn in twee aangetaste percelen (A aangetast in 1986, B in 1987) van het Deelerwoud en in het (niet-aangetaste) referentiegebied (C) in de Imbos bodemonsters genomen (tabel 3). Aan deze monsters is een aantal standaardbepalingen uitgevoerd zoals pH, vochtgehalte, elektrisch geleidingsvermogen en percentage koolstof. Verder is speciale aandacht gegeven aan fosfor en verschillende vormen van stikstof.

Om te bepalen of in het Deelerwoud de omzetting van organische stof na de plaag sneller verloopt dan in het referentiegebied is een zogenaamd incubatie-experiment uitgevoerd. Bij dit experiment worden twee bodemkolommen gestoken. Eén ervan wordt in het laboratorium direct geanalyseerd op de aanwezigheid van nitraat, ammonium en organisch stikstof. De andere kolom wordt in een bijna afgesloten buis in de bodem teruggeplaatst en 6 weken later pas geanalyseerd. Met deze opzet worden de atmosferische input, de opname door de plantenwortels en uitspoeling van stikstofcomponenten uitgeschakeld, waardoor uit de toe- en/of afname van nitraat en ammonium de netto stikstof-mineralisatiesnelheid en nitrificatie berekend kunnen worden (Tietema et al., 1986).

Uit de resultaten blijkt, dat de fer-

	niet aangetast not affected	aangetast in 1986 affected in	aangetast in 1987 affected in
Fermentatielaag	Gebied C	Gebied A	Gebied B
pH (CaCl ₂)	3,12 ± 0,18	3,03 ± 0,45	3,03 ± 0,07
C/N ratio	24,8 ± 2,1	25,1 ± 2,0	24,3 ± 2,3
N/NH ₄ ⁺ (kg.ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	1,06 ± 0,21	1,26 ± 0,63	1,78 ± 0,65
% P	0,05 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,08 ± 0,01
Netto mineralisatie (kg.ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	5,57 ± 2,85	7,85 ± 3,97	2,83 ± 2,91
Humuslaag			
pH (CaCl ₂)	2,74 ± 0,05	2,76 ± 0,05	2,79 ± 0,02
C/N ratio	24,8 ± 4,58	30,3 ± 1,41	31,5 ± 8,43
% N	1,08 ± 0,34	0,90 ± 0,24	0,73 ± 0,30
N/NH ₄ ⁺ (kg.ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	1,13 ± 0,37	1,23 ± 0,34	1,64 ± 1,04
% P	0,03 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,04 ± 0,01
Netto mineralisatie (kg.ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	5,20 ± 22,4	5,76 ± 5,21	4,04 ± 1,03

Tabel 3. Analyseresultaten, gemiddelde en standaarddeviatie, van bodemonsters per gebied.

Results of chemical analysis, mean plus standard deviation, of soil probes per area.

Fermentatielaag	A <-> B	A <-> C	B <-> C
C/N ratio	0,63	0,87	0,73
N/NH ₄ ⁺ (kg. ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	0,21	0,50	0,06
% P	0,73	0,15	0,11
Netto mineralisatie (kg. ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	0,07	0,33	0,20
Humuslaag			
C/N ratio	0,80	0,06	0,17
% N	0,43	0,41	0,16
N/NH ₄ ⁺ (kg.ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	0,49	0,64	0,41
% P	0,19	0,01	0,29
Netto mineralisatie (kg. ha ⁻¹ . cm ⁻¹)	0,51	0,34	0,41

Tabel 4. Correlaties tussen gebieden A, B en C met betrekking tot bodemparameters: resultaat statistische toetsen. P-waarde (overschrijdingskans) significant indien P < 0,05. Correlations between the areas A, B and C in relation to the soil parameters: results of the statistical tests expressed as P-values, significant for P < 0,05.

mentatielaag van de aangetaste gebieden geen significant andere C/N verhouding heeft dan die van het referentiegebied (tabel 4). Wel blijkt uit deze tabel, dat het ammoniumgehalte van de fermentatielaag van gebied B hoger is dan van C (P=0,06) en ook, alhoewel veel minder uitgesproken, dan van A (P=0,21). Dit kan verklaard worden door de periode van hergroei na de vraat. Bij A is deze hergroei-periode ca 1 jaar langer. Dat wil zeggen, dat de planten die de opengevallen plaatsen hebben gekoloniseerd, gebruik gemaakt hebben van de aanwezige extra voorraad van

makkelijk opneembare nutriënten.

De verstoring geeft waarschijnlijk een tijdelijk hoger stikstofgehalte in de bodem, zoals blijkt uit het verschil in N/NH₄ tussen gebied B en het referentiegebied, C (tabel 4). Verhoogde stikstoftoevoer wordt aanvankelijk vastgelegd in de vorm van organisch N/NH₄ en kan vervolgens door de mineralisatie vrijkomen. Dit proces verklaart het verschil in mineralisatiesnelheid tussen A en B en het significant verhoogde N/NH₄-gehalte van B ten opzichte van het referentiegebied, C.

Opmerkelijk is ook, dat het fosfor-

gehalte van gebied C zowel in de fermentatielaag als in de humuslaag lager is dan van de gebieden A en B. In de humuslaag van A is zelfs significant meer fosfor aanwezig dan in het referentiegebied, C (tabel 3 en 4). Het verhoogde fosforgehalte wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de omzetting van plantaardig materiaal in dierlijk materiaal. Het is bekend, dat dierlijke organismen in het algemeen minder fosfor vastleggen, zodat dit element weer uitgescheiden wordt in de faeces.

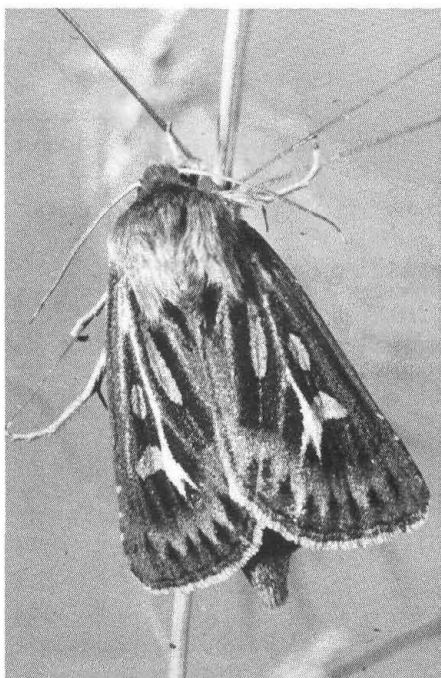
Discussie

Niet alleen in grove dennenbossen wordt de ondergroei in een bepaald stadium van de ontwikkeling gedomineerd door Bochtige smele, maar dominantie van Bochtige smele is onder andere ook in heidesystemen te zien. Of deze dominantie door een vergelijkbaar proces wordt veroorzaakt, valt niet zo te zeggen. In de heide komen Struikheide (*Calluna vulgaris*) en Bochtige smele naast elkaar voor, totdat er grote open plekken in de struikheidevegetatie ontstaan door bijvoorbeeld een plaag van het Heidehaantje (*Lochmaea suturalis*). Bochtige smele koloniseert dan deze plekken en bepaalt vervolgens het algemene vegetatiebeeld. Dit proces wordt nog eens versterkt door de toevoer van atmosferische stikstof (Heil et al., 1987).

Bochtige smele ontwikkelt zich sneller dan de overige plantesoorten, omdat Bochtige smele het hele jaar door groen is en een relatief hoge potentiële groeisnelheid heeft ten opzichte van de overige soorten in de vegetatie. Deze eigenschappen kunnen onder de gegeven omstandigheden van verhoogde stikstofmineralisatie gunstig zijn geweest voor deze soort, zodat snelle hergroei heeft kunnen plaatsvinden.

Stikstof (verbindingen) kunnen zich binden aan bodemdeeltjes, waardoor een verlaagde C/N verhouding in de aangetaste gebieden verwacht werd ten opzichte van het referentiegebied. Dit was niet het geval. De extra toevoer aan stikstof was echter gering ten opzichte van de voorraad in de verschillende horizonten, zodat hierdoor waarschijnlijk geen verschillen in C/N verhouding aangetoond zijn.

Dat de meest recente toename van boomzaailingen vooral in de oostelijke helft van het transect plaatsvindt, kan mogelijk veroorzaakt worden door het feit dat dat deel als laatste door de rup-



F. A. Bink

De Grasuil als vlinder.
'Butterfly' of *Cerapteryx graminis*.

sen is kaalgevreten. De bedekking van de bodem door Bochtige smele en andere soorten is laag, waardoor zeer waarschijnlijk gunstige kiemingscondities aanwezig zijn. Er valt met name meer licht op de bodem en de concurrentie om voedingsstoffen is sterk gereduceerd.

Natuurmonumenten streeft naar een meer gedifferentieerde vegetatie. In het Deelerwoud wil men door natuurlijke verjonging de vegetatiesuccessie in de richting van een inheems loofbos (*Quercus-Betuletum* of *Fago-Quercetum*) laten ontwikkelen. De vraat door de Grasuil kan een gunstige invloed hebben op de snelheid van de beoogde ontwikkeling. In 1988 zijn er in ieder geval meer boomzaailingen aangetroffen dan in 1987. Deze boomzaailingen worden echter vaak aangevreten door het wild. Vanuit het beheer wordt verwacht dat na de opening van de wildviaducten over de A50, de graasdruk van het wild in dit deel van het Deelerwoud af zal nemen, waardoor de jonge bomen een grotere kans hebben om volwassen te worden.

Conclusies

Bochtige smele is op diverse plaatsen in de ondergroei niet meer dominant aanwezig, maar het beeld wordt daar bepaald door Liggend walstro en Schapezuring. De vooraf opgestelde hypothese (de grasuilplaag heeft de mineralisatie versneld) houdt in, dat de mineralisatiesnelheid in de aangetaste gebieden ho-

ger zou moeten zijn dan in het referentiegebied. Deze hypothese kan op grond van onze gegevens niet verworpen worden. De gemeten netto mineralisatiesnelheid in A is hoger dan in C, maar het verschil is niet significant.

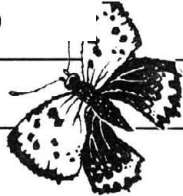
Het effect van de plaag lijkt voornamelijk te liggen in de verandering van de concurrentieverhoudingen om ruimte tussen Bochtige smele en andere plantesoorten maar ook in een (tijdelijke) verandering van de nutriëntenbeschikbaarheid in de bodem.

De resultaten van dit onderzoek laten zien, dat een grasuilplaag vooralsnog geen negatieve effecten heeft voor natuurterreinen en biedt misschien zelfs een mogelijkheid voor het beheer om vergraste heidevelden op een natuurlijke wijze te veranderen in de meer gedifferentieerde vegetaties van weleer.

Uit dit onderzoek kan geconcludeerd worden, dat grasuilplagen niet als negatief beschouwd hoeven te worden en zelfs tot een meer gedifferentieerde vegetatie kunnen leiden. Dergelijke plagen zouden dan ook niet bestreden moeten worden. Begrazing door de Grasuil blijkt zelfs effectiever te zijn dan die door de grote grazers, omdat de Grasuil meer en selectiever graast waardoor boomzaailingen een grotere kans op overleven hebben.

Literatuur

- Berris, L. B., 1988. Ontwikkeling van de vegetatie in de grove dennenbossen enkele maanden na de vraat van Bochtige smele door *Cerapteryx graminis*. In: De grasuilplaag van 1987. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw 'De Dorschkamp'. Wageningen. Rapportnr. 516: 63-72.
- Fanta, J., 1986. Primary forest succession on blown-out areas in the dutch drift sands. In: Forest dynamics research in Western and Central Europe. IUFRO-Workshop 17-20 September 1985. Wageningen: 164-169.
- Graveland, J., 1988. Ecologische waarnemingen aan de grasuilplaag in het Deelerwoud. Literatuuronderzoek, implicaties voor het beheer. In: De grasuilplaag van 1987. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw 'De Dorschkamp'. Wageningen. Rapportnr. 516: 23-38.
- Graveland, J. & L. B. Berris, 1988. Een populatie-explosie van de Grasuil in het Deelerwoud; veldwaarnemingen en implicaties voor het beheer. De Levende Natuur 89(4): 98-105.
- Grijpma, P., 1988. Parasieten, parasiteringspercentages en pathogenen van de Grasuil, *Cerapteryx graminis* (L.) (Lep., Noctuidae). In: De grasuilplaag van 1987. Rijksin-



stituut voor onderzoek in de bos- en land- schapsbouw 'De Dorschkamp'. Wageningen. Rapportnr. 516: 51-62.

Heil, G. W., D. van Dam & B. Heijne, 1987. Catch of atmospheric deposition in relation to vegetation structures of heathland. In: Ammonia and acidification. Proceedings of the EURASAP, 13-15 April 1987. RIVM Bilthoven, The Netherlands: 107-123.

Klinka, K., R. N. Green, R. L. Trowbridge & L. E. Lowe, 1981. Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia, First Approximation. Province of British Columbia, Ministry of Forests.

Tietema, A., J. J. H. M. Duysings, J. M. Verstraten & J. W. Westerveld, 1986. Estimation of actual nitrification rates in an acid forest soil. In: Proceedings ICE-conference 'Field Methods in Terrestrial Nutrient Cycling' Grange-over-sands.

Ulenberg, S. A., 1988. Identificatie van Lepidoptera met behulp van larvale kenmerken, in het bijzonder met betrekking tot *Ceraapteryx graminis* (L.) en *Tholera cespitis* (D&S). In: De grasuilplaag van 1987. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en land- schapsbouw 'De Dorschkamp'. Wageningen. Rapportnr. 516: 17-22.

Summary

Effect of the *Ceraapteryx graminis* moth on vegetation and soil of the Deelerwoud

On a local scale outbreaks of *Ceraapteryx graminis* are not rare and can stay in a particular area during several years. The caterpillars of this moth eat grasses such as *Nardus stricta*, *Molinia caerulea* and *Deschampsia flexuosa*.

In 1986 and 1987 an outbreak of this moth occurred in the central part of The Netherlands, Deelerwoud-Veluwe, and affected hundreds of hectares of a homogeneous *Deschampsia flexuosa* vegetation in a Pine forest.

In 1988 effects of the infestation of these caterpillars on vegetation and soil are studied. As a result of this infestation more seeds of *Pine* and *Birch* germinated in gaps of the *Deschampsia* vegetation. It is concluded that this plague of *Ceraapteryx graminis* resulted into a change in competition for space between *Deschampsia* and other plant species. Ultimately, this may lead to a more differentiated vegetation of a mixed forest. The infestation also resulted in a change of nutrient availability in the soil due to an extra input of organic material into the soil. Possible effects of this change in nutrient availability are discussed.

K. Zwerver, Dr. G. W. Heil & J. Jonkers
Fysisch Geografisch en Bodemkundig
Laboratorium, UvA
Dapperstraat 115
1093 BS Amsterdam

De Driehoeksmossel

(*Dreissena polymorpha*)

als biofilter

H. H. Reeders

voor het oppervlaktewater



De huidige samenleving wordt geconfronteerd met verontreinigde oppervlaktewateren. Eutrofiëring treedt op door belasting met grote hoeveelheden nutriënten. Daarnaast vormen de vele gifstoffen een groot probleem. De Driehoeksmossel kan worden ingezet in de bestrijding van deze vervuiling.

De Driehoeksmossel is een zoetwatermossel. Het is een zogenaamde 'filterfeeder': voedseldeeltjes, algen en bacteriën, worden verkregen door filtratie. Alle zwevende deeltjes $> 1 \mu\text{m}$ worden uit het water gefiltreerd (Jørgensen et al., 1984), terwijl inwendig voedselselectie plaatsvindt m.b.v. ciliën (trilharen). Oneetbare deeltjes en overvloedige voedseldeeltjes worden met mucus, een soort stug slijm, samengekit tot pellets, pseudofaeces genoemd, en weer uitgestoten via de instroomopening. Echte faeces, verteerd voedsel, ver-

Fig. 1. De Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*).

The Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) (photo: A. Bij de Vaate).

laat het lichaam via de uitstroomopening. Vanwege zijn gestreepte uiterlijk luidt de Engelse naam 'zebra mussel' (fig. 1). In het Duits is het 'Wander-muschel', vanwege zijn mobiele gedrag, m.n. in de jonge stadia. De soort komt voor in zowel rivieren als stagnante wateren (meren, kanalen e.d.) op diepten variërend van 0,5-50 m met maximale dichtheden tussen 2-10 m (Franchini, 1978) gehecht aan een harde ondergrond m.b.v. 'byssusdraden'.

De Driehoeksmossel werd pas in 1827 voor het eerst in Nederland aangetroffen in de Maas door Dreissens, aan wie de wetenschappelijke geslachtsnaam is ontleend. De soort kwam hier echter reeds in het Pleistoceen voor. De laatste ijstijd verdreef de mossel naar het gebied rond de Kaspische Zee en Zwarte Zee: een post-glaciaal refugium. In de vorige eeuw koloniseerde de soort vrijwel ge-