

Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hoge zandgronden

Arnold van den Burg
Albert Dees
Ties Huigens
Rienk-Jan Bijlsma
Rein de Waal

m.m.v. Gert-Jan van Duinen, Dick Groenendijk, Henk de Vries en Jippe van der Meulen.



Ministerie van Economische Zaken

© 2014 Directie Agro kennis, Ministerie van Economische Zaken

Rapport nr. 2014/OBN186-DZ
Den Haag, 2014

Deze publicatie is tot stand gekomen met een financiële bijdrage van het Ministerie van Economische Zaken.

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Bosschap onder vermelding van code 2014/OBN186-DZ en het aantal exemplaren.

Foto's omslag Sperwer (E. Kuis). Pop en pre-pop Kleine wintervlinder en bos met rupsenvraat (A. van den Burg).

Oplage 150 exemplaren

Samenstelling Arnold van den Burg, Stichting Bargerveen
Albert Dees, Stichting Bargerveen
Ties Huigens, Vlinderstichting
Rienk-Jan Bijlsma, Alterra
Rein de Waal, Alterra

Druk KNNV Uitgeverij/KNNV Publishing

Productie Bosschap, bedrijfsschap voor bos en natuur
Bezoekadres : Princenhof Park 9, Driebergen
Postadres : Postbus 65, 3970 AB Driebergen
Telefoon : 030 693 01 30
Fax : 030 693 36 21
E-mail : algemeen@bosschap.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (O+BN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor terreinbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In het kader van Natura 2000 worden in Europees perspectief zeldzame soorten en zeldzame vegetatietypen in Nederland beschermd. In dit rapport staan de bossen op mineralenarme zandgronden in Nederland centraal. Habitattypen die op deze gronden voorkomen zijn Oude eikenbossen (H9190) en Beuken-Eikenbos met hulst (H9120).

In bossen op mineralenarme zandbodems, zoals voormalige stuifzanden en heides, is de biodiversiteit sterk achteruit gegaan. Bij roofvogels, zoals de Sperwer, en ook bij spechten (Draaihals en Groene Specht) en de Zomertortel is dit goed te zien. Er waren aanwijzingen dat een ontoereikende voorziening van bepaalde aminozuren, de bouwstenen van eiwitten, hier een oorzaak van was. Een deel van de aminozuren die dieren nodig hebben, worden gemaakt door planten en het is bekend dat stikstofdepositie effecten heeft op de aminozuursamenstelling van planten. Daarom is in dit project onderzoek gedaan naar de koppeling van het verlies van biodiversiteit met stikstofdepositie en de daarmee gepaard gaande verzuring.

Dit rapport geeft aan dat de leefgemeenschap in een groot deel van de Nederlandse bossen op zandgrond is verarmd als gevolg van stikstofdepositie en verzuring. Een illustratie hiervan is het optreden van rupsenplagen in Zomereiken. Stikstofdepositie draagt bij aan het optreden van deze rupsenplagen, en is als zodanig ook een weerspiegeling van aantasting van het bosecosysteem.

In hoofdstuk 11 vindt u aanbevelingen voor beleid en beheer. Deze aanbevelingen dienen als een aanpak om de biodiversiteitsafname tegen te gaan. De maatregelen zijn belangrijk voor de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS) waarin herstelmaatregelen worden ontwikkeld en uitgevoerd om achteruitgang van biodiversiteit als gevolg van stikstofdepositie tot staan te brengen en om te zetten in herstel.

Ik wens u veel leesplezier.

Drs. E.H.T.M. Nijpels
Voorzitter Bosschap

Dankwoord

Gedurende het onderzoek dat als geheel in dit rapport wordt gepresenteerd, hebben een groot aantal mensen bijdragen geleverd. In de beginjaren waren dat Rob Bijlsma en Sander Kranenbarg en de mensen van Het Geldersch Landschap op de Zuidwest-Veluwe. Sinds 1996 werd de aanpak professioneler, met dank aan Rory Post (WUR), David Parkin (University of Nottingham), Jan van Diermen, Ronald Zollinger, Stef van Rijn, André Donker, Hugh Jansman, Gerard Müskens en Raymond Klaassen. Verdere verdieping vond plaats in een project bij Marcel Visser (NIOO), met Miranda Ebbers, Alwin Hut en Joep Burger als veldassistenten en Jim de Fouw, Joris Sleddens en Danielle van den Linde als stagiaires. Bij de Stichting Bargerveen is het onderzoek ondersteund door Hans Esselink, Ella de Hullu, Joost Vogels, Gert-Jan van Duinen, Toos van Noordwijk, Jan Kuper, Ankie Brock, Jaap Willems en Gijs Clements. Pim van der Heijden, Sidney Stax en Scipio van Lierop werkten in deze periode als stagiaires aan het onderzoek mee. Sinds 2003 was Peter van Geneijgen alle jaren een belangrijke kracht bij het veldwerk voor het sperweronderzoek. Veel blad- en bodemchemiemonsters werden gemeten door de mensen van het gemeenschappelijk instrumentarium van de Radboud Universiteit Nijmegen. Bijzondere steun is er voortdurend geweest vanuit het team voor bos en natuur van de Gemeente Ede: Wanda Zwart, Rinus Boortman, Jochem van Gooswilligen en Carlo van Rijswijk. Symen Deuzeman hielp de laatste jaren bij het opsporen van Sperwers. Jim van Laar gaf toestemming voor onderzoek aan zijn nestkastpopulatie met o.a. Koolmezen en Bonte Vliegenvangers in de Noord-Ginkel. Leen Moraal stelde data beschikbaar uit de databank van insectenplagen (in beheer bij Alterra). In het OBN-onderzoek naar de effecten van bodem- en bladchemie op rupsenvraat op Zomereik hebben Jippe van der Meulen en Mathilde Groenendijk een groot deel van het veldonderzoek namens De Vlinderstichting opgezet en uitgevoerd. Bij dit veldonderzoek werden zij ondersteund door diverse medewerkers en studenten van De Vlinderstichting, namelijk Sicco Ens, Kim Huskens, Menno Venema, José Kok, Rafal Wietsma, Stefan Pronk, Dick Groenendijk, Henk de Vries en Ties Huigens. Joop Woelke heeft een belangrijke bijdrage gehad in de soortdeterminatie van de rupsen die in het veldonderzoek zijn waargenomen. Willem Ellis van de Werkgroep Vlinderfaunistiek heeft de trendberekeningen voor nachtvlindersoorten in Tabel 14.5 gedaan. Vanuit het OBN-netwerk werd het project begeleid en van inhoudelijke *input* voorzien door het Deskundigenteam Droog Zandlandschap en de Expertisegroep Fauna. Verschillende mensen hebben foto's beschikbaar gesteld. Tenzij anders aangegeven zijn de foto's van de auteurs.

English summary

Forests on mineral poor soils as on former heathlands and drift sands, biodiversity has sharply decreased over the last decades. This can be exemplified by the declines of birds of prey, like the Eurasian sparrowhawk, and also woodpeckers (Green woodpecker and Wryneck), and Turtle dove. We also observed that caterpillar numbers and feeding damage on English oak in forests on former drift sands were much lower compared to for example forests on ice pushed-up ridges. Long-term studies on the bottlenecks of Sparrowhawk reproduction carried out on the Southwest-Veluwe indicated poor food quality as an important factor. Apparently, the availability of particular amino acids, the building blocks of proteins, was insufficient. Part of the amino acids that the animals require, originate from plants and it is known that nitrogen deposition affects the amino-acid composition of plants. Therefore, this project focused on the possible relationships between biodiversity loss and nitrogen deposition, and the inevitably associated acidification.

Terrestrial ecosystems that are not influenced by ground water and which are found on substrates with naturally poor buffer capacity, are highly sensitive to acidification. Examples of such ecosystems are Old oak forests (H9190) and Beech-oak forest with Poppy (H9120), for which it is difficult to design strategies to counteract the effects of acidification and nitrogen deposition. This hampers taking measures within the PAS-framework, which focuses on reducing the impact of nitrogen deposition on ecosystems.

This OBN-project centred on the following three research questions: (1) What is the mechanism by which the soil-plant interaction can be manipulated in order to restore the nutritional balance of plants and, by consequence, of herbivores (the plant-insect interaction), (2) what are the conditions (soil, deposition, possibly former management) which lead to nutritional imbalances, and (3) given the above questions what could be practical remediation strategies?

In this project we investigated soil and leaf quality of a great number of forest sites in the Dutch sandy soil areas in relationship with caterpillar feeding damage on English oak which occurs during spring. Soil quality was determined from humus types and geological origins, as well as soil chemistry. Additional data from Sparrowhawks, songbirds and insects were also included in this report, to make a stronger problem analysis. Finally, substantial literature review lead to a better understanding of the processes explaining our results, and resulted in novel aspects to be incorporated.

Examples are the varying effects of varying environmental stressors over time and air chemistry interactions between nitrogen and other pollutants.

Our research and literature review indicate that nitrogen deposition contributes to caterpillar outbursts in English oak, in response to nitrogen-richer leaves. However, caterpillars cannot take advantage of the elevated leaf-nitrogen levels, if the trees cannot assimilate the available nitrogen to amino acids and protein due to mineral shortages (like manganese).

Acidification causes shortages of plant mineral nutrients and therefore results in accumulation of non-protein nitrogen (NPN, nitrogen not converted to protein) in trees growing mineral poor soils under high atmospheric nitrogen

deposition. Although low levels of feeding damage reflect natural conditions, the mechanism behind this on mineral poor soils indicates advanced degradation of forest ecosystem quality. In soils with high buffer capacity that are neutral or alkaline, minerals, like manganese, are also less available, which also results in low feeding damage.

The limitation of nitrogen assimilation in (oak) trees, which arises as a consequence of nitrogen deposition and acidification, is also reflected in hampered protein-dependent physiological processes in insects, songbirds and Sparrowhawks, in turn causing a decline in forest biodiversity. Due to multiple interactions between nitrogen availability and other environmental stressors, reduction of sulphuric acid and heavy metal deposition may have increased the negative effects of nitrogen deposition in the Netherlands. As a result, strong effects of nitrogen deposition are still obvious, despite an overall reduction of nitrogen deposition of 30-40%. An important knowledge gap is still the characterisation of NPN and the mechanism by which NPN in plants results in problems higher up the food chain.

To restore biodiversity, it is necessary to enable trees to have proper nitrogen assimilation. There are three possible pathways to solving this problem. The first is a further reduction of nitrogen deposition, which, if enough substantial, can lead to fast recovery of tree physiology. A second option is the removal of nitrogen by extracting leaf-litter and sod-cutting. However, this also implicates the loss of other nutrients and soil organisms, which makes it necessary to enrich the soil with minerals and to assist in re-colonisation of soil organisms. Additionally, soil structure and chemistry are completely disturbed by these actions. In combination with practical problems and still high nitrogen deposition this may not be the best choice for forests with high biodiversity values. In multifunctional forests in which wood harvesting is important, nitrogen can be extracted from the ecosystem quite efficiently if tree felling occurs in late summer and trees are removed in their entirety (including small branches and leaves). The removal of other nutrients than nitrogen should be compensated by mineral additions. A third option is to lift the mineral deficiency of trees by mineral addition alone. As acidification strongly reduced mineral availability, replenishing the system with minerals is required. At the same time, the acid buffer capacity can be restored. To do so without a too large disturbance of the forest soil, vegetation and soil fauna, it may be advisable to use a slow-release agent. Additional experiments in this respect are still needed, but responses may be long-term (years to decades). If minerals are added to mineral poor soils without a further reduction of nitrogen deposition, the nutrient-poor characteristics of these forests may be lost.

Samenvatting

In bossen op mineralenarme zandbodems, zoals voormalige stuifzanden en heides, is de biodiversiteit sterk achteruit gegaan. We zien dit bij roofvogels, zoals de Sperwer, en ook bij spechten (Draaihals en Groene Specht) en de Zomertortel. Ook viel op dat de rupsenvraat op de zomereik veel lager was in stuifzandbossen in vergelijking met bijvoorbeeld stuwwalbossen. Uit langlopend onderzoek naar knelpunten voor de voortplanting van Sperwers dat werd uitgevoerd op de Zuidwest-Veluwe, kwam een gebrekkige voedselkwaliteit naar voren. Er waren aanwijzingen voor een ontoereikende voorziening van bepaalde aminozuren, de bouwstenen van eiwitten. Een deel van de aminozuren die dieren nodig hebben, worden gemaakt door planten en het is bekend dat stikstofdepositie effecten heeft op de aminozuursamenstelling van planten. Hierom hebben we in dit project onderzoek gedaan naar de koppeling van het verlies van biodiversiteit met stikstofdepositie en de daarmee gepaard gaande verzuring.

Terrestrische ecosystemen die geen invloed kennen van grondwater en bovendien een van nature matig tot slecht gebufferde bodem hebben, zijn heel erg gevoelig voor verzuring. Hierbij horen bijvoorbeeld de natuurlijke standplaatsen van Oude eikenbossen (H9190) en Beuken-Eikenbos met hulst (H9120), waarvoor het moeilijk is om beheerstrategieën te ontwerpen die de effecten van verzuring en vermisting tegengaan. Dit bemoeilijkt tevens het beleid in het kader van de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS).

Er is in dit OBN-project gewerkt aan de volgende drie onderzoeksvragen: (1) Via welk mechanisme kan de bodem-plant interactie bijgestuurd worden, zodat herstel optreedt van de voedingsbalans van planten en vervolgens ook van de daarvan afhankelijke fauna (plant-insect interactie), (2) Onder wat voor omstandigheden (bodem, depositie, evt. maatregelen in verleden) treedt een verstoorde voedingsbalans op en (3) Gegeven de twee bovenstaande vragen, wat zijn mogelijke praktische maatregelen?

In het onderzoek zijn de relaties onderzocht tussen de bodem- en bladkwaliteit van een groot aantal bossen op de Nederlandse zandgronden in relatie tot het optreden van rupsenvraat bij de Zomereik in het voorjaar. Het begrip 'bodemkwaliteit' is hierbij benaderd vanuit de humus- en bodemtypologie, alsook vanuit de bodemchemie. In de probleemanalyse die ten grondslag ligt aan deze rapportage zijn gegevens van het sperweronderzoek toegevoegd, alsook extra gegevens van zangvogels en insecten. Tenslotte heeft er ook veel literatuuronderzoek plaatsgevonden om meer inzicht te krijgen in de processen die ten grondslag liggen aan onze bevindingen en om een aantal vernieuwende facetten in de probleemanalyse te betrekken. Voorbeelden hiervan zijn de wisselende effecten van de veranderende milieubelasting in bossen over de tijd van stikstof en andere vervuilende stoffen.

Op basis van het onderzoek en de literatuurstudie blijkt dat stikstofdepositie bijdraagt aan het optreden van rupsenplagen in Zomereiken, doordat het eikenblad stikstofrijker wordt. Rupsen kunnen echter niet van het hogere stikstofaanbod gebruik maken, als de bomen door minerale nutriëntengebreken (zoals mangaan) het stikstof niet tot aminozuren en eiwitten kunnen verwerken. Verzuring draagt bij aan mineralentekort en

werkt hierdoor op mineralenarme bodems, onder hoge stikstofdepositie, de ophoping van non-protein stikstof (NPN, stikstof dat niet in eiwitten wordt ingebouwd) in de hand. Hoewel weinig rupsenvraat de natuurlijke situatie is, is het onderliggende mechanisme in bossen op mineralen arme bodems juist een teken van verregerende aantasting van de kwaliteit van het bosecosysteem. Op sterk gebufferde, neutrale tot basische bodems daarentegen zijn veel mineralen, waaronder mangaan, verminderd beschikbaar, waardoor de rupsenvraat daar ook laag is.

De problemen in de stikstofassimilatie bij (eiken)bomen, die ontstaan door stikstofdepositie en verzuring, zetten zich door in eiwit-afhankelijke processen bij insecten, zangvogels en roofvogels, waardoor de biodiversiteit van de bossen is gedaald. Doordat er interacties zijn tussen stikstof en andere vervuilende stoffen in de lucht, zijn met het sterk terugdringen van de deposities van zwavelzuur (en verwante verbindingen) en zware metalen de effecten van stikstofdepositie in Nederland mogelijk vergroot. Hierdoor zijn er nu nog altijd sterke effecten van stikstofdepositie, terwijl de depositie al wel met 30-40% is afgenomen. Een belangrijke kennislacune behelst de precieze karakterisering van het NPN en het mechanisme via welke het NPN leidt tot problemen hogerop in de voedselketen.

Voor herstel van de biodiversiteit is het noodzakelijk dat de stikstofassimilatie in de bomen weer normaal kan verlopen. Hiervoor zijn drie mogelijke oplossingsrichtingen. De eerste is het terugdringen van de stikstofdepositie, wat, mits in voldoende mate uitgevoerd, al snel kan leiden tot herstel van de fysiologie van de bomen. De tweede optie is het verwijderen van stikstof uit het bos door strooiselroof of plaggen. Hiermee worden echter ook andere nutriënten en biota uit het bos afgevoerd, waardoor bemesting en enten noodzakelijk zijn. Bovendien wordt de bodemopbouw en -chemie door deze maatregelen ernstig verstoord. Gecombineerd met praktische knelpunten en de nu nog hoge stikstofdepositie, lijkt dit geen verstandige keuze voor bossen met hoge natuurwaarden. In multifunctionele bossen waar houtoogst een belangrijke rol speelt, kan stikstof effectief uit het bos worden verwijderd door bomen met takhout (en blad in het najaar) af te voeren. De afvoer van andere voedingsstoffen zou dan ook met bosbemesting gecompenseerd moeten worden. De derde optie is het opheffen van mineralenlimitatie van bomen door extra bemesting. Omdat door de verzuring het mineralenaanbod sterk is verlaagd, lijkt het aanvullen hiervan gewenst. Hierbij kan tegelijkertijd de zuurbuftercapaciteit hersteld worden. Om dit te doen zonder een te grote verstoring van de bosbodem, vegetatie en bodemfauna te veroorzaken, is het raadzaam bosbemesting toe te passen met *slow-release* bronmateriaal. Extra experimenten zijn hiervoor gewenst, maar de responstijden van het systeem zijn lang (jaren tot decennia). Als mineralen aan mineralenarme bodems worden toegevoegd zonder terugdringing van de stikstofdepositie bestaat echter het risico dat het voedselarme karakter van de bossen verloren gaat.

Inhoudsopgave

Dankwoord

Summary

Samenvatting

Inhoudsopgave	9
1 Projectomschrijving	13
1.1 Aanleiding voor het onderzoek	13
1.2 Doelstelling	14
1.3 Onderzoeksvragen	15
2 Leeswijzer	16
3 Een korte geschiedenis van de milieubelasting op bossen	17
3.1 Verzuring	17
3.2 Vermesting	17
3.3 Depositie van zware metalen	18
4 Sperwers op de Zuidwest-Veluwe	20
4.1 Populatieontwikkeling	20
4.2 De kwaliteit van de eieren	22
4.3 Problemen bij Sperwers en in andere lagen van het ecosysteem	26
5 De ecologie van de Zomereik	31
5.1 Ecofysiologie van Zomereiken	31
5.1.1 Ammonium of nitraat?	31
5.1.2 De bladontwikkeling	32
5.2 Rupsen op Zomereiken	33
5.2.1 De faunagemeenschap op eiken	33
Box 1. Het model Zomereik – Kleine wintervlinder in fenologisch onderzoek	34
5.2.2 Lange termijn trends	39
5.2.3 Vraatverdeling over de boom	40

Verzuring, vermisting en rupsenvraat op Zomereik	42
5.3	Verzuring, vermisting en bodemkwaliteit 42
5.3.1	Wat is bodemkwaliteit? 42
5.3.2	Aantasting van de bodemkwaliteit door verzuring en vermisting 43
5.4	Bodemkwaliteit en rupsenvraat 44
5.4.1	Landelijke trends in relatie tot bodemtypen en humusvormen 44
5.4.2	Relaties tussen rupsenvraat en de chemische bodemsamenstelling 47
6	De boom als schakel tussen bodemkwaliteit en rupsenvraat 53
6.1	Mycorrhiza's 53
6.2	De bladkwaliteit van eikenbomen en rupsenvraat 54
6.2.1	De bladontwikkeling in het voorjaar 54
6.2.2	Fenolen en tanninen als antivraatstoffen 61
6.2.3	De elementaire samenstelling van het blad 62
6.2.4	De stikstofassimilatie 65
7	Van rupsenvraat naar roofvogels 68
7.1	De vorm van NPN: de sleutel tot het mechanisme? 68
7.2	Het tijds kader 70
8	Opschaling naar het bosecosysteem 72
8.1	Is er verstoring van de eiwitassimilatie in andere plantensoorten? 72
8.2	Effecten van verzuring en vermisting op de bodemvegetatie 73
9	Conclusies en synthese 75
10	Aanbevelingen voor beleid en beheer 76
10.1	Niets doen 76
10.2	Terugdringen van stikstofdepositie 77
10.3	Herstel van de mineralenbeschikbaarheid 77
10.4	Afvoeren van stikstof uit het bos 79
10.5	Beantwoording van de onderzoeksvragen 82
11	Kennislacunes 84
12	Literatuur 85
13	Appendices: Achterliggende datasets 96
13.1	Sperwers op de Zuidwest-Veluwe 96
13.1.1	Inventarisatie en populatie-index 96
13.1.2	Opvolgen broedgevallen en bepaling legselgrootte 96
13.1.3	Eikwaliteit 97

13.1.4	Het volgen van het lichaamsgewicht en de borstspier van Sperwerwijfjes	99
13.2	Bonte Vliegenvangers en Koolmezen	101
13.3	De eerste onderzoeken aan insecten: populaties en overleving	103
13.3.1	Methoden	103
13.3.2	Resultaten	103
13.4	Vitamine B2 in bladeren en insecten	105
13.4.1	Methoden	105
13.4.2	Resultaten	105
13.5	Rupsenvraat: scores en soorten	107
13.5.1	Het meten van de bladvraat	107
13.5.2	Resultaten en discussie	108
13.6	Bodemtypologie en rupsenvraat	114
13.6.1	Inleiding	114
13.6.2	Materiaal en methoden	114
13.6.3	Bodem- en humusprofielbeschrijvingen voor (een selectie) van steekproefpunten	116
13.7	Bodemchemie en rupsenvraat	117
13.7.1	Case-study en correlatieve studie	117
13.7.2	Bodemchemie	117
13.8	Bladchemie en rupsenvraat	119
13.9	Veldexperimenten met minerale aanrijking van de bodem	120
13.9.1	Bemestingsexperiment	120
13.9.2	Bemestingsexperiment in combinatie met plaggen	127

1 Projectomschrijving

1.1 Aanleiding voor het onderzoek

Verzuring en vermesting hebben ontegenzeggelijk een grote impact op het functioneren van tal van Nederlandse ecosystemen (bijv. Galloway 1995, Bobbink *et al.* 1998, Kros *et al.* 2008). In veel gevallen gaat dit gepaard met een voortdurend verlies aan biodiversiteit. Niet alle typen ecosystemen zijn even gevoelig voor aantasting door verzuring en stikstofdepositie. Terrestrische ecosystemen die geen invloed kennen van grondwater en bovendien een van nature matig tot slecht gebufferde bodem hebben, zijn heel erg gevoelig. Hierbij horen bijvoorbeeld droge heiden en droge bossen. Voor de natuurlijke standplaatsen van Oude eikenbossen (H9190) en Beuken-Eikenbos met hulst (H9120) is het moeilijk om beheerstrategieën te ontwerpen die de effecten van verzuring en vermesting tegengaan. Dit bemoeilijkt tevens het beleid in het kader van de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS).

Een deel van het probleem is dat we de samenhang tussen verzuring en vermesting enerzijds en het verlies van biodiversiteit anderzijds nog niet precies begrijpen, speciaal voor de fauna. Hierdoor is het moeilijk om in te schatten aan welke knoppen een beheerder zal moeten draaien om tot een zinvolle herstelstrategie te komen. Onderzoek aan Sperwers in bossen op de Veluwe (waarvan in dit rapport ook de resultaten zullen worden besproken) heeft laten zien dat de voedselkwaliteit voor deze dieren een limiterende factor geworden is. Ook vlinderrupsen op Zomereiken lijken in hun voorkomen door de voedselkwaliteit beperkt te worden. Door de koppeling tussen verzuring en vermesting en de aantasting van de voedselkwaliteit te begrijpen, kan mogelijk een herstelstrategie worden ontworpen die deze knelpunten voor de fauna opheft. Maatregelen die niet leiden tot een herstel van de voedselkwaliteit zullen niet leiden tot herstel van de leefgemeenschap van het bos.

Vanuit het onderzoek in heidesystemen, is duidelijk geworden dat zuurgraad, ammoniumconcentratie en organische stof gehalte van de bodem sleutelfactoren zijn voor de waardplantkwaliteit (in afwezigheid van plagbeheer, waarbij ook fosforlimitatie optreedt) (Vogels *et al.* 2011). Er zijn mogelijk parallellen tussen processen in heidegebieden en bossen, waardoor de resultaten uit het heideproject een extra referentiekader bieden voor het bossenonderzoek en *vice versa*.

De laatste decennia hebben zich opvallende veranderingen in de fauna van de droge bossen voltrokken. Een in het oog springende verandering die mogelijk direct of indirect met verzuring en vermesting samenhangt is de sterke achteruitgang van roofvogels (Van den Burg 2002, Van den Burg & Van Geneijgen 2006). Ook de mieren-specialisten, zoals de Groene Specht en de Draaihals zijn sterk achteruit gegaan in bossen op mineralen arme bodems, zoals op de Veluwe (SOVON 1987, SOVON 2002, www.SOVON.nl). Het valt dus ook te verwachten dat mierenpopulaties gevoelige klappen te verduren hebben gekregen en hier zijn vanuit sommige bosgebieden ook aanwijzingen voor. Ook van de zware klappen die de Zomertortel nu te verduren krijgt, zijn

de voortekenen al te zien in de vergelijking tussen de SOVON-atlassen van 1987 en 2002. Uit deze vergelijking blijkt dat gedurende de jaren 1990 de Veluwe als broedgebied voor deze duif sterk heeft afgedaan. Uit langtermijn trends van macronachtvlinders, die op basis van de Landelijke database 'Noctua' zijn berekend, blijkt ook dat veel soorten sinds begin jaren 1980 achteruit zijn gegaan (Groenendijk & Ellis 2011, Ellis *et al.* 2013).

Vanwege beperking in de middelen en het verkrijgen van de meest directe relaties met mogelijk herstelbeheer is het onderzoek dat in het kader van het OBN is uitgevoerd ingeperkt. De eerste beperking is dat alleen de onderkant van de voedselketen in het onderzoek is betrokken, van bodemkwaliteit via bladchemie naar rupsenvraat. In dit rapport vindt echter totale integratie plaats met deze en andere relevante datasets, zodat ook de effecten op hogere niveaus in de voedselketen zover mogelijk duidelijk worden. Deze datasets zijn verkregen uit onderzoek van 1989 tot heden, met financiële bijdragen van de University of Nottingham, Technologiestichting NWO-STW (via het NIOO) en de Gemeente Ede. De tweede beperking is het bestuderen van een model boomsoort, te weten de Zomereik, in plaats van alle mogelijke boomsoorten. Hoewel het onderzoek zich vooral richt op eikenbossen, zullen we de relevantie van onze bevindingen bespreken op het niveau van het gehele boscysteem.

In Nederland komen eikenbossen voor op een variatie aan grondsoorten van voedselarm tot voedselrijk. Daardoor zijn er locaties waar de basenverzadiging van de bodem zeer gering is, omdat het van nature zeer arme gronden zijn en/of omdat er door depositie een aanzienlijke verzuring heeft plaats gehad. Ook zijn er locaties op van nature rijkere gronden met een hoge basenverzadiging in de bodem. Deze variatie levert verschillende uitgangssituaties om de relatie tussen de basenverzadiging van de bodem en het voorkomen van een goede waardplantkwaliteit te onderzoeken. Hiernaast is er variatie in de mate waarin stikstofdepositie heeft plaatsgehadt of nu nog plaatsvindt, waardoor ook de effecten van stikstofdepositie onderzocht kunnen worden.

De toestand van het Nederlandse bos is betrekkelijk recent in kaart gebracht door het Meetnet Functievervulling Bos (Vijfde bosstatistiek; Dirkse *et al.* 2007). Op de betreffende locaties zijn de bosstructuur en soortensamenstelling goed bekend (maar niet de bodemcondities). Dit meetnet is dan ook als uitgangspunt gebruikt voor het selecteren van onderzoeklocaties.

1.2 Doelstelling

De doelstelling van het OBN-onderzoek is het ontrafelen van de relaties tussen verzuring, vermesting, mineralenrijkdom van de bodem, waardplantkwaliteit en rupsenvraat in bossen van de arme zandgronden, zodat op basis van deze inzichten een herstelstrategie voor de biodiversiteit in deze bossen ontworpen kan worden.

In deze rapportage is deze doelstelling verbreed, door ook effecten op hogere trofische niveaus in de voedselketen bij de probleemanalyse te betrekken. Deze verbreding helpt bij het inzichtelijk maken van effecten op ecosysteemniveau. In de tweede plaats is de tijdsas waarop de effecten van verzuring en vermesting zichtbaar zijn geworden bij het onderzoek betrokken. Mogelijke mechanismen voor het functioneren van aangetaste ecosystemen

moeten ook getoetst kunnen worden aan de (sterk) wisselende effecten die over de laatste decennia zijn waargenomen.

1.3 Onderzoeksvragen

De volgende onderzoeksvragen zijn geformuleerd:

1. Via welk mechanisme kan de bodem-plant interactie bijgestuurd worden, zodat herstel optreedt van de voedingsbalans van planten en vervolgens ook van de daarvan afhankelijke fauna (plant-insect interactie)?
2. Onder wat voor omstandigheden (bodem, depositie, evt. maatregelen in verleden) treedt een verstoorde voedingsbalans op?
3. Gegeven de twee bovenstaande vragen wat zijn mogelijke praktische maatregelen?

2 Leeswijzer

Gedurende dit project zijn nieuwe datasets verzameld, oude datasets opnieuw geanalyseerd en geïnterpreteerd en zijn heel veel bronnen geraadpleegd om alle resultaten te kunnen duiden. De verschillende facetten die aan bod komen in deze rapportage zijn ook sterk multidisciplinair: van fysiologie van dieren en planten tot lucht- en bodemchemie en populatiedynamica.

Gegevens uit al deze disciplines worden met elkaar in verband gebracht om zicht te krijgen op de causale verbanden die geleid hebben tot veranderingen in het boscysteem. Hierom is er gekozen om dit rapport thematisch op te zetten en niet als verzameling afzonderlijk besproken datasets die vervolgens in een synthese uitmonden. De aard van de verzamelde datasets is terug te vinden achterin het rapport in de vorm van appendices.

Het rapport geeft eerst in het kort een overzicht van de veranderingen in de milieubelasting van verzurende en vermestende stoffen en depositie van zware metalen. Dit overzicht dient zowel als tijds kader als inhoudelijk kader voor de richting waarin datasets zijn uitgewerkt en literatuur is verzameld. Vervolgens vindt u een hoofdstuk over Sperwers op de Zuidwest-Veluwe. Het onderzoek aan deze vogels is de bron geweest voor deze en enkele andere (OBN-) studies waarin wordt geprobeerd de effecten van verzuring en vermesting op de voedselkwaliteit voor fauna vast te leggen. Centraal in het praktisch onderzoek wat in het kader van dit project is uitgevoerd staat de Zomereik. Hierom wordt het volgende hoofdstuk aan de ecologie van deze boomsoort besteed. Dit hoofdstuk is tevens de opmaat voor het volgende hoofdstuk waarin de effecten van verzuring en vermesting op de fysiologie en ecologie van de Zomereiken wordt besproken. De analyse van bodemchemische parameters op de Zomereik in relatie tot vraat van vliederrupsen zult u ook in dit hoofdstuk terugvinden. In het volgende hoofdstuk staat de eikenboom zelf centraal: de bladontwikkeling en bladkwaliteit worden besproken in relatie tot rupsenvraat. In hoofdstuk 8 wordt vervolgens een doorkijkje gegeven hoe het huidige begrip van de fysiologie en ecologie van de eikenbomen door zou kunnen werken tot in de top van de voedselketen, zoals de Sperwers waarmee het onderzoek is begonnen. Nu bestaat het bos niet alleen uit eikenbomen. Hierom wordt, zonder uitputtend te zijn, in hoofdstuk 9 besproken hoe de resultaten van deze studie op de schaal van het gehele boscysteem uit zouden kunnen pakken. In de synthese en conclusies die hierna volgen, worden puntsgewijs de belangrijkste inzichten nogmaals naar voren gehaald, zodat hieruit de belangrijkste kennislacunes volgen. Tot slot worden de beleids- en beheersimplicaties aangegeven van de huidige kennis, met speciale aandacht voor het herstel van door verzuring en vermesting aangetaste boscystemen.

3 Een korte geschiedenis van de milieubelasting op bossen

Om verzuring en vermisting te introduceren, zetten we deze begrippen hier op een tijdsbalk. We zullen uiteindelijk de resultaten van de hele studie afzetten tegen deze tijdsbalk om te zien of we de opeenvolging van veranderingen in het ecosysteem ook kunnen begrijpen aan de hand van de tijdsvolgorde van veranderingen in de milieubelasting.

3.1 Verzuring

Als er in dit rapport over verzuring wordt gesproken, wordt hiermee (tenzij anders aangegeven) de antropogene verzuring van de bodem bedoeld, die voortkomt uit de emissie en depositie van verzurende stoffen (bijv. Ulrich 1986). Sinds het begin van de industrialisatie en het gebruik van zwavelhoudende fossiele brandstoffen (kolen en vooral stookolie; Van Zanden & Verstegen 1993) is de emissie van zwavel in de atmosfeer toegenomen. De zwavelverbindingen (vaak SO₂) reageren in de lucht tot zwaveligzuur en zwavelzuur dat neerslaat op het aardoppervlak als droge en natte depositie. Zwavelzuur is een sterk zuur dat dus een sterk verzurend effect heeft op de bodem (Ulrich 1986). De 'zure regen' heeft de boskwaliteit sterk aangetast. Om dit een halt toe te roepen, zijn er vanaf eind jaren 1970 in Nederland maatregelen genomen om de zwaveluitstoot te reduceren. Hierdoor nam de zwaveluitstoot en ook de depositie van zwavelzuur in Nederland gedurende de jaren 1980 sterk af (Buijsman *et al.* 2010). Hoewel de regen minder zuur werd en het begrip 'zure regen' in de vergetelheid raakte, zijn we tot op de dag van vandaag nog niet van verzurende depositie verlost. Ook nu nog is er sprake van zure depositie in Nederland als gevolg van stikstofdepositie (Buijsman *et al.* 2010).

Door de jarenlange verzuring zijn grote hoeveelheden mineralen uit zandige bosbodems uitgespoeld (tot 50% van het oorspronkelijke aanbod; Mol *et al.* 2003). Met deze 'erfenis uit het verleden' hebben we nu ook nog te maken in veel droge bossen op zandige bodems.

3.2 Vermesting

Vanaf de jaren 1960, met het sterk opschalen van de landbouwproductie (zowel door een verdubbeling in het gebruik van kunstmest per hectare als explosie van het aantal gehouden dieren; Van Zanden & Verstegen 1993), nam de emissie van ammoniak in Nederland sterk toe (Asman & Drukker, 1988). In de jaren 1970 en 1980 zijn de emissie en depositie van stikstof een

zeer ernstig milieuprobleem geworden in Nederland (Van Zanden & Verstegen 1993). Als gevolg van op handen zijnde regelgeving (de meststoffenwet van 1987) breidde het aantal varkens en kippen zich tussen 1984 en 1987 uit met nog eens respectievelijk 28 en 18 procent. Daarna stabiliseerde de mestproductie op een zeer hoog niveau (Van Zanden & Verstegen 1993). Ammoniak werkt als een meststof voor planten. In de gasfase wordt ammoniak via de huidmondjes opgenomen en in het blad geassimileerd (Asman *et al.* 1998). Er wordt via de huidmondjes echter ook ammoniak 'uitgeademd'. De balans tussen opname en afgifte is afhankelijk van de ammoniakconcentraties en weersgesteldheid, met name temperatuur en luchtvochtigheid (Asman *et al.* 1998).

Hoewel ammoniak een base is, leidt de emissie ervan naast vermisting ook tot verzuring, omdat het in de lucht en vochtige oppervlakken snel reageert tot ammonium (afhankelijk van de aanwezigheid van zuren) (voor nadere detaillering voor de luchtchemie zie Renard *et al.* 2004). Het ammonium dat als gevolg van depositie in de bodem komt, is een zwak zuur en heeft als zodanig een verzurend effect op de bodem. Bovendien wisselen bomen bij de opname van ammonium het ammoniumion uit tegen een proton, waardoor de bodem sterk verzuurt (Thomas & Hilker 2000).

Andere meststoffen zijn stikstofoxiden (NO_x), die vrijkomen bij verbrandingsprocessen in de industrie en het verkeer. Nitraat (NO_3^-) is een bekende meststof die veel door planten wordt opgenomen. Deze meststof heeft op zichzelf geen verzurende werking, maar is in de lucht vaak aanwezig als salpeterzuur (HNO_3) (Baek *et al.* 2004, Renard *et al.* 2004), wat een sterk zuur is.

De stikstof die de kern vormt van het NO_x , ammoniak en ammonium is een belangrijke meststof. Zeker op de van nature stikstofarme bodems die centraal staan in dit rapport, betekende de stikstofdepositie extra groeikansen voor planten. Dit kon enige tijd zo doorgaan, totdat andere plantenvoedingsstoffen beperkend werden voor de plantengroei.

In 1990 was er nog steeds sprake van stikstofaccumulatie in de bodem (De Vries 1994). De stikstofdepositie steeg echter nog door tot medio jaren 1990. Sindsdien is de stikstofdepositie in Nederland gemiddeld met 30% gedaald (De Ruiter *et al.* 2006), maar het laatste decennium is de stikstofdepositie stabiel te noemen (Buijsman *et al.* 2010). Dit niveau is echter nog veel te hoog om kans te maken op een herstel van de oorspronkelijke stikstoflimitatie in bosgebieden. Ten opzichte van open landschappen vangen bossen relatief veel luchtvervuiling in, waaronder stikstof.

De Zuidwest-Veluwe, waar een belangrijk deel van het hier gepresenteerde onderzoek zich afspeelt, is één van de gebieden, waar nu nog hoge stikstofdepositiewaarden worden gemeten (De Haan *et al.* 2008), vanwege de ligging pal oostelijk van een intensief agrarisch gebied waar veel emissie plaatsvindt (Buijsman *et al.* 2010).

3.3 Depositie van zware metalen

Een ander milieuprobleem dat we in Nederland hebben gehad, is de uitstoot en depositie van zware metalen, zoals cadmium, lood, kwik, mangaan, chroom en zink. De uitstoot komt grotendeels voor rekening van industriële processen en heeft na de oorlog een toename gezien tot begin jaren 1990. Daarna is de uitstoot en de depositie sterk gedaald, meestal met 75% of meer tot begin jaren 2000. Dit lage niveau is sindsdien gehandhaafd (Mennen *et al.* 2010).

Depositie van zware metalen remt verteringsenzymen in de bodem, waardoor de strooiselafbraak afneemt en hiermee ook de snelheid van stikstofmineralisatie. Dit proces verlaagd dus de stikstofbeschikbaarheid van planten (Aber *et al.* 1989) en werkt tegen de vermesting in. In dit onderzoek komt mangaan in het bijzonder aan bod. In Vlaanderen is de Mn depositie in twee natuurgebieden sinds 2003 nog eens met ongeveer 30% gedaald, tot waarden van 12 en 35 $\mu\text{gr}/\text{m}^2/\text{jaar}$ in 2010 (Kenniscentrum InfoMil).

4 Sperwers op de Zuidwest-Veluwe

4.1 Populatieontwikkeling

Tot in het begin van de jaren 1970 was de roofvogelstand in Nederland erg laag (Bijlsma 1993). Gedurende de eerste decennia van de vorige eeuw kwam dit vooral door roofvogelvervolging. In de jaren 1960-1970 veroorzaakte het gebruik van insecticiden zoals DDT en Dieldrin een heel laag broedsucces van roofvogels, doordat de eischalen onder invloed van deze gifstoffen te dun waren om te bebroeden (bijv. Newton & Bogan 1974, Newton *et al.* 1999). De bescherming van roofvogels en het verbieden van het gebruik van de genoemde organo-chloorverbindingen leidden ertoe dat de roofvogelstand in de periode 1975 - 1985 sterk toenam. Eind jaren 1980 vlakke de groei af. Bovenstaande beschrijving van de roofvogelstand in Nederland geldt ook voor de stand van roofvogels op de Zuidwest-Veluwe (Bijlsma 1993). Begin jaren 1990 waren broedende Sperwers in alle bossen op de Zuidwest-Veluwe een gewoon verschijnsel. In alle boscomplexen leverden de nesten ook uitgevlogen jongen op. Dit verandert sterk in het daarop volgende decennium. Grofweg tweederde van de broedpopulatie verdwijnt uit het gebied (Van den Burg 2002). Dit kwam vooral door de spectaculaire afname van Sperwers in de oostelijke helft van de Zuidwest-Veluwe, terwijl de Sperwers aan de westzijde zich handhaafden (Fig. 4.1, par. 14.1).

Gedurende de afname van Sperwers werden territoria niet zonder meer van het ene op het andere jaar verlaten. Het bleek voor sperwerwifjes niet meer mogelijk om eieren te produceren: vaak waren territoria bezet, werd er een nest gebouwd en werd er in het broedbos geruid, maar verschenen er geen eieren in het nest (Van den Burg 2002). De voor de hand liggende interpretatie hiervan is een voedingsprobleem, in hoeveelheid of kwaliteit. Doordat Sperwers in de regel verhuizen als ze op een bepaalde locatie niet succesvol zijn geweest, raakten de territoria vacant. De lege plekken werden zelden door andere broedvogels herbezet, waardoor de broedpopulatie instortte. Tot aan de dag van vandaag zijn er wel Sperwers in de oostelijke bossen van de Zuidwest-Veluwe, maar het komt nog maar zelden tot broedpogingen.

Omdat er een groot verschil is in populatieontwikkeling tussen de west- en oostkant van de Zuidwest-Veluwe dringt een vergelijking van het habitat zich op. De westkant van de Zuidwest-Veluwe wordt gedomineerd door een stuwwal met een grindrijke bodem. Een groot deel van de stuwwal is gedurende de laatste eeuwen continu bebost geweest (Bouwer 2008). Sperwers die hier hun territorium hebben, jagen zowel in de bossen als in de bebouwde kommen van bijvoorbeeld Ede en Bennekom en het landbouwgebied dat tegen de Veluwe aanligt. Het oostelijk deel bestaat vooral uit verspoeld materiaal van de stuwwal (sandr), waarop ook dekzand is afgezet. Dit gebied heeft een historie als heideterrein met verspreid voorkomende stuifzanden. Het agrarisch gebruik van de heideterreinen, waarbij vooral voedingsstoffen werden afgevoerd, heeft ertoe geleid dat de bodem veel armer is geworden aan mineralen en bufferstoffen (Vogels *et al.*

2011). De bufferstoffen beschermen de bodem tegen grote schommelingen in de zuurgraad.

Hoewel de verschillen in habitat groot zijn, is het niet eenvoudig om deze verschillen direct via een causaal mechanisme te koppelen aan de verschillen in populatiedynamica van de Sperwers. Met de stand van Sperwers gingen ook andere roofvogelsoorten, zoals de Havik, in aantallen achteruit. Zangvogels, die de voornaamste prooien zijn van Sperwers, lieten geen grote aantalsveranderingen zien (Van den Burg 2002).

Ook de timing van de achteruitgang van de Sperwer bood geen directe aanknopingspunten om de achteruitgang zelf te verklaren. In de jaren 1980 leidde de sterke verzuring van de bossen door depositie van zwavelzuur tot problemen met de kalkvoorziening en eischaalkwaliteit van zangvogels (Graveland & Gijzen 1994, Graveland *et al.* 1994). Door het terugdringen van de verzurende zwaveldepositie gedurende de jaren 1980, kwam er weer meer calcium in oploop in de bossen. Dit herstel komt niet voort uit de verwerking van moedermateriaal, maar door calciumaccumulatie in het blad en, na de bladval, in de organische laag van de bodem (*cf.* Vogels *et al.* 2011 voor heidegebieden, *cf.* Kemmers *et al.* 2007). Door de verminderde uitspoeling van calcium als gevolg van de lagere zuurdepositie verdwenen de problemen in de kalkvoorziening van zangvogels begin jaren 1990. Ten opzichte van de jaren 1980 leek de situatie zich dus juist te verbeteren. Waarom dan toch de daling in de sperweraantallen in de jaren 1990?

Om meer te weten te komen over de achtergronden van de terugval van de populatie heeft het onderzoek zich toegespitst op beperkende factoren in de reproductie van de overgebleven Sperwers in het westen van de Zuidwest-Veluwe en incidentele broedgevallen in de heide- en stuifzandbossen.

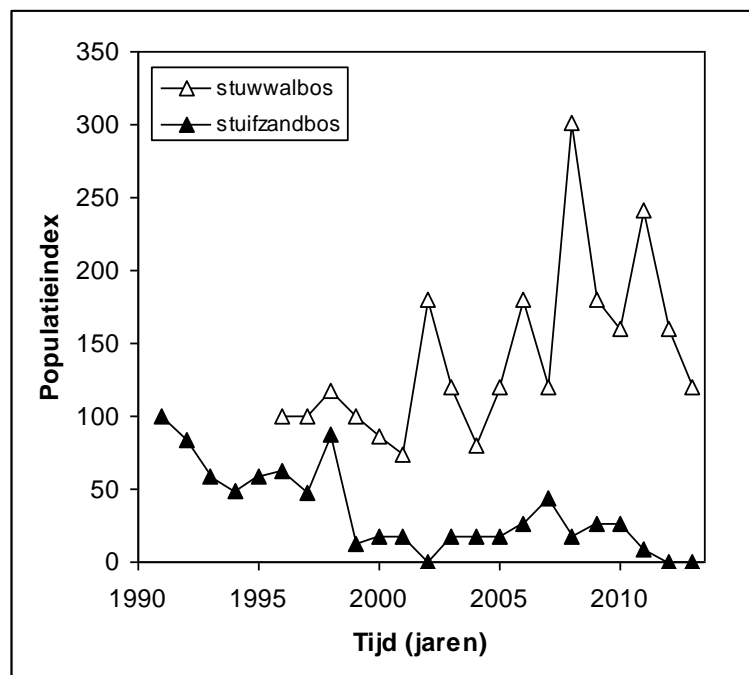


Fig. 4.1: Populatietrends van sperwers op de Zuidwest-Veluwe, opgesplitst voor bossen op stuwwallen en voormalige heide- en stuifzandbodems. Met name in de heide- en stuifzandbossen lijkt het habitat niet meer toereikend voor Sperwers.

Fig. 4.1: Population trends of Sparrowhawks on the Southwest-Veluwe on the ice-pushed ridge (stuwwalbos) and former heathlands and drift sands (stuifzandbos). Especially in the latter category, habitat quality seems to have deteriorated for Sparrowhawks.

4.2 De kwaliteit van de eieren

Om beperkende factoren bij de voortplanting op te sporen, werden onder andere niet-uitgekomen eieren verzameld. Afgestorven embryo's in deze eieren lieten dikwijls afwijkingen zien die bij pluimvee te boek staan als het gevolg van vitamine B2 gebreken (Romanoff & Bauernfeind 1942, Fabri & Kühne 1988). Er was bij de Sperwers echter geen correlatie tussen de vitamine B2 concentratie in eieren en hun uitkomstkans. Dit zou erop kunnen duiden dat het aanwezige vitamine niet goed door de sperwerembryo's gebruikt kon worden; hierdoor vind je geen relatie met het vitaminegehalte, maar kan je wel embryo's aantreffen met de symptomen van een vitaminegebrek. Het gebruik van vitamine B2 door embryo's (maar ook de volwassen wijfjes) is in grote mate afhankelijk van eiwitten (Blankenhorn 1978, Fabri & Kühne 1988), die drager zijn van het vitamine of een receptorfunctie hebben (White 1991). Bijvoerexperimenten van sperwerwijfjes met vitamine B2 leidden ook niet tot verhoogde vitaminegehalten in de eieren (par. 14.1.3), mogelijk omdat het gebruik van het vitamine beperkt werd door tekorten van aminozuren, de bouwstenen van eiwitten. Hierom verschoof het onderzoek van vitamine B2 naar aminozuren.



Sperwerwijfe op de stam waar de meeste prooien worden geplukt.

Female Sparrowhawk on plucking post. (Foto: E. Kuis)

Net als vitamine B2 (bijv. Gerdes *et al.* 2012) kan een aantal aminozuren niet door dieren zelf gesynthetiseerd worden (bijv. Chapman 1998, McDonald *et al.* 1995). Naast symbiotische bacteriën die in sommige diergroepen voorkomen (bijvoorbeeld herkauwers en insecten met een van nature vitamine B deficiënt dieet), zijn groene planten een belangrijke bron van essentiële aminozuren. In de voedselpiramide van de Sperwer zijn planten de grootste leverancier van micronutriënten (mineralen, vitaminen en essentiële aminozuren).

In tegenstelling tot het vitamine B2 gehalte liet de aminozuursamenstelling van sperwereieren wel een correlatie zien met de uitkomstkans: hogere concentraties aminozuren leidden tot een hogere uitkomstkans (Fig. 4.2). Mogelijk zijn aminozuren dus een beperkende factor voor de reproductie van Sperwers, maar dit is moeilijk voor te stellen bij een roofvogel wiens dieet voor verreweg het grootste deel uit eiwitten –en dus aminozuren- bestaat.

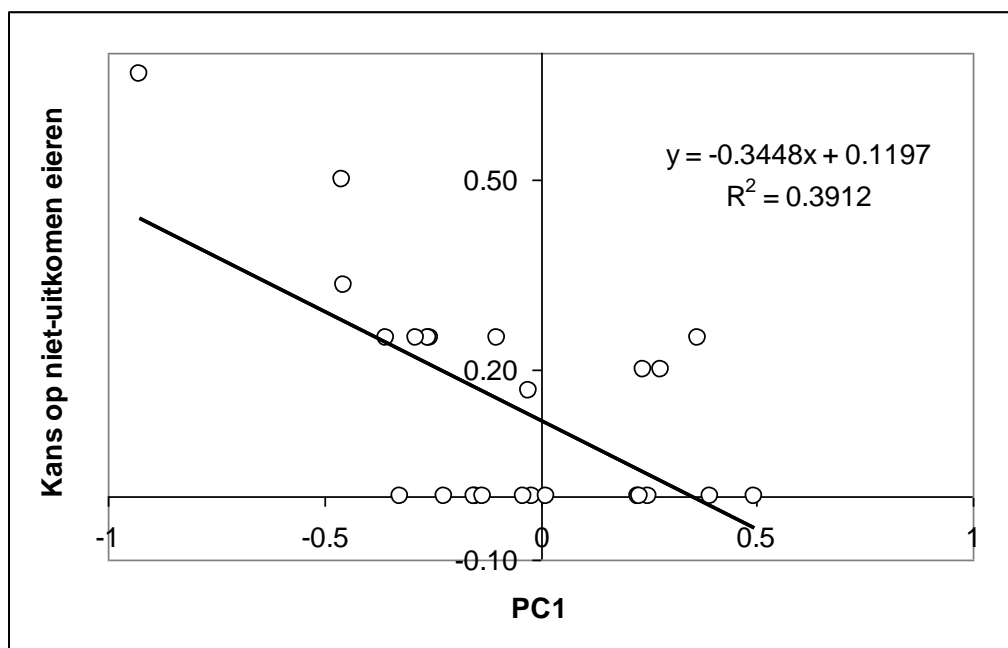


Fig. 4.2: Relatie tussen de aminozuurinvesteringen in sperwereieren (x-as laat van links naar rechts grotere investeringen zien; deze as is de eerste as uit een principale componenten analyse, zie paragraaf 14.1) en de kans dat eieren niet uitkomen. Bij een hogere aminozuurinvestering neemt de kans op het aantreffen van niet uitgekomen eieren af ($p < 0.001$).

Fig. 4.2: Relationship between amino-acid investments in Sparrowhawk eggs (x-axis shows increasing amino acid investments from left to right and is derived from a principal component analysis, see par. 14.1) and the occurrence of egg failure. At higher amino acid investments, the chance to find egg failure is reduced ($p < 0.001$).

Een gebrek aan eiwit wordt het gemakkelijkst veroorzaakt door een totaal voedseltekort. Een verminderde voedselvoorziening voor het sperwerwijfje kan leiden tot een verminderde uitkomstkans van de eieren, maar zal ook resulteren in een kleinere legselgrootte of, bij een veel te laag voedselaanbod, in het uitblijven van eileg. De legselgrootten van de Sperwers is echter al jaren stabiel (Fig. 4.3). Hetzelfde geldt voor het gemiddelde gewicht van sperwerwijfjes na de eileg (Fig. 4.4). Bij een gebrek aan voedsel zijn deze gewichten lager (Newton 1986). Een voedseltekort lijkt dus niet aan de hand te zijn.

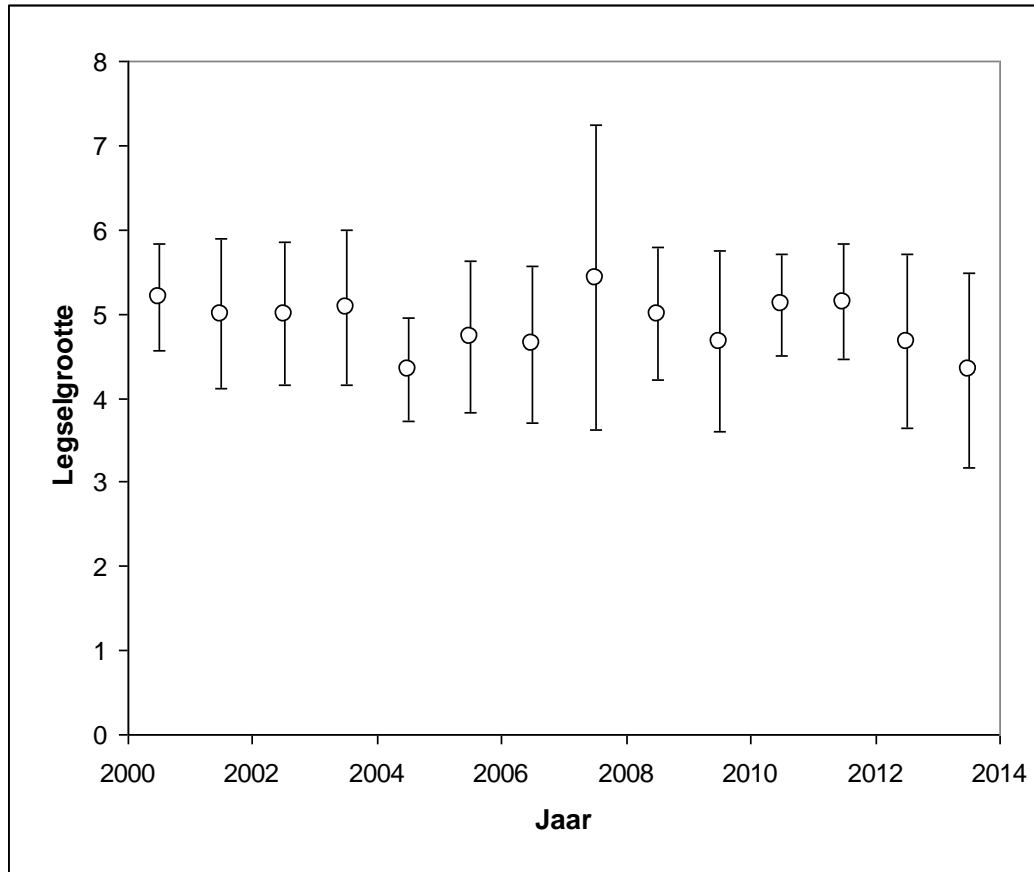


Fig. 4.3: Variatie in de legselgrootte vanaf 2000 t/m 2013. Er is geen trend in de legselgrootte waarneembaar. Achtergronden bij deze dataset in paragraaf 14.1.

Fig. 4.3: Variation in Sparrowhawk clutch size from 2000 until 2013, showing no trend. Background information in par. 14.1.

Behalve het totaal aan eiwit, is ook de wijze waarop het eiwit uit de afzonderlijke aminozuren is opgebouwd van belang. De cocktail van aminozuren die Sperwers nodig hebben voor de eiproductie verschilt van de aminozuursamenstelling van hun voedsel (cf. Van den Burg 2010). Als het dieet van vogels niet voorziet in de aminozuren die voor de eileg nodig zijn, kunnen wijfjes hun spiereiwitten uit de grote vliegspier (de *pectoralis major*) afbreken om de ontbrekende aminozuren vrij te maken (Houston *et al.* 1995, Selman & Houston 1996, Ramsay & Houston 1998, Kenward 2006). Deze 'reservebron' van aminozuren dient er niet voor om voedseltekorten op te vangen, maar wordt alleen aangewend om de aminozuurbalans op orde te brengen. Sinds de start van de metingen in 2000 is het gebruik van de borstspier door sperwerwijfjes sterk toegenomen (Fig. 4.5). In 2004-2005 was de conditie van de borstspier het laagst. Sindsdien is er sprake van een licht herstel.

Het lijkt er dus op dat de kwaliteit van de eieren van Sperwers bepaald wordt door de aminozuren die de wijfjes ter beschikking hebben om de eieren te maken. Het dieet is hierin blijkbaar een beperkende factor, omdat de Sperwers veel aminozuren uit hun borstspier nodig hebben om tekortkomingen in het voedsel aan te vullen.

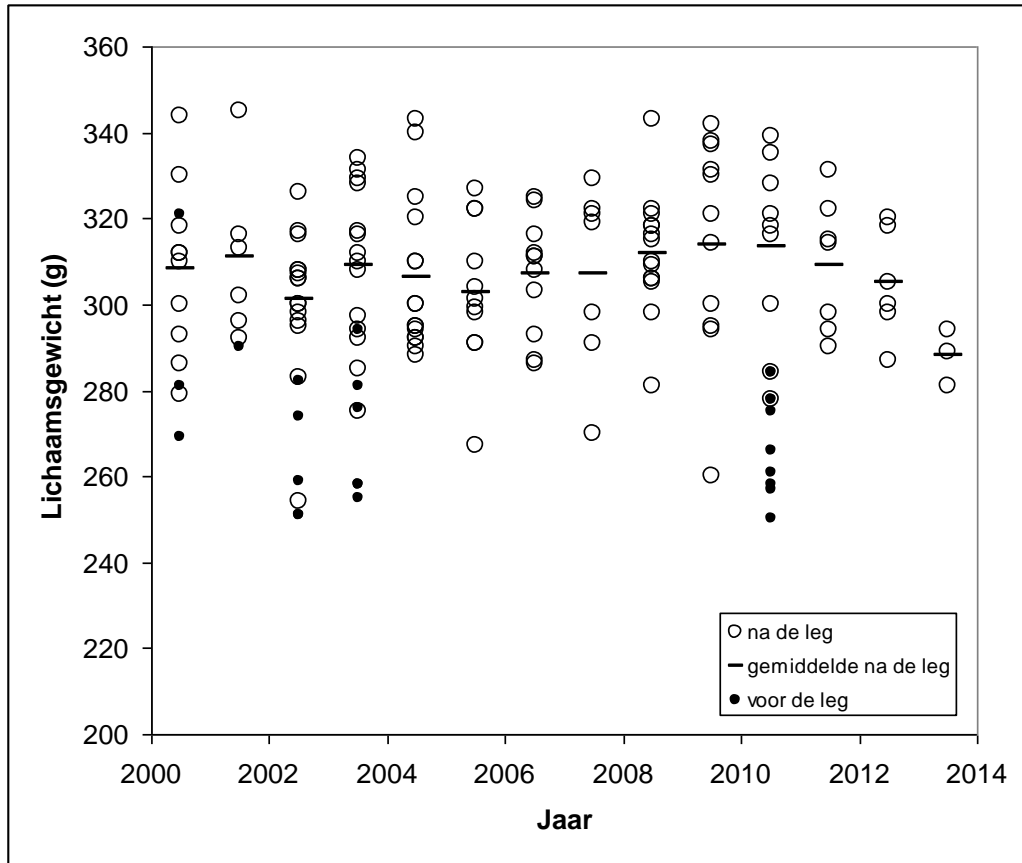


Fig. 4.4: Variatie in de lichaamsgewichten van sperwerwijfjes vanaf 2000 t/m 2013. Enkele weken voor de eileg zijn sperwerwijfjes over het algemeen lichter dan in de periode na de eileg, doordat de sperwers in de tussenliggende periode sterk in gewicht toenemen en slechts een klein deel van dit gewicht tijdens de eileg kwijtraken. Er is geen trend in de gewichten na de eileg waarneembaar. Achtergronden bij deze dataset in paragraaf 14.1.

Fig. 4.4: Variation in body mass of female Sparrowhawks from 2000 until 2013. A few weeks before egg laying, body mass is on average lower compared to shortly after laying. In this period the hens increase in body mass and only loose a small proportion of this weight increase during egg laying. There is no trend in body weights after egg laying. Background information in par. 14.1.

Sperwermannetje die een prooi klaarmaakt alvorens het wijfje te roepen, die de prooi naar het nest zal brengen.

Sparrowhawk male preparing a prey-item, before calling the female to take it to the nest. (Foto: E. Kuis).



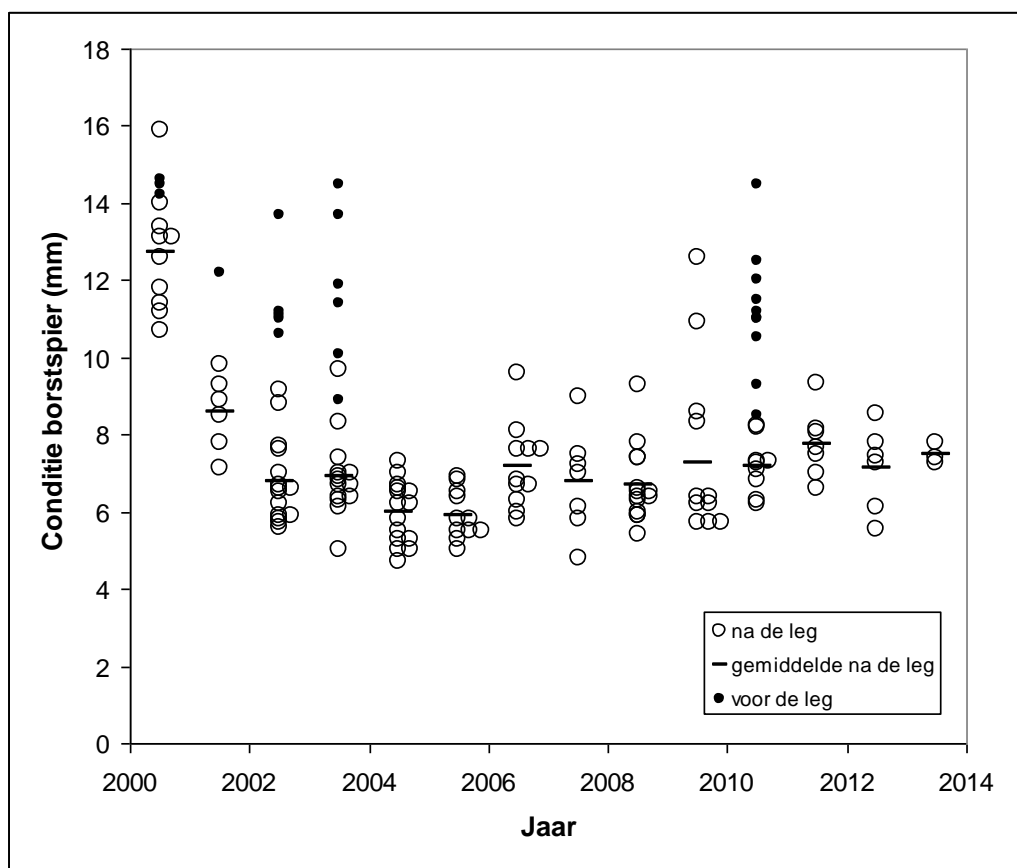


Fig. 4.5: Variatie in de borstspierconditie van sperwerwijfjes vanaf 2000 t/m 2013. Enkele weken voor de eileg hebben sperwerwijfjes over het algemeen dikkere borstspieren dan in de periode na de eileg, omdat eiwitten uit de borstspier worden afgebroken om de eileg mogelijk te maken. Aanvankelijk neemt de borstspierconditie sterk af; sinds 2006 is er sprake van een heel licht herstel ($p < 0.001$). Achtergronden bij deze dataset in paragraaf 14.1.

Fig. 4.5: Variation in breast muscle condition of female Sparrowhawks from 2000 until 2013. A few weeks before egg laying, hens have on average higher breast muscle conditions than shortly after laying, as breast muscle protein is metabolised to enable egg production. In the first period breast muscle condition after laying sharply decreases, while from 2006 onwards there is a slight recovery ($p < 0.001$). Background information in par. 14.1.

4.3 Problemen bij Sperwers en in andere lagen van het ecosysteem

Als we ervan uitgaan dat aminozuurgebreken de oorzaak zijn van de achteruitgang van Sperwers, dan valt te verwachten dat zich ook op andere niveaus in het voedselweb problemen voordoen. Immers, de aminozuren worden vooral door de planten gemaakt en moeten vervolgens hun weg door de voedselketen afleggen om uiteindelijk bij Sperwers uit te komen.

De Bonte Vliegenvanger *Ficedula hypoleuca* is een lange afstandstrekker die overwintert in de Sahel (Lundberg & Alatalo 1992). De wijfjes die arriveren in de broedgebieden verschillen in het verloop van de trek en (bij gevolg) in lichaamsconditie. Ze zullen dus ook verschillen in de voedingsstoffen die zich met zich meenemen het bos in. Terwijl de Koolmezen eind jaren 1980

bijvoorbeeld last hadden van kalkgebrek (Graveland *et al.* 1994), vertoonden de eischalen van de Bonte Vliegenvanger geen gebreken, vermoedelijk door de kalkvoorraad die zij vanuit de overwinterings- en overstoplocaties in hun botten konden meenemen.



Bonte vliegenvangers (hier een mannetje) komen in april in Nederland aan vanuit hun overwinteringsplekken in de Sahel. Pied flycatchers (here a male) arrive in

April in the Netherlands from their winter quarters in the Sahel. (Foto: E. Kuis).

Bij Bonte Vliegenvangers is er een relatie tussen de hoeveelheid vitamine B2 dat ze in hun eieren investeren en de tijd tussen aankomst (bezetten van nestkast door met nestbouw te beginnen) en de eileg (Fig. 4.6). Dieren die lang in het stuifzandbos op de Zuidwest-Veluwe verblijven voordat ze hun eieren leggen, hebben lage vitamine B2 waarden in hun eieren en ook lage waarden voor het totaal eiwit (zie par. 14.2). Dieren die een korte periode hebben tussen aankomst en eileg, realiseren zowel hoge als lage vitamine B2 waarden, waarschijnlijk als gevolg van variatie in foerageergebieden en voedselkwaliteit in de winter en tijdens de trek. Het vitamine B2 is in voldoende mate beschikbaar in het stuifzandbos (zie par. 14.4), maar vogels die afhankelijk zijn van het lokale dieet zijn blijkbaar niet in staat om het in de eieren te accumuleren. Bijvoerexperimenten van wijfjes met vitamine B2 bevestigden dit beeld (zie par. 14.2).

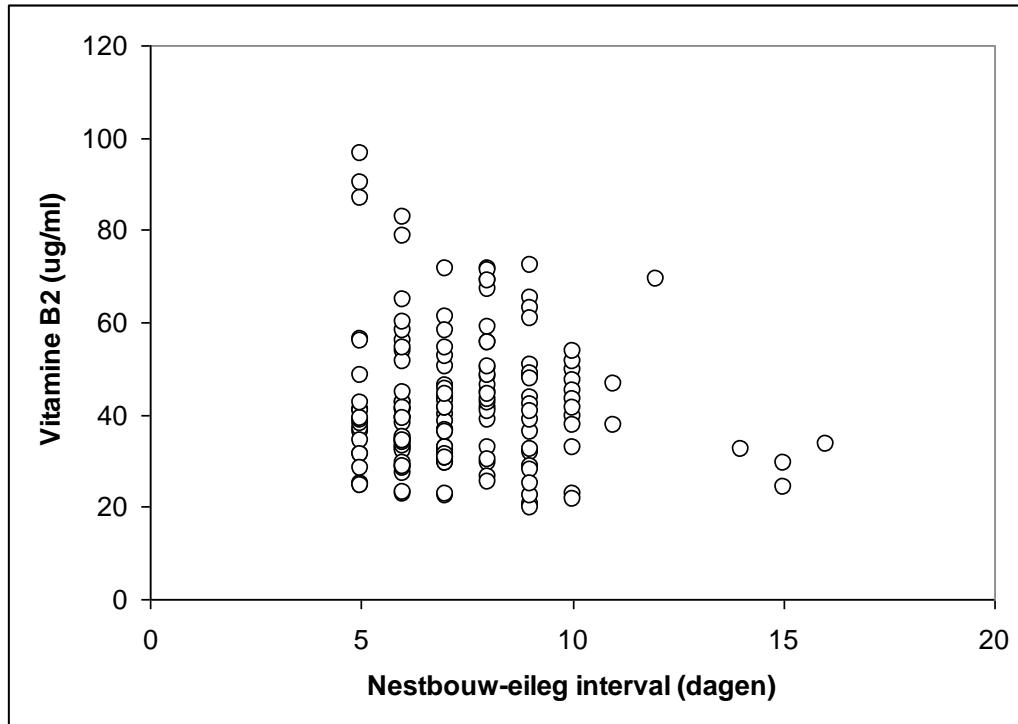


Fig. 4.6: Naarmate het interval tussen aankomst (begin nestbouw) en eileg toeneemt, investeren Bonte Vliegenvangers minder vitamine B2 in hun eieren, terwijl er geen tekort is van vitamine B2 in het ecosysteem.

Fig. 4.6: As the interval between arrival (start of nest building) and egg laying increases, Pied flycatchers invest less vitamin B2 in their eggs, although there is no shortage of vitamin B2 in the ecosystem.

Koolmezen in de stuifzandbossen hadden lage waarden van vitamine B2 in hun eieren (Van den Burg 2006) (Fig. 4.7). Het bijvoeren van vitamine B2 leidde tot een zeer geringe toename van de gemiddelde gehalten in de eieren (zie par. 14.2). Niet uitgekomen eieren bevatten embryo's met afwijkingen die, volgens de literatuur welke voor pluimvee voorhanden is, door aminozuurgebreken verklaard kunnen worden (Van den Burg 2009). Een ander opvallend verschil tussen de stuwwal- en stuifzandbossen is het optreden van rupsenvraat in Zomereiken. In de stuwwalbossen treedt rupsenvraat veel op, terwijl dat in de stuifzandbossen uiterst beperkt is. Ook hier bleek dat de accumulatie van vitamine B2 bij de rupsen niet goed verliep in het stuifzandbos: de concentraties van dit vitamine waren hoger in het bladmateriaal in het stuifzandbos (Fig. 5.1), maar accumulatie in de insecten was lager (Fig. 4.8; zie par. 14.4). In de Ginkel werden ook veel rupsen aangetroffen met lagere vitamine B2 waarden dan in het bladmateriaal aanwezig (accumulatiefactor tussen 0 en 1). De accumulatie van het aanwezige vitamine wordt hier dus ernstig gehinderd. In voedingsexperimenten bleek ook dat de overleving van de rupsen van Kleine wintervlinder *Operophtera brumata* op zomereikenblad uit het stuifzandbos laag was en dat sterfte vooral optrad in het pre-pop stadium (zie par. 14.3).

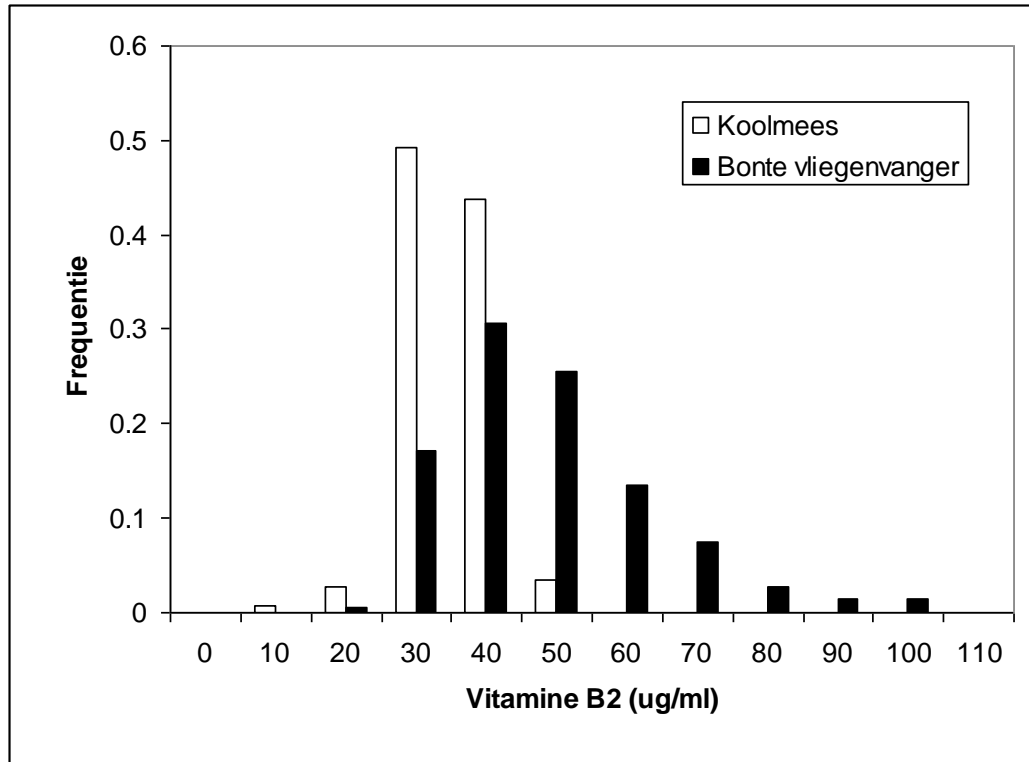


Fig. 4.7: Gehalten vitamine B2 in eieren van Koolmezen en Bonte Vliegenvangers. Terwijl een deel van de Bonte Vliegenvanger populatie hoge waarden realiseert, lukt dit bij de Koolmezen niet.

Fig. 4.7: Vitamin B2 concentrations in eggs of Great tits and Pied flycatchers. Whereas part of the Pied flycatcher population shows high vitamin B2 values, the Great tits seem unable to do so.

De waarnemingen aan Sperwers, Bonte Vliegenvangers en rupsen van Kleine wintervlinders hebben tot de gedachte geleid dat in de (eiken-)bomen van de stuifzandbossen de aminozuurproductie niet goed verloopt, als gevolg van een gebrekkige stikstofassimilatie dat op haar beurt wordt veroorzaakt door vermisting en/of verzuring. De stikstofassimilatie maakt gebruik van anorganische stikstof, waarvan de concentraties door stikstofdepositie sterk zijn verhoogd. Verzuring veroorzaakt de uitspoeling van mineralen, waardoor de mineralenbeschikbaarheid voor de bomen afneemt. Hierdoor zou de opname van stikstof en minerale voedingsstoffen uit de pas kunnen lopen, waardoor de aminozuursamenstelling van de bomen zou kunnen veranderen. De volgende hoofdstukken gaan in op de validiteit van deze hypothese.



Pop (donkerbruin, boven) en pre-pop (groen, onder) van de Kleine wintervlinder.

Pupa (brown, upper) and pre-pupa (green, lower) of the wintermoth.

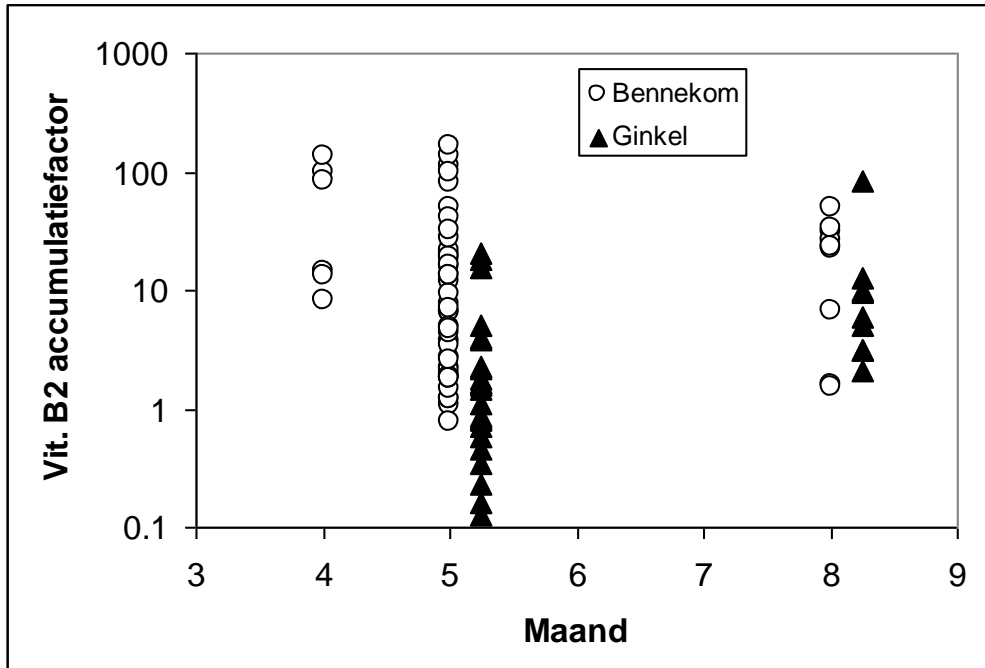


Fig. 4.8: Accumulatiefactor van vitamine B2 in de stap van vegetatie naar vlinderrups in een stuwwalbos (Bennekom) en een stuifzandbos (Ginkel) in verschillende perioden van het groeiseizoen (NB het gaat om andere rupsen (-soorten) in verschillende maanden, maar wel verzameld op dezelfde set bomen). Y-as logaritmisch. De accumulatie van vitamine B2 verloopt beter op het stuwwal bos en in de Ginkel treedt vaker negatieve accumulatie op (accumulatiefactor kleiner dan 1).

Fig. 4.8: Accumulation factor of vitamin B2 from leaves to caterpillars in a forest on an ice pushed-ridge (Bennekom) and a forest on a former drift sand area (Ginkel) at different moments of the growing season (Note: over time, different caterpillar (species) were collected, but from the same set of trees). Y-axis with logarithmic scale. The accumulation of vitamin B2 is better in Bennekom and in Ginkel negative accumulation (accumulation factor between 0 and 1) is more frequent.

5 De ecologie van de Zomereik

De Zomereik staat centraal in het onderzoek dat ten behoeve van deze rapportage is uitgevoerd. Daarom presenteren we in dit hoofdstuk de relevante ecologische kenmerken van deze boomsoort.

5.1 Ecofysiologie van Zomereiken

De milieuvariabelen die in dit rapport met nadruk worden behandeld zijn verzuring en vermisting. Hoewel eikenbomen genetisch van elkaar verschillen, worden de gehalten aan voedingsstoffen in het blad vooral bepaald door omgevingsvariabelen (Batos *et al.* 2010). Het is belangrijk te weten hoe Zomereiken met verzuring en vermisting omgaan, zodat de reactie van rupsen op de bomen beter geïnterpreteerd kan worden. In de bespreking hiervan kijken we vooral naar de stikstofassimilatie. De anorganische stikstofbron van de Zomereik, ammonium of nitraat, hangt samen met de zuurgraad van de bodem omdat de ammonium/nitraat verhouding groter wordt naarmate de bodem verzuurt. Ook de mineralenbeschikbaarheid die nodig is voor de stikstofassimilatie (en fotosynthese) is afhankelijk van verzuring. Kortom, in de fysiologie van de boom zijn de effecten van vermisting en verzuring sterk met elkaar verbonden en kunnen we de stikstofassimilatie gebruiken als kapstok om ook de effecten van verzuring te bespreken. Hierbij wordt uitgegaan van de huidige mate van bodemverzuring in Nederland, die er naar verwachting niet toe leidt dat bomen als direct gevolg van de zuurbelasting (en bijkomende effecten zoals aluminium toxiciteit) afsterven.

5.1.1 Ammonium of nitraat?

In verschillende experimenten is aangetoond dat Zomereiken een voorkeur hebben voor de opname van ammonium boven nitraat (Thomas & Hilker 2000). Hierbij moet echter worden opgemerkt, dat in de experimenten het pH-effect van het ammonium werd geneutraliseerd, wat in sterk verzuurde bodems in de Nederlandse natuur niet gebeurt. Als er ammonium door de wortels wordt opgenomen, wordt dit niet naar de bladeren getransporteerd, omdat dit een interne verzuring zou veroorzaken. In de wortels wordt er een proton van het ammonium afgesplitst en uitgescheiden in de grond, wat sterke verzuring veroorzaakt. Het in de plant achtergebleven ammoniak is zeer giftig en wordt direct aan een koolstofketen gekoppeld, waardoor er in enkele stappen glutamine of asparagine gevormd wordt (Oaks 1992). Deze verbindingen worden door de boom getransporteerd naar de bladeren (Bazot *et al.* 2013).

Het opgenomen nitraat wordt deels in de wortels verwerkt, maar ook in het blad (Friemann *et al.* 1992 in Berk, Thomas & Hilker 2000). Het nitraat wordt dus als zodanig naar het blad getransporteerd (Vizoso *et al.* 2008). Eikenbomen hopen geen nitraat op (Thomas & Hilker 2000). Het nitraat wordt snel via nitriet omgezet naar ammoniak en dan net zo verwerkt als het

ammoniak wat ontstaat uit ammonium. De omzettingen van nitraat naar ammoniak vergen twee enzymen (nitraat- en nitrietreductase), die van een aantal co-factoren afhankelijk zijn. Deze co-factoren zijn molybdeen, ijzer en vitamine B2 – derivaten (Kleinhofs 1989, Millaleo *et al.* 2010). Bij de activering van nitriet reductase en andere enzymen in de aminozuurassimilatie is mangaan noodzakelijk (Stiles 1961, Burnell 1988). Het zal duidelijk zijn dat tekorten van mineralen die bij de stikstofassimilatie betrokken zijn, bijvoorbeeld door verzuring, direct een negatief effect hebben op de assimilatie van nitraat. Om het ladingsverschil op te heffen (nitraat is negatief geladen) en een OH⁻ ion kwijt te raken, wordt een bicarbonaation (HCO₃⁻) tegen het nitraat in het wortelmilieu uitgewisseld of wordt er een H⁺ opgenomen (Smith & Raven 1979, Ismande & Touraine 1994). Hierdoor treedt er bij de opname en assimilatie van nitraat geen verzuring van de bodem op, zoals bij de ammonium-proton uitwisseling.

5.1.2 De bladontwikkeling

In het najaar, als het blad verkleurt, haalt de boom veel voedingsstoffen uit het blad (Vizoso *et al.* 2008, Bazot *et al.* 2013 in Wintereik *Quercus petraea*). De eiwitten in het blad worden hierbij afgebroken. De aminozuren worden vervolgens omgebouwd tot vormen die veel stikstof bevatten, met name arginine, dat 4 mol stikstof bevat per mol aminozuur (Bazot *et al.* 2013). Deze aminozuren verlaten het blad en worden in de wortels, stam en twijgen opgeslagen. Een deel van de aminozuren wordt in eiwitvorm opgeslagen, de zogenaamde *vegetative storage proteins*, andere blijven als aminozuur aanwezig (Bazot *et al.* 2013). 15% van de hoeveelheid stikstof dat in het blad aanwezig is, raakt de boom kwijt als gevolg van bladval (Vizoso *et al.* 2008). De zomereik doet er lang over om in het voorjaar haar volledige fotosynthesecapaciteit te bereiken. Gemiddeld wordt de top-capaciteit pas 50-70 dagen na het opengaan van de knoppen bereikt (Morecroft *et al.* 2003). Als het blad uitloopt, vindt transport van stikstof vanuit de houtige delen naar de bladeren plaats, maar alleen in de vorm van glutamaat, aspartaat, arginine, proline, asparagine, glutamine of citrulline, een aminozuur dat niet in eiwitten wordt ingebouwd (Bazot *et al.* 2013). Dit betreft ongeveer 50% van de stikstof die in het voorgaande jaar was opgeslagen (Vizoso *et al.* 2008). De samenstelling van dit aminozuurmengsel verschilt echter sterk van wat het blad nodig heeft. De aminozuren worden dus opnieuw omgebouwd en er wordt ook direct gestart met de synthese van nieuwe aminozuren en eiwitten (Vizoso *et al.* 2008). Omdat vitamine B2 bij de stikstofassimilatie via nitraat een belangrijke rol speelt, zien we dat de concentraties van dit vitamine hoog zijn in jong blad (fig. 5.1). Behalve stikstof heeft het zich ontwikkelende blad nog veel meer voedingsstoffen nodig. Een deel hiervan kan uit opslag worden geleverd, maar andere voedingsstoffen zijn immobiel als ze eenmaal in het blad zijn ingebouwd, zoals calcium en mangaan (Millaleo *et al.* 1992). Dergelijke voedingsstoffen moeten dus volledig via de strooisellaag en wortelopname gerecycled worden.

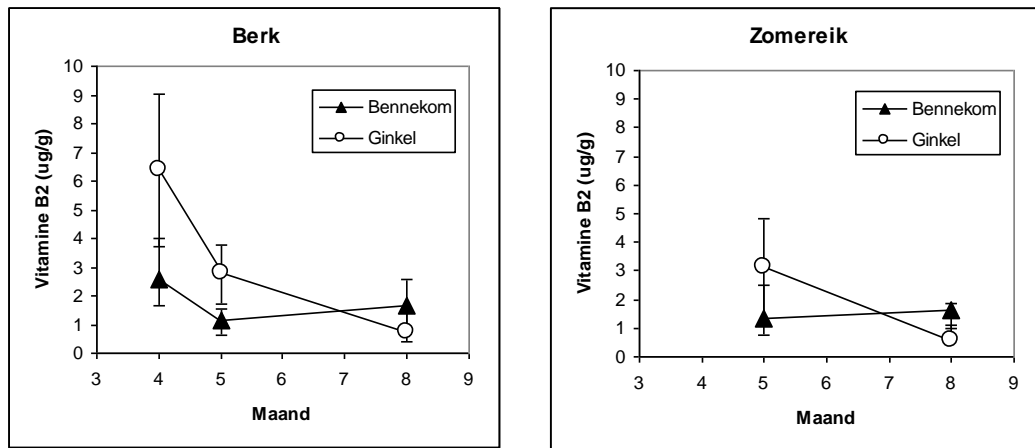


Fig. 5.1: Het verloop van vitamine B2 gehalten over het groeiseizoen in berken (links) en Zomereiken (rechts). Gegeven zijn de medianen en eerste en derde kwartiel als spreidingsmaat. Locatie Bennekom betreft een stuwwal bos en Ginkel een stuifzandbos. In jong blad zijn de vitamine B2 concentraties in het algemeen hoog. Juist in het stuwwalbos zien we bij de Zomereik in mei lage vitamine B2 waarden. Waarschijnlijk komt dit doordat de eikenbomen op deze locatie vooral stikstof assimileren via ammonium in plaats van nitraat.

Fig. 5.1: Vitamin B2 levels during the growing season in Birch (left) and English Oak (right). Given are median +/- first and third quartile. Location Bennekom is on an ice pushed-up ridge, Ginkel on a former drift sand. In young leaves vitamin B2 concentrations are generally high. In Bennekom vitamin B2 concentration in May are low compared to Ginkel. Presumably this difference results from the predominant use of ammonium for nitrogen assimilation in Bennekom instead of nitrate.

5.2 Rupsen op Zomereiken

5.2.1 De faunagemeenschap op eiken

De Zomereik (*Quercus robur*) is één van boomsoorten in Nederland die het meest rijk is aan insecten, namelijk zo'n 300 soorten (Southwood 1961, Kennedy & Southwood 1984, Moraal, 2003; tab. 5.1). De insectengemeenschap op zomereik bestaat uit sapzuigers, worteleters, bloemen- en vruchteters, houtboorders, galvormers en bladeters. Dit gaat om soorten uit de insectenorden Coleoptera (kevers), Homoptera (bladluizen en cicaden), Diptera (galmuggen), Hymenoptera (galwespen en bladwespen) en Lepidoptera (vlinders) (Southwood 1961, Welch *et al.* 1981, Kennedy & Southwood 1984, Southwood *et al.* 2004).

Een zeer dominante groep herbivore insecten op zomereik zijn rupsen van vlinders. Er zijn in Nederland slechts twee dagvlindersoorten die de zomereik als voedselplant gebruiken, de zeldzame Eikenpage (*Favonius quercus*) en de nog zeldzamere Bruine eikenpage (*Satyrium ilicis*) (Bos *et al.* 2006). De meest belangrijke groep die zelfs voor kaalvraat kunnen zorgen zijn nachtvlinders. Bij kaalvraat van zomereik in Nederland is er meestal sprake van het tegelijkertijd massaal optreden van drie soorten nachtvlinders, de Kleine wintervlinder (*Opheroptera brumata*), Groene eikenbladroller (*Tortrix viridana*) en, in mindere mate, Grote wintervlinder (*Erannis defoliaria*) (Moraal *et al.* 2004, Moraal 2006, Moraal 2010, Moraal & Jagers op Akkerhuis 2013). De Kleine wintervlinder is een veel bestudeerde soort in studies naar de effecten van klimaatverandering op ecosystemen (Box 1).

Tab. 5.1: Aantal insectensoorten per boomsoort die in Nederland voorkomt (Kennedy & Southwood, 1984). Zomereik (*Quercus robur*) en Wintereik (*Quercus petraea*) zijn hierin samengenomen.

Tab. 5.1: Number of insect species per tree species in the Netherlands (Kennedy & Southwood, 1984). English Oak and Sessile oak are merged in this classification (Eik).

Boom	Aantal soorten	Boom	Aantal soorten
Wilg	450	Linde	60
Eik	420	Esdoorn	40
Berk	330	Amerikaanse eik	12
Els	140	Plataan	< 5
Iep	120	Paardenkastanje	< 5
Beuk	100	Pseudoacacia	< 5
Es	60	Walnoot	< 5

Box 1. Het model Zomereik – Kleine wintervlinder in fenologisch onderzoek

Zomereiken en Kleine wintervlinders worden gebruikt als modelsoorten in fenologisch onderzoek (o.a. Both *et al.* 2010). Door het opwarmen van het voorjaar verschuift de *budburst* naar een vroegere datum en de herbivoren moeten zich hieraan aanpassen om niet afhankelijk te zijn van te oud blad. Kleine Wintervlinders blijken zich goed aan deze veranderingen in de fenologie aan te kunnen passen. Doordat in bossen met een arme bodem de *budburst* later is dan in rijkere bossen, is de noodzaak voor aanpassing geringer. Deze twee factoren (aanpassingsvermogen en een kleinere fenologische verschuiving in arme bossen) maken dat het ontbreken van vraat door Kleine wintervlinders op Zomereiken in bossen met een arme bodem niet door klimatologische verschuivingen verklaard kan worden. Dit wordt ook bevestigd in de vraatproeven: op basis van bladleeftijd zou de overleving van rupsen op blad uit arme bossen beter geweest moeten zijn (jonger blad), terwijl het tegenovergestelde het geval was. Tenslotte laat het verschil in vraat tussen Amerikaanse en Zomereiken die in dezelfde periode uitlopen in gemengde bestanden zien dat voedselkwaliteit belangrijker is dan fenologie.

Nachtvlinders worden traditioneel onderverdeeld in micronachtvlinders en macronachtvlinders, waarvan er in Nederland in totaal respectievelijk ruim 1400 en ruim 800 soorten voorkomen (Waring & Townsend 2006, Ellis *et al.* 2013). De meeste nachtvlindersoorten op zomereik in ons land behoren tot de macronachtvlinders, waaronder de Kleine wintervlinder en de Grote wintervlinder (Lepidoptera: Geometridae). Het huidige onderzoek omvat een grootschalige studie van met name rupsen van macronachtvlinders op zomereik op de zandgronden in het binnenland. Naar ons weten is dit tot nu toe de meest uitgebreide en gedetailleerde veldstudie van een rupsengemeenschap op bomen in zijn soort in Nederland, zeker op zomereik.

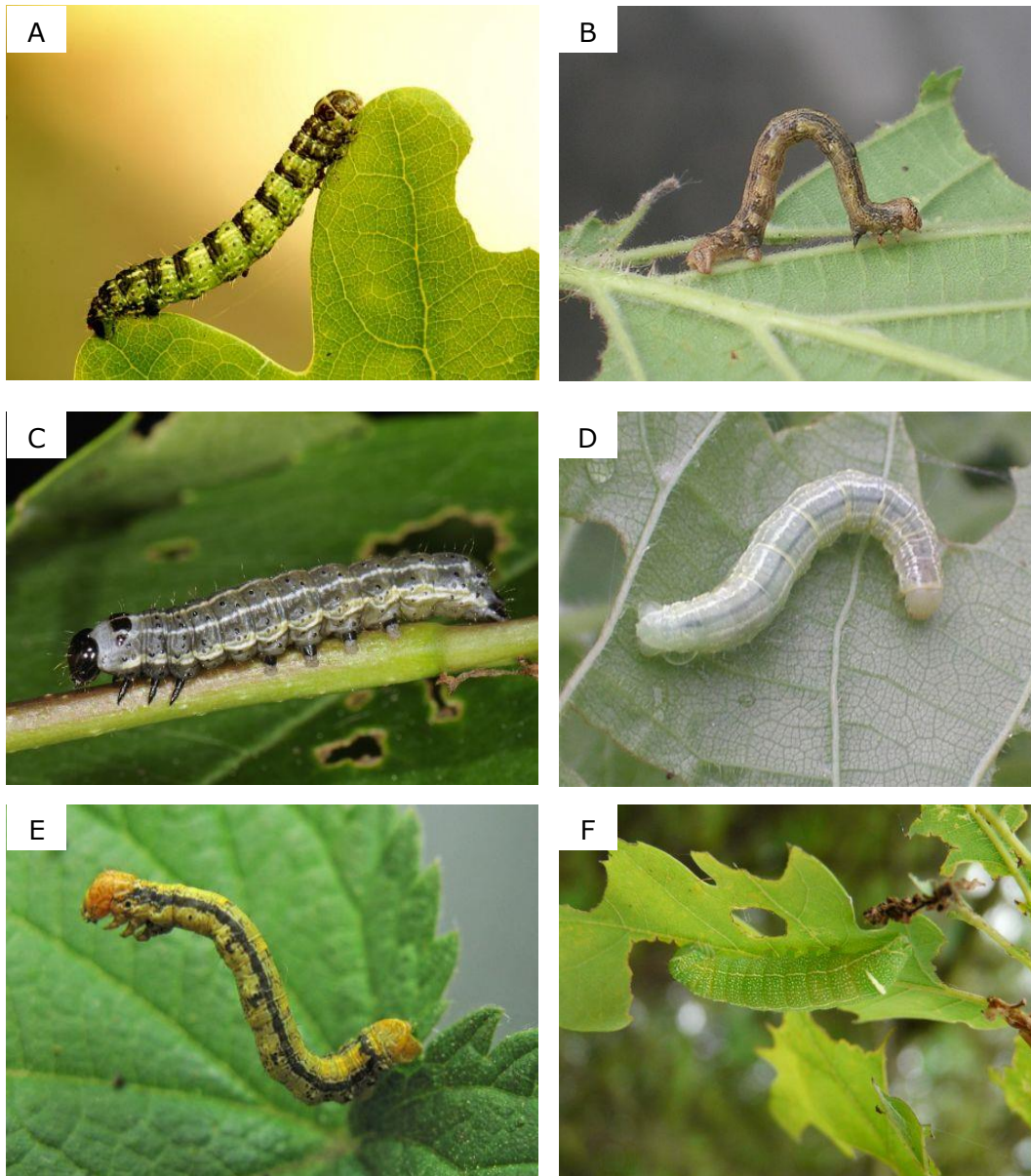


Fig. 5.2: Foto's van rupsen van de 6 meest dominante soorten macronachtvlinders op zomereik. A) Grote voorjaarsspanner (foto: Bob van de Dijk), B) Kleine voorjaarsspanner (foto: Henk van Woerkom), C) Kleine voorjaarsuil (foto: Ab Baas), D) Kleine wintervlinder (foto: Elsbeth Cochijs), E) Najaarsspanner (foto: Hannie Wijers) en F) Tweestreepvoorjaarsuil (foto: Joop Woelke).

Fig. 5.2: Six dominant maco-lepidopteran caterpillar species on English Oak.



Ook bladwesplarven werden veel op eiken aangetroffen.

Also the larvae of sawflies occurred frequently on English oak.

In totaal zijn er 947 bladetende larven van minstens 22 soorten macronachtvlinders, 1 dagvlinder en een behoorlijk aantal micronachtvlinders en bladwespen op zomereik gevonden (par. 14.5). De meeste larven behoren tot de macronachtvlinders, en dan met name die van de familie Geometridae. Bladwespen, microvlinders en 11 soorten macronachtvlinders zijn elk jaar aangetroffen. De meeste larven behoren tot 1) de Kleine voorjaarsspanner (*Agriopsis leucophaearia*), 2) bladwespen, 3) microvlinders, 4) Grote voorjaarsspanner (*Agriopsis marginaria*) en 5) Kleine voorjaarsuil (*Arthosia cruda*). Andere soorten macronachtvlinders waarvan er in alle jaren rupsen zijn gevonden zijn de Kleine wintervlinder, Najaarsspanner (*Agriopsis aurantiaria*), Tweestreepvoorjaarsuil (*Orthosia cerasi*), Voorjaarsspanner (*Alsophila aescularia*), Grote wintervlinder, Voorjaarsboomspanner (*Alsophila aescularia*), Voorjaarsdwergspanner (*Eupithecia abbreviata*) en Perentak (*Phigalia pilosaria*) (Figuur 5.2, par. 14.5). Er was duidelijk geen sprake van een dominantie van de Kleine wintervlinder en Grote wintervlinder. Misschien is een dominantie van de twee wintervlinders alleen het geval als er ook sprake is van kaalvraat (Moraal *et al.*, 2004). Daar was in onze studie slechts af en toe sprake van.

De vraatschade in de kroon (schatting van het % van het bladoppervlak dat is opgegeten) varieerde in 2011 van 10-70%. In 2012 en 2013 varieerden dat van respectievelijk 5-80% en 5-30%. Er was een afname in vraatschade in de kroon over de drie jaren (fig. 5.3). De soortensamenstelling op zomereik was in de drie onderzochte jaren behoorlijk stabiel (par. 14.5). In 2011 en 2012 zijn er beduidend minder larven op zomereik gevonden, respectievelijk 187 en 245, dan in 2013, namelijk 542. De inventarisatie in 2013, met een lange winter, vond waarschijnlijk relatief vroeger in het seizoen van de onderzochte insectensoorten plaats. In 2013 kon hierdoor de relatie tussen de vraatscore en het aantal rupsensoorten onderzocht worden. Meer vraat bleek in dit jaar samen te gaan met een hoger aantal soorten (Fig. 5.4)

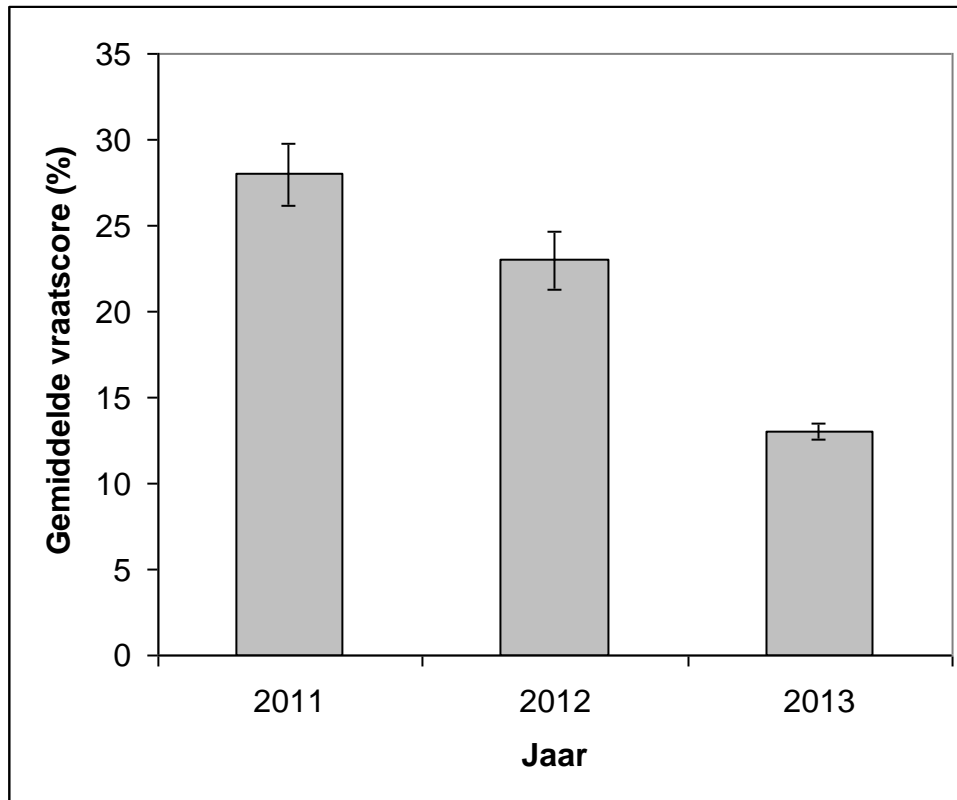


Fig. 5.3: Gemiddelde vraatschade (\pm standaardfout) in de kroon van zomereik in de jaren 2011, 2012 en 2013. De vraatschade is geschat als het % van het bladoppervlak dat is opgegeten.

Fig. 5.3: Average (\pm standard error) level of feeding damage in crowns of English oak trees in 2011, 2012 and 2013. Feeding damage was estimated as % of leaf surface that was eaten away.

Opvallend waren de lage aantallen van de Eikenprocessierups (*Thaumetopoea processionea*), die zich sinds 1996 door ons land heeft verspreid en tegenwoordig in elke provincie voorkomt (Fransen, 2013). Deze soort wordt als plaag omschreven vanwege de symptomen die de brandharen vanaf het 3^e rupsenstadium bij de mens kunnen veroorzaken. Van deze soort zijn alleen in 2011 25 jonge rupsen (zonder brandharen) op één enkele zomereik in regio 1 (Fig. 14.10) gevonden. Het is waarschijnlijk dat de meeste jonge rupsen van de Eikenprocessierups op het moment van de inventarisaties in 2011, 2012 en 2013 hoger in de boom zaten waar ze als ei hebben overwinterd (Waring & Townsend 2006, Fransen 2013). Tijdens de inventarisatie is er bij de onderzoekers nooit sprake geweest van symptomen die horen bij brandharen van de Eikenprocessierups. Het kan echter ook zo zijn dat het aantal rupsen van de Eikenprocessierups op zomereiken middenin bossen op de hoge zandgronden van het binnenland relatief laag is t.o.v. het aantal rupsen op zomereiken die in rijen staan in stedelijke en landbouwgebieden, mede door een hoger aanbod aan natuurlijke vijanden.

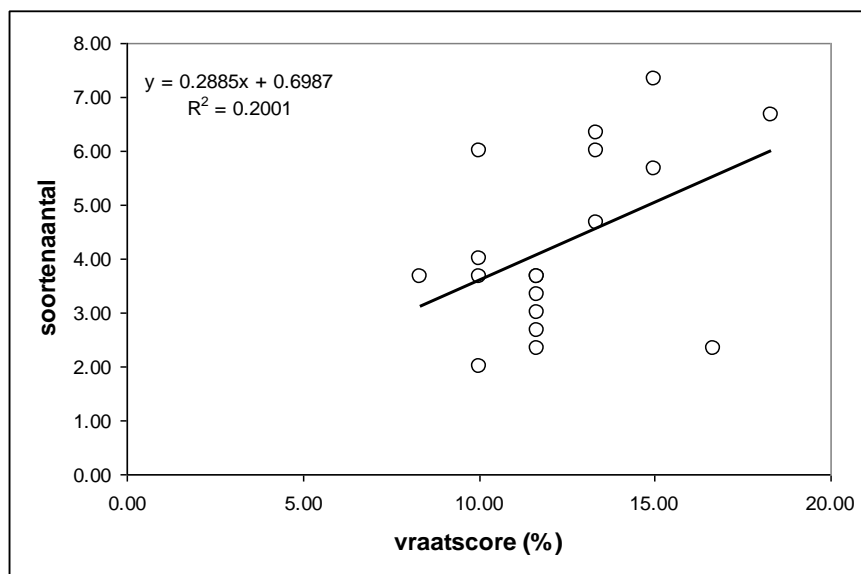


Fig. 5.4: Relatie tussen de gemiddelde vraatscore voor het onderzochte perceel en het aantal rupsensoorten (of soortgroepen) dat gemiddeld per boom in het perceel werd aangetroffen in 2013 ($p < 0.05$).

Fig. 5.4: Relationship between average feeding damage score for each study site and the average number of caterpillar species (groups) per tree for each site in 2013 ($p < 0.05$).



Het aantal nesten van Eikenprocessierupsen dat gedurende het veldwerk op de Zuidwest-Veluwe bij toeval werd gevonden is op één hand te tellen. Binnenkant van een uitgekomen nest met pophuidjes, brandharen, spinsel en opgehoopte rupsenpoep (Sysselt).

Almost no nests of Oak Processionary were found (by chance) during field work on the Southwest-Veluwe. Inside of a successful nest with pupal exuvia, spun threads, sting-hairs, and accumulated caterpillar faeces (Sysselt).

Met uitzondering van de Voorjaarsspanner, Groenige orvlinder en Schijnpiramidevlinder zijn alle soorten macronachtvlinders uit het huidige onderzoek vrij algemene soorten in ons land (Ellis *et al.* 2013, Waring & Townsend 2006; par. 14.5). Ze behoren tot de categorie 'niet bedreigd' in een recent opgestelde voorlopige Rode Lijst van macronachtvlinders van Nederland (Ellis *et al.* 2013; par. 14.5). Deze soorten komen niet alleen in bossen maar ook in struwelen, parken en tuinen in stedelijke gebieden voor. Van de zeven meest dominante soorten macronachtvlinders lijkt slechts de meest dominante soort, de Kleine voorjaarsspanner, uitsluitend eik als waardplant te gebruiken. De Kleine voorjaarsuil, Najaarsspanner en Voorjaarsspanner lijken wel een voorkeur voor eik te hebben maar kunnen ook andere soorten als waardplant gebruiken. De Grote voorjaarsspanner, Kleine wintervlinder en Tweestreepvoorjaarsuil komen zelfs op veel soorten waardplanten voor. De meeste dominante soorten macronachtvlinders op zomereik op de hoge zandgronden hebben dus minstens één alternatieve voedselplant. Voor de bladwespen en micronachtvlinders weten we dit niet, omdat ze niet tot op soort gedetermineerd zijn.

5.2.2 Lange termijn trends

In de landelijke dataset insectenplagen (Moraal & Jagers op Akkerhuis 2011) is het voorkomen van enkele rupsensoorten die ook plaagvormend op eikenbomen kunnen voorkomen, bijgehouden (Fig. 5.5). Soorten als de Kleine wintervlinder, Grote wintervlinder en Eikenbladroller laten in de periode 1946-1980 alleen incidentele uitbraken zien. In de jaren 1980 komen de soorten sterk op en neemt de incidentie van plagen sterk toe. We moeten er dus vanuit gaan dat de rupsenaantallen die we nu zien een ontwikkeling van de laatste decennia weerspiegelen en mogelijk een door mensen geïnduceerd fenomeen zijn. Het is van de Kleine wintervlinder bekend dat deze soort sterk kan reageren op de stikstofbeschikbaarheid van planten en als opportunist op een groot scala aan planten voor kan komen als door stikstofdepositie het stikstofgehalte van het blad wordt verhoogd (Kerslake *et al.* 1998). We zullen later zien dat de vermessing van de bossen in de jaren 1980 sterk verandert, wat de ontwikkeling van de rupsenaantallen waarschijnlijk in de hand gewerkt heeft.

De lange-termijn aantalstrend van rupsenplagen geeft ook weer dat er tussen jaren aanzienlijke schommelingen kunnen zijn in de rupsenaantallen. Dit komt niet doordat de voedselkwaliteit in het ene jaar toereikend is en in het andere niet. De rupsenaantallen worden namelijk niet alleen bepaald door de bladkwaliteit. In gebieden waar plagen voorkomen, kunnen in sommige jaren hoge rupsenaantallen uitblijven door bijvoorbeeld weersomstandigheden en de parasietendruk, met name sluipwespen, sluipvliegen en huisvliegen. Kwakkelende winters kunnen de synchroniciteit van het uitkomen van de vlindereitjes met het uitlopen van het blad verstoren. Bovendien is in warmere winters de kans groter dat eitjes door schimmels worden aangetast. Een regenperiode in november, de vliegtijd van de Kleine wintervlinder, kan de paring en eiafzetting van de adulten negatief beïnvloeden.

In jaren met hoge aantallen rupsen, kunnen populaties parasieten zich opbouwen. Omdat geparasiteerde rupsen pas sterven nadat ze volgroeid zijn, is het effect van parasitering op de bladvraat pas tenminste één jaar later in de populatie terug te zien. Omdat ook de overleving en ontwikkeling van parasieten onder andere weersafhankelijk zijn, ontstaat er een complexe populatiedynamica tussen parasieten en hun gastheren.

In de lange-termijn dataset zijn geen specifieke opnamen te destilleren voor Zomereiken op voormalige heiden en stuifzanden.

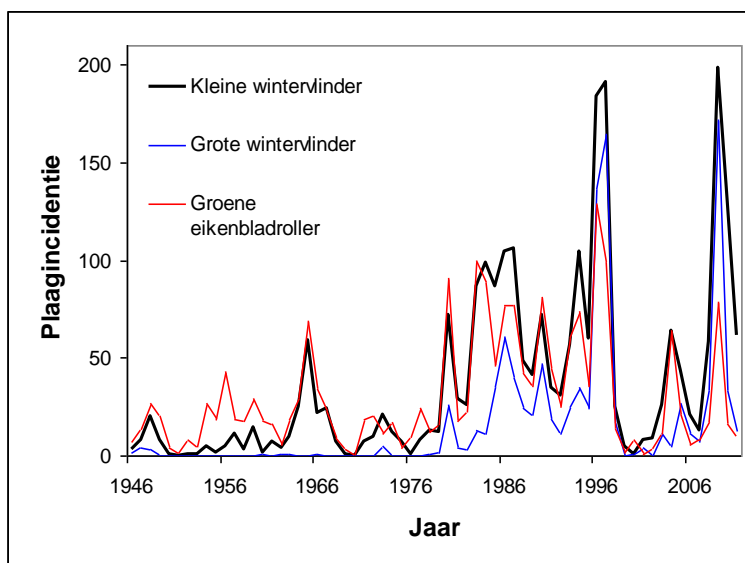


Fig. 5.5: Plaagincidentie van drie vlindersoorten die ook plaagvormend op zomereik kunnen voorkomen. Bron: Landelijke dataset insectenplagen, Leen Moraal/Alterra.

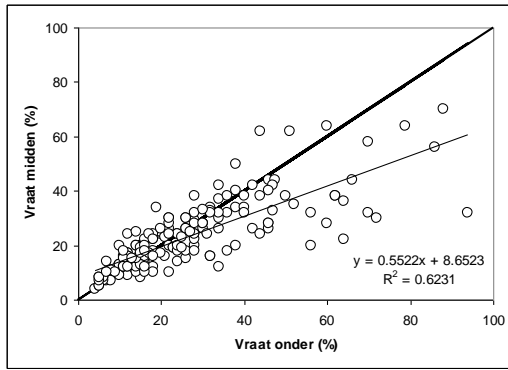
Fig. 5.5: Incidence of caterpillar outbursts of three moth species that occur predominantly on English Oak. Source: National Dataset of Insect Outbreaks, Leen Moraal/Alterra.

5.2.3 Vraatverdeling over de boom

Rupsen die van een boom aan het eten zijn, kunnen kiezen in welk deel van de boom ze dat doen. Met andere woorden, niet alle delen van de boom hoeven evenveel vraat te verduren te krijgen. Hierom hebben we de vraat ingeschat in de kroon van de boom, waar de meeste vrouwtjes van wintervlinders en andere soorten hun eieren afzetten en waar de bladontwikkeling het eerst op gang komt, de takken onder de kroon en de lage takken. In mei, als de eiken uitlopen, krijgen ook de onderste takken nog volop zonlicht, dus we veronderstellen dat zonlicht in dit stadium nog geen beperkende factor is voor de bladontwikkeling.

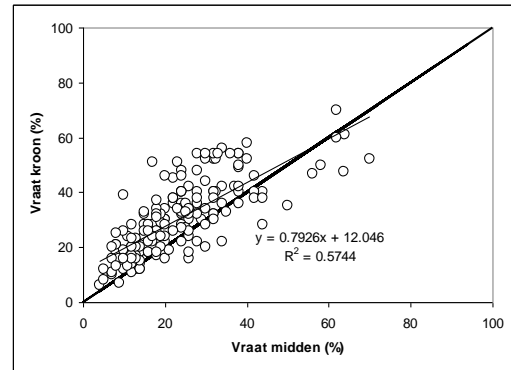
De vraatscores in de verschillende etages van de boom houden een positief verband met elkaar (Fig. 5.6; data 2011). Opvallend is dat de variatie in vraatscore in de kroon groter is dan halverwege de boom of de laagste takken. De migratie van rupsen naar de lagere takken in de boom houdt verband met het watergehalte van het blad (Fig. 5.7; data 2011). Als het blad relatief droog is, migreren de rupsen naar lagere delen in de boom. Het zou kunnen dat droogte zowel het watergehalte van het blad doet dalen als bij de rupsen, die als reactie hierop meer beschutting lager in de boom opzoeken. De droog/vers ratio van het blad kan ook een voedingsstimulus zijn voor de rupsen om de boom te verlaten, omdat gedurende de bladontwikkeling de droog/vers ratio toeneemt en gelijktijdig de voedingswaarde van het blad daalt.

Het watergehalte van het eikenblad wordt sterk beïnvloed door het water dat de boom kan opnemen. Dit is weliswaar deels een eigenschap van een gebied, maar niet een eigenschap waarin we primair zijn geïnteresseerd. Voor het andere deel wordt de waterbeschikbaarheid door neerslag bepaald, waarnaar onze interesse ook niet uitgaat. De vraat in de kroon laat geen relatie zien met de droog/vers ratio van het blad en is dus minder gevoelig voor jaarvariatie in de neerslag. Hierom maken we bij het analyseren van effecten van verzuring en vermist op de hoeveelheid vraat gebruik van de mate van vraat in de kroon van de boom.



A; vraat onder vs midden.

Feeding damage in lower branches vs. middle branches.

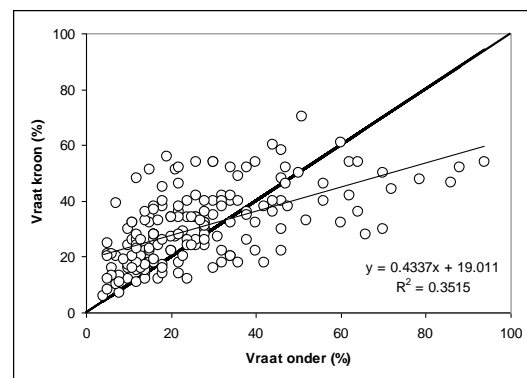


B; vraat midden vs kroon.

Feeding damage in middle branches vs. crown.

Fig. 5.6: De vraatscores op de verschillende niveaus van de boom zijn met elkaar gecorreleerd. De vraat in het midden-niveau van de boom correleert aanmerkelijk beter met de kroon en onderkant, dan de kroon en de onderkant met elkaar. Data van 2011.

Fig. 5.6: Feeding damage scores at different levels of the tree correlate with each other. Feeding scores of the middle branches correlate better with crown and lower branch scores than crown and lower branches correlate among each other. Data from 2011.



C; vraat onder vs. kroon.

Feeding damage in lower branches vs. crown.

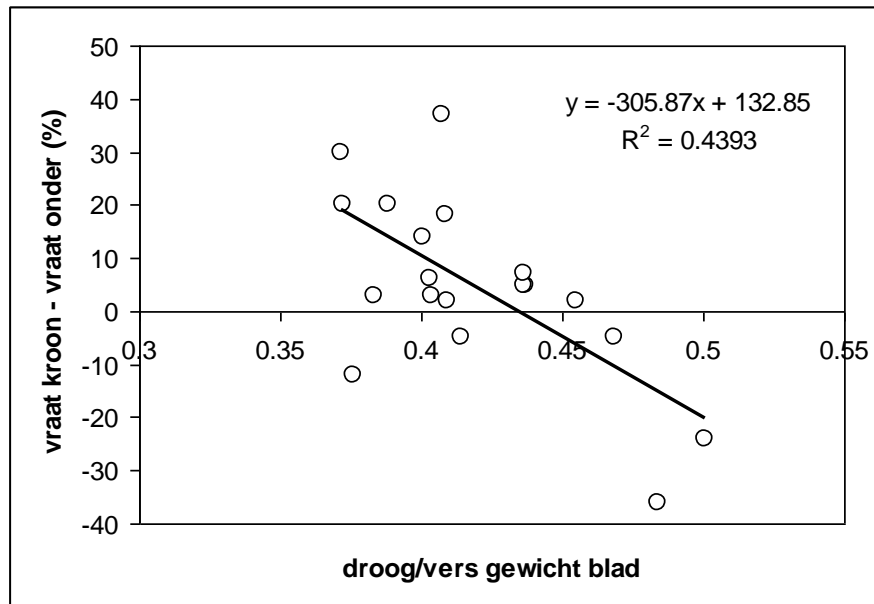


Fig. 5.7: Naarmate het droog/vers gehalte van de bladeren toeneemt eten de rupsen meer van het blad onderin de boom. Data van 2011.

Fig. 5.7: As the dry/fresh ratio of leaves increase, caterpillars eat more from the lower branches. Data from 2011.

Verzuring, vermesting en rupsenvraat op Zomereik

5.3 Verzuring, vermesting en bodemkwaliteit

De effecten van verzuring en vermesting op de bodem zijn goed onderzocht. Onderstaande beschrijving betreft de hoofdlijnen en dient als inleiding op de interactie tussen aantasting van de bodemkwaliteit door verzuring en vermesting en de mate van rupsenvraat op Zomereiken.

5.3.1 Wat is bodemkwaliteit?

Bodemkwaliteit is een lastig begrip, omdat het door verschillende personen anders uitgelegd kan worden. Daarom wordt hier eerst het begrip gedefinieerd zoals het in dit rapport gebruikt wordt. De definitie is opgebouwd uit een aantal eisen waaraan een goede bodemkwaliteit moet voldoen. Een slechte bodemkwaliteit wijkt in één of meerdere eisen hiervan af.

De bodems die in dit rapport worden besproken, zijn over het algemeen door zand gedomineerd, met wisselende grind- en leemgehalten (tenzij anders aangegeven). Deze bodems zijn van nature zuur. Bodems van goede kwaliteit zijn gebufferd tegen neerwaartse schommelingen in de zuurgraad door uitwisselingen van kationen, zoals calcium, aan het organisch materiaal. Ook het in oplossing gaan van minerale deeltjes, zoals kalk, draagt bij aan het bufferend vermogen van de bodem en dus aan de bodemkwaliteit. Door de zuurbuffering zijn bodems van goede kwaliteit niet extreem zuur.

Naast de buffering is de totale mineralenbeschikbaarheid een belangrijke maat voor de bodemkwaliteit. In een bodem van goede kwaliteit zijn er geen minerale micronutriënten limiterend voor de plantengroei.

De zandige bodems van de hogere zandgronden zijn van oudsher arm aan stikstof. Door stikstofdepositie is dat nu bijna nergens meer het geval. In de definitie van bodemkwaliteit stellen we hier dat er in bodems van hoge kwaliteit nitrificatie optreedt (de biologische omzetting van ammonium naar nitraat) en dat de molaire hoeveelheid van ammonium de hoeveelheid nitraat niet sterk overschrijdt (lage ammonium/nitraat ratio).

Tenslotte verloopt in een bodem van goede kwaliteit de afbraak van organisch materiaal dermate snel, dat er geen minerale tekorten voor de bomen ontstaan door strooisel- en humusophoping.

Deze elementen van bodemkwaliteit hangen met elkaar samen, zoals in de volgende paragraaf zal worden besproken.

5.3.2 Aantasting van de bodemkwaliteit door verzuring en vermisting

Vermisting is de (onbedoelde) toevoeging van meststoffen aan ecosystemen en in dit rapport wordt hiermee de stikstofdepositie aangeduid. De extra stikstof kan grote effecten hebben op de vegetatie, bijvoorbeeld door het dichtgroeien van van nature open vegetaties door grassen of struiken en het verdwijnen van kruidachtige planten (Kros *et al.* 2008). Hierdoor kan een hele leefgemeenschap van structuur en samenstelling worden gewijzigd. De bomen die het bos uitmaken verdwijnen echter niet en je zou je kunnen voorstellen dat voor hen de extra mestgift via stikstofdepositie alleen maar voordelen heeft voor hun groei en ontwikkeling. Of dat zo is, zullen we verderop in dit hoofdstuk onderzoeken.

Behalve een vermistend effect heeft stikstofdepositie echter ook een verzurend effect. De verzuring door stikstofdepositie komt bovenop jaren van verzuring door zure depositie, met name zwavelzuur. Veel bosbodems zijn nu dan ook sterk verzuurd, met een aantal negatieve gevolgen voor de bodemkwaliteit. In de eerste plaats gaan door het zuur veel mineralen in oplossing. Het verweringsproces van bodemdeeltjes onder invloed van zuur verloopt echter traag. Belangrijker is de uitwisseling van protonen met mineralen die gebonden zijn aan de negatieve uiteinden van humusdeeltjes. Doordat protonen de negatieve bindingsplaatsen bezetten, komen de mineralen vrij. De mineralen kunnen dan opgenomen worden door bomen, maar een deel zal uitspoelen naar diepere bodemlagen, waar ze niet meer bereikbaar zijn voor boomwortels. Over een aantal decennia bezien, zal de bodem door verzuring mineralenarmer worden. Zandige bodems in Nederland zijn door toedoen van de mens tot 50% van hun mineralen kwijtgeraakt (Mol *et al.* 2003).

Behalve dat er minerale voedingstoffen uit de bodem verdwijnen, komen er ook giftige (zware) metalen vrij, zoals aluminium (Ulrich 1986). Aluminium is één van de laatste mineralen die vrijkomt van het humus-buffercomplex en hoge gehalten van voor planten beschikbaar aluminium duiden dan ook op een sterke verzuring van de bodem. De meeste planten kunnen het aluminium buiten houden, maar hoge aluminiumconcentraties tasten de groei en ontwikkeling van de wortelpunten aan, waardoor er moeilijker nieuwe wortels gevormd kunnen worden (Delhaize & Ryan 1995).

Verzuring van de bodem leidt ook tot een stagnatie van de nitrificatie door bacteriën (Kros *et al.* 2008). In verzuurde bodems kan zich hierdoor gemakkelijk ammonium ophopen, waardoor een vicieuze cirkel van verzuring ontstaat. Ook andere bacteriën die hun energie ontleen aan de afbraak van organisch materiaal gedijen minder goed bij een lage zuurgraad. In plaats van bacteriën nemen schimmels de primaire rol van afbrekers over, waardoor de afbraaksnelheid afneemt, strooiselmateriaal zich ophoopt en er meer humuszuren ontstaan door een onvolledige afbraak. Deze humuszuren dragen verder bij aan de verzuring van de bodem.

Tenslotte zijn bomen voor de opname van nutriënten mede-afhankelijk van schimmels, waarmee ze mineralen tegen suikers uitwisselen. Deze mycorrhizaschimmels zijn innig met de boomwortels verbonden of dringen zelf in de wortel binnen (de vesicular-arbuscular mycorrhizas). Verzuring en strooiselophoping verminderen de groei en ontwikkeling van deze schimmels (bijv. Ozinga *et al.* 2013).

5.4 Bodemkwaliteit en rupsenvraat

5.4.1 Landelijke trends in relatie tot bodemtypen en humusvormen

Het meest opvallende in de verdeling van de rupsenvraat over de Nederlandse bossen (met uitzondering van duinbossen, die niet zijn onderzocht) is dat de vraat op löss-bodems laag is (Tab. 6.1). Navraag bij beheerders in Zuid-Limburg wees ook uit dat rupsenplagen en kaalvraat van Zomereiken in Zuid-Limburg een ongekend fenomeen zijn. Het achterliggende mechanisme hiervoor is nog niet precies vastgesteld. Het vermoeden bestaat dat door het basische karakter van deze bodems een groot deel van de minerale voedingsstoffen moeilijk voor de eikenbomen bereikbaar is, omdat ze in de bodem zijn opgeslagen in niet-oplosbare complexen. We zullen later nog zien dat de mineralenbeschikbaarheid (met name mangaan) een belangrijke rol speelt als verklarende factor voor de rupsenvraat.

Voor de overige onderzochte bodem- en humustypen (Tab. 6.1, Fig. 6.1, Fig. 6.2, Fig. 6.3) geldt dat er geen relatie met rupsenvraat in de boomkronen is aangetroffen. Dit geldt niet voor de vraatscores onderin de boom, waarin de stuifzandgebieden significant lagere vraatscores laten zien. Zoals al eerder is aangegeven (par. 5.2.3), wordt de vraat onderin sterk beïnvloedt door de waterbalans van de bomen en is mogelijk een reflectie van droogtestress bij de rupsen.

Tab. 6.1: Verdeling van de monsterpunten over verschillende bodems weergegeven op basis van hun geologische achtergrond en het humustype (weergegeven zijn de aantallen monsterpunten). Ter referentie is de tabel uitgebreid met de gemiddelde vraatscores (kroon 2011) per geologische eenheid of humusvorm (volgens Van Delft et al. 2006).

Tab. 6.1: Distribution of locations over geological origin and type of humus (numbers of locations are given). For reference, average feeding damage scores (from 2011) are given for each geological origin and humus type.

Geologie	Humusvorm								vraat gem. (%)
	zand- mull	mull- moder	moder	mormoder	holt mormoder	ruw mormoder	mor		
Stuifzand	3		4	35	2				29.9
Dekzand			12	37	3	2			33.3
Löss terrasleem/oude rivierklei	1	1	3	1					19.3
Terraszand		2	2						34.5
gestuwd preglaciaal			1	3				1	35.7
fluvioglaciaal	2	2	6	10	3	1	1		29.8
rivierafzettingen		2	2	2	2				30.1
			4	3					37.7
gem. vraat (%)	32.5	33.6	33.5	31.3	24.0-	36.7	15.0		

Het is op zichzelf opmerkelijk dat er geen verschillen in vraat gevonden worden tussen bossen op bodems met verschillende geologische oorsprong en humustype (met uitzondering van lössbodems). Voor een deel kan dit verklaart worden door kleine monstergroottes per geologische oorsprong en humusvorm. Anderzijds is het blijkbaar zo dat al deze bodemvormen zowel de

kwaliteit kunnen hebben die rupsenvraat mogelijk maken of juist verhinderen (Fig 6.1, Fig. 6.2), waarvoor verzuring en vermisting mogelijke kandidaten zijn.

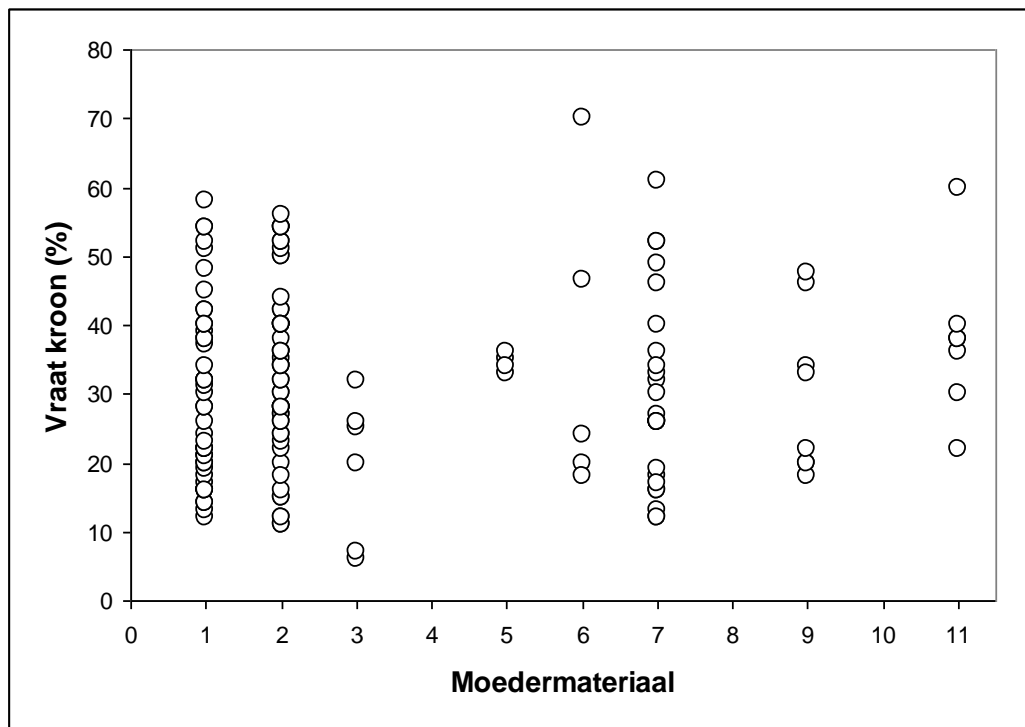


Fig. 6.1: Verdeling van de vraatscores in de kruin van Zomereik (gemiddelde per perceel) in gebieden met verschillend moedermateriaal. Er zijn geen duidelijke verschillen in vraat tussen de verschillende typen moedermateriaal. Lage vraat op lössbodems is in overeenstemming met waarnemingen van beheerders in Zuid-Limburg. (1 = stuifzand, 2 = dekzand, 3 = löss, 4 = keileem of potklei, 5 = terrasleem en oude rivierklei, 6 = terrasand, 7 = gestuwd preglaciaal, 8 = moreneafzettingen, 9 = fluvioglaciaal, 10 = beekleem, 11 = rivierafzettingen). Data van 2011.

Fig. 6.1: Distribution of feeding damage scores in English Oak crowns (averaged per site) across locations differing in parent material. There are no clear relationships between feeding damage and parent material. Low feeding damage on loess is consistent with observations of nature conservationists in southern Limburg. (1 = drift sand(s), 2 = cover sand(s), 3 = loess, 4 = boulder clay(s) or terrace clay(s), 5 = terrace loams and old fluvial clays, 6 = terrace sands, 7 = ice pushed deposits, 8 = moraine deposits, 9 = fluvioperiglacial, 10 = loamy deposits of brooks, 11 = fluvial deposits). Data from 2011.

Behalve de humusvorm kan ook de hoeveelheid gestapeld organisch materiaal in de bodem een bepalende factor zijn voor het optreden van rupsenvraat aan eikenbomen. Naarmate het aandeel amorfe humus in bodemprofielen (in de z.g. H-horizont) toeneemt, lijken op mineralenarme stuifzandbodems hoge vraatscores minder vaak voor te komen (Fig. 6.3). We veronderstellen dat stapeling van amorfe humus ook stapeling van (geïmmobiliseerde) nutriënten oplevert (of een lagere flux van nutriënten door het humuspakket), waardoor het systeem vanuit het gezichtspunt van de boom mineralen armer wordt. In de volgende paragraaf zullen we zien dat dit mogelijke mechanisme ook door bodemchemische data wordt ondersteund.

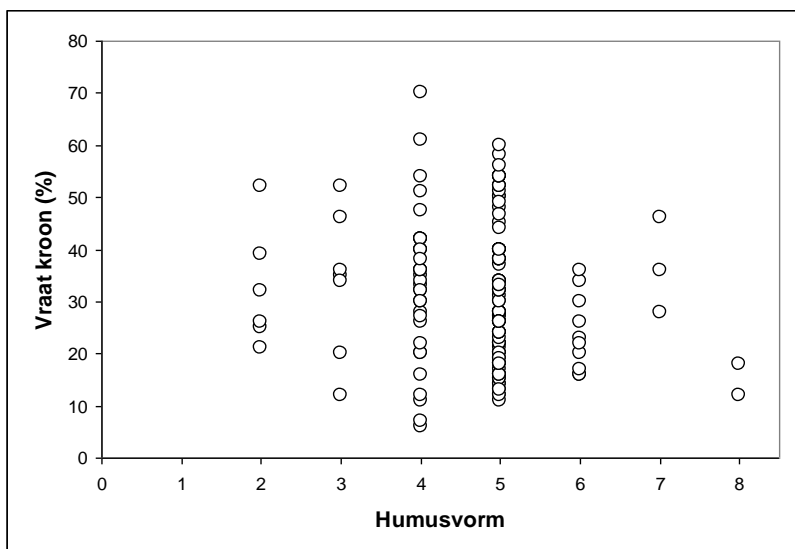


Fig. 6.2: Verdeling van de vraatscores in de kruin van Zomereik (gemiddeld per perceel) in gebieden met verschillende humusvormen. Er zijn geen duidelijke verschillen in vraat tussen de verschillende typen moeder materiaal. (2 = zandmull, 3 = mullmoder, 4 = moder, 5 = mormoder (dunne Hh), 6 = holt mormoder, 7 = ruwmormoder, 8 = mor). Data uit 2011.

Fig. 6.2: Distribution of feeding damage scores in English Oak crowns (averaged per site) across locations differing in humus form. There are no clear relationships between feeding damage and humus form. (2 = sandy mull, 3 = mullmoder, 4 = moder, 5 = mormoder (with thin Hh), 6 = mormoder with thick Hh, 7 = mormoder with dominant F-layer, 8 = mor). Data from 2011.

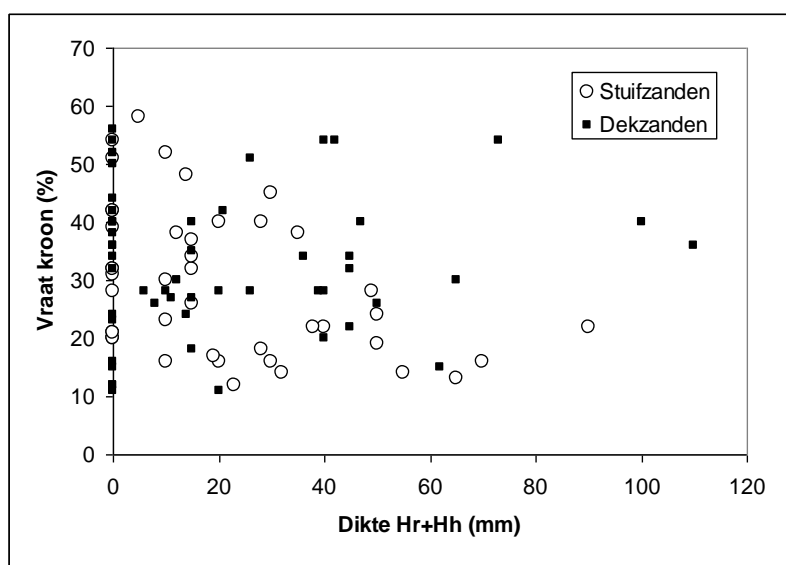


Fig. 6.3: Bij de stapeling van organische stof (en plantvoedingsstoffen) in de H-laag (met amorfe humus) van het humusprofiel, lijkt op mineralenarme stufzanden geen hoge rupsenvraat voor te komen. Voor de dekzanden geldt dit niet. Mogelijk zijn de bomen op de dekzanden minder afhankelijk van de omzetting van blad materiaal voor hun voedingsstoffen, omdat het moeder materiaal mineralenrijker is.

Fig. 6.3: When organic material (and plant nutrients) accumulates in the H-horizon, caterpillar feeding damage seems to be less on former drift sand, but not on cover sand. Perhaps, trees on cover sand are less dependent on the litter nutrient cycle as cover sand contains more mineral plant nutrients compared to drift sand.

5.4.2 Relaties tussen rupsenvraat en de chemische bodemsamenstelling

In grote lijnen kan de rupsenvraat in Zomereiken verklaard worden vanuit de interactie tussen verzuring en de beschikbare hoeveelheid mangaan en nitraat (Fig. 6.4, Fig. 6.5). In vergelijking met sterk verzuurde bodems, is onder omstandigheden waarin de bodem slechts licht zuur en gebufferd is, zowel de mangaanbeschikbaarheid groter als dat er meer bacteriële nitrificatie van ammonium optreedt, waardoor de ammonium-nitraat ratio wordt verlaagd. Mangaan speelt een belangrijke rol bij de reductie van nitraat in de plant (denitrificatie), zodat de stikstof daadwerkelijk door de boom voor de groei aangewend kan worden (Stiles 1961, Burnell 1988). Hoe meer verzuurd en hoe minder mangaan en nitraat, des te groter de kans dat er zich geen grote rupsenpopulatie op de eikenbomen kan ontwikkelen.

Mineralen in de humuslaag dragen weinig bij aan de plantenvoeding, omdat de wortels van de boom zich onder dit niveau bevinden. De verzuring die in de humuslaag optreedt, heeft wel een groot effect op de decompositieelheid en daarmee de flux van voedingsstoffen die vanuit het gevallen bladmateriaal weer beschikbaar komen voor de plant. Locaties met lage rupsendichtheden op Zomereik worden deels gekenmerkt door hoge mineralengehalten (N, P, K, S, Mg, NH₄, zware metalen) in de strooisellaag. Zware metalen accumuleren in eikenblad en -strooisel als gevolg droogtestress in de zomer (Sardans & Peñuelas 2007). Mogelijk geldt dit deels ook voor de andere voedingsstoffen, maar het kan ook een reflectie zijn van een vertraagde afbraak overeenkomend met het hierboven besproken verband tussen strooiselophoping en een verminderde rupsenvraat (Fig. 6.3).

De meeste wortels bevinden zich in de grenslaag tussen de organische lagen en de minerale bodem. We zien dat de concentraties voedingsstoffen over deze laag scherp dalen, omdat veel voedingsstoffen opnieuw worden opgenomen. Het gehalte aan voedingsstoffen in de laag van 0-10 cm van de minerale bodem geeft dus in belangrijke mate de situatie van het wortelmilieu weer. Een aantal wortels gaan naar de diepere lagen. Deze wortels zijn van groot belang voor de wateropname op gemakkelijk uitdrogende bodems, maar ook kunnen met deze wortels mineralen uit lagere zones van de bodem opgediept worden. De concentraties van de voedingsstoffen zijn hier echter veel lager. De opname van voedingsstoffen uit diepere bodemlagen zal er toe leiden dat langzaam maar zeker de kwaliteit van het strooisel wordt verbeterd, waardoor de mineralenbeschikbaarheid in de bovenlaag van de bodem verder toeneemt. Hierdoor neemt het belang van opname uit diepe bodemlagen af. Daarom kijken we vooral naar processen in de bovenlaag van de bodem, het humuspakket en de bovenste laag van de minerale bodem (bovenste 0-10 cm).

Op basis van het voorkomen van rupsenplagen in het Nederlands databestand, hadden we afgeleid dat er mogelijk een positief verband was met stikstofdepositie. Dat zien we terug in de bodemchemische analyses, waarin nitraat een belangrijke verklarende variabele is (Fig. 6.4, 6.5, 6.6). De effecten van ammonium en nitraat houden geen verband met elkaar.

Ammonium is sterk gerelateerd aan verzuring, wat negatief uitpakt op de vraat (Fig. 6.7). Eikenbomen kunnen zowel goed groeien op nitraat- als ammoniumrijke bodems (Thomas & Hilker 2000). Het ammoniumgehalte stijgt naarmate de verzuring toeneemt, dus de vermestende en verzurende effecten van ammonium zijn moeilijk te scheiden.

Vooralsnog lijkt het plant beschikbaar ammoniumgehalte vooral samen te hangen met verzuring, waardoor het een negatief effect op de rupsenvraat lijkt te hebben. De voorkeur voor ammonium van Zomereiken, zoals blijkt uit experimenten (Thomas & Hilker 2000), is getest onder gebufferde experimentele omstandigheden, die niet vergelijkbaar zijn met de sterk

verzuurde situatie in veel Nederlandse bossen. Vooralsnog veronderstellen we dat eventuele positieve effecten van ammonium als meststof meer dan teniet gedaan worden door de schadelijkheid van ammonium als verzurende stof, samen met het vrij beschikbaar aluminiumgehalte.

Het belangrijkste negatieve effect op de rupsenaantallen is weggelegd voor het giftige aluminium (fig. 6.4, 6.5, 6.7A). Er is vooral veel aluminium voor planten beschikbaar in sterk verzuurde bodems. In deze situatie is dan ook vaak veel ammonium aanwezig, wat in relatie tot het optreden van rupsenvraat een vergelijkbaar beeld te zien geeft. Voor aluminium en ammonium geldt dat er een dalende trend is met de vraat, maar dat de vraat ook laag kan zijn bij lage gehalten van beide stoffen (ze bepalen het optreden van vraat immers niet alleen). Onder verzuurde omstandigheden is er het algemeen een laag calciumgehalte, waardoor calcium in de bodem een positief effect op de bladvraat te zien geeft (Fig. 6.4, 6.5, 6.7C).

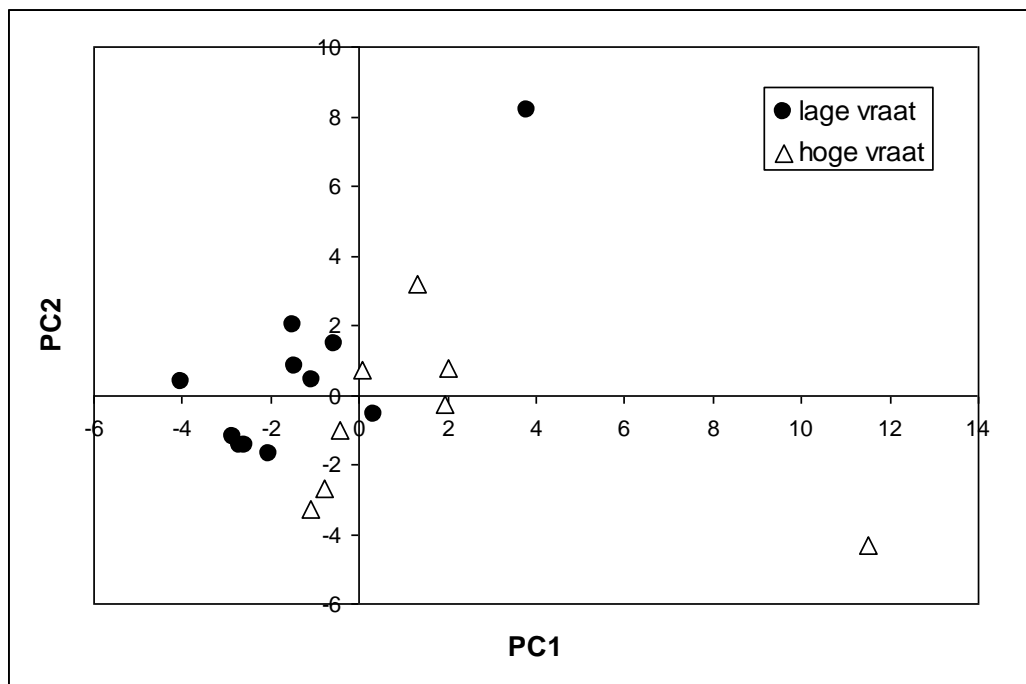


Fig. 6.4: Resultaat van een principale componenten analyse op de standardised residuals van de bodemchemische gegevens. De locaties met hoge vraatscores liggen over het algemeen rechtsonder de locaties met lage vraatscores.

Fig. 6.4: Result of a principal component analysis on the standardised residuals of soil chemistry data. Locations with high feeding damage scores are situated towards the lower left of the locations with low feeding scores.

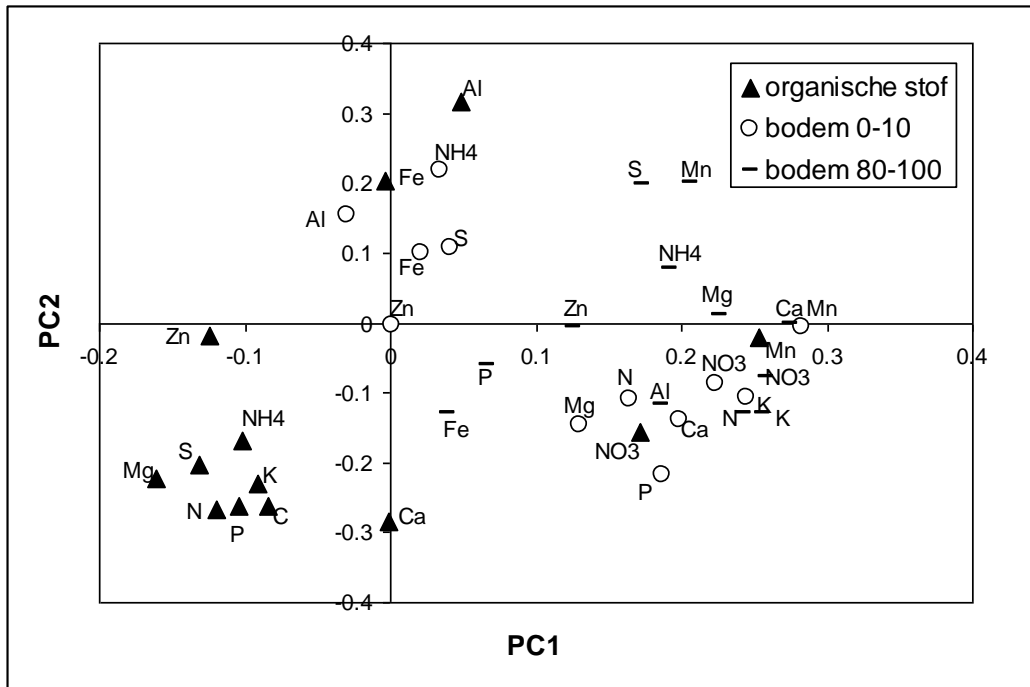


Fig. 6.5: Resultaat van een principale componenten analyse op de standardised residuals van de bodemchemische gegevens (NaCl uitspoelfracties). Aangegeven zijn de eindpunten van de co-variantie vectoren met de eerste en tweede principale component (de vectoren lopen vanaf de oorsprong naar het aangegeven punt). De eerste as wordt vooral bepaald door mineralenrijkdom in de minerale bodemlagen, waarbij vooral mangaan en nitraat een hoge co-variantie laten zien (voor alle drie de bodemlagen). De tweede as wordt vooral bepaald door aluminium en, in tegengestelde richting, calcium in de strooisellaag. Deze as weerspiegelt dus over het algemeen factoren die met verzuring samenhangen (meer verzuurd bij hogere waarden op PC2).

Fig. 6.5: Result of a principal component analysis on the standardised residuals of soil chemistry data (NaCl elution). Given are the end-points of the covariance vectors with the first and second principal components (vectors start at origin). The first principal component is mainly determined by minerals in the mineral layers of the soil, especially manganese and nitrate (in all three soil layers). The second axis is determined by aluminium, and, in opposite direction, calcium in the organic layer. This axis represents acidification-related factors (more acidification is associated with higher values on PC2).

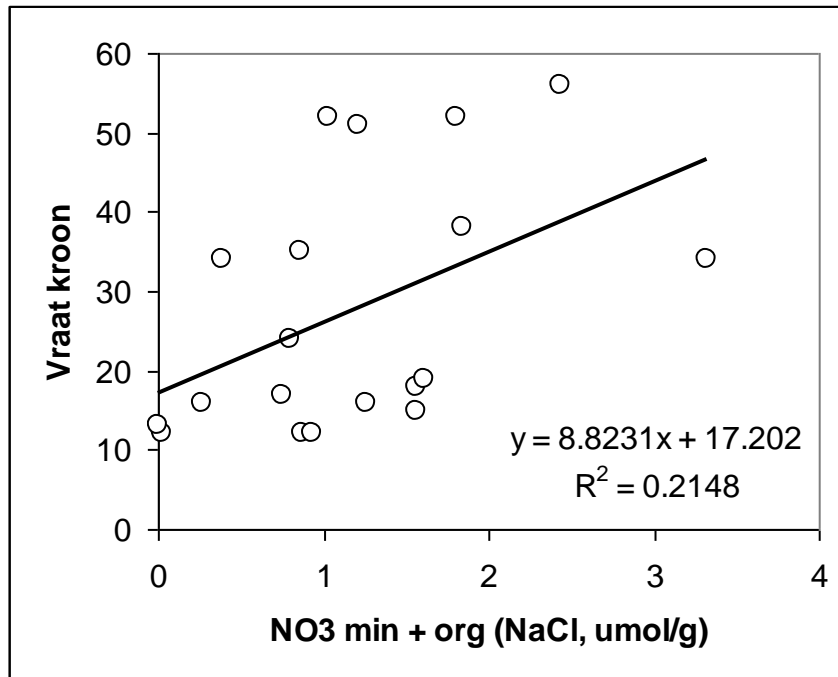
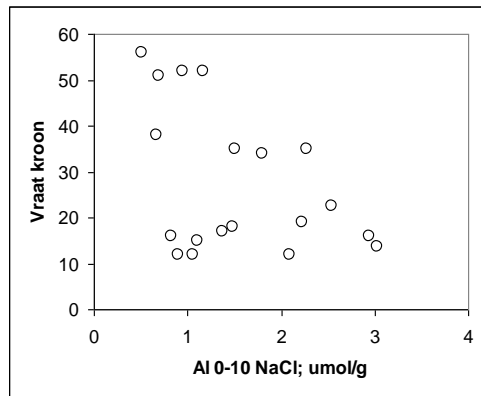


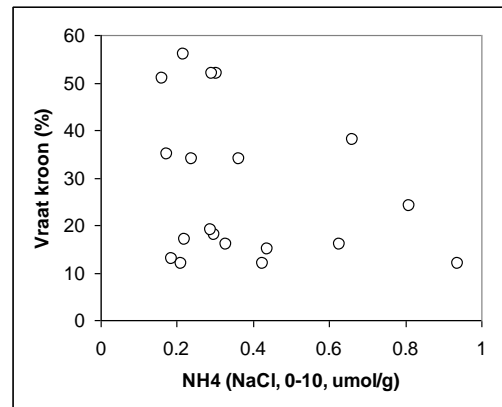
Fig. 6.6: De nitraatbeschikbaarheid van Zomereiken, als optelling van de beschikbaarheid in de strooisellaag en de bovenlaag van de minerale bodem, laat een positief verband zien met de vraatscores (2011) ($p < 0.025$), hetgeen ook al bleek uit fig. 6.4 en 6.5.

Fig. 6.6: Nitrate availability of English Oak (summation of organic layer and top of mineral soil) shows a positive relationship with feeding scores (2011) ($p < 0.025$), as was already indicated by fig. 6.4 and 6.5.

Van de verschillende minerale plantenvoedingsstoffen heeft mangaan het grootste positieve effect op rupsenaantallen. Deficiëntieverschijnselen van mangaan komen bij planten veel voor. Tegelijkertijd is een overdosis van Mangaan schadelijk voor de plant (Ohki 1985). Hierdoor zijn relaties tussen mangaanconcentraties en plant *performance* en rupsenvraat niet in lineaire regressiemodellen te vatten (Fig. 6.8, par. 7.2.3). Van mangaan is bekend dat de beschikbaarheid van planten onder meer afhangt van het organische stof gehalte, waarbij een hoger aandeel organische stof de beschikbaarheid verlaagd (Paauw, 2002). Humusophoping kan dus de mangaanbeschikbaarheid verlagen en hierdoor een negatief effect hebben op de rupsenaantallen. Lagere gehalten van mangaan in de humuslaag leidt bovendien tot een vertraagde afbraaksnelheid van het organisch materiaal, omdat mycorrhizaschimmels mangaan nodig hebben bij de vertering van lignine (Ozinga *et al.*, 2013). Eiken op lössbodems hebben mogelijk ook moeite om in hun mangaanbehoefte te voorzien, want in de relatief mineralenrijke lössbodems is het aanwezige mangaan slecht oplosbaar en minder beschikbaar voor planten (Sims 1986).

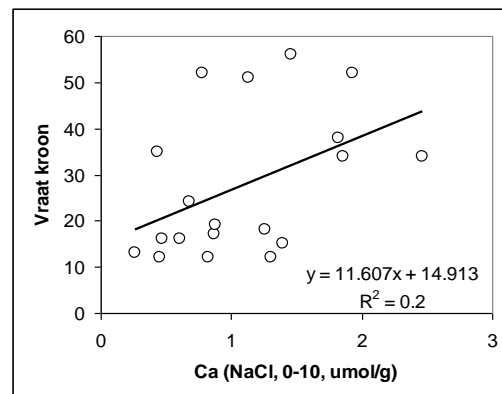


A



B

Fig. 6.7: Relatie van aluminium (A), ammonium (B) en calcium (C) met de rupsenvraat in de kroon van Zomereik. Voor aluminium en ammonium geldt dat er een dalende trend is met de vraat, maar dat de vraat ook laag kan zijn bij lage gehalten van beide stoffen. Onder verzuurde omstandigheden is er het algemeen een laag calciumgehalte, waardoor calcium in de bodem een positief effect op de bladvraat te zien geeft.



C

Fig. 6.7: Relationships of aluminium (A), ammonium (B), and calcium (C) with feeding scores in English Oak. Feeding scores tend to decline with increasing aluminium and ammonium, but at low aluminium and ammonium, low feeding scores also occur. Acidified conditions correlate with low calcium availability, and as a result calcium shows a positive relationship with feeding scores.

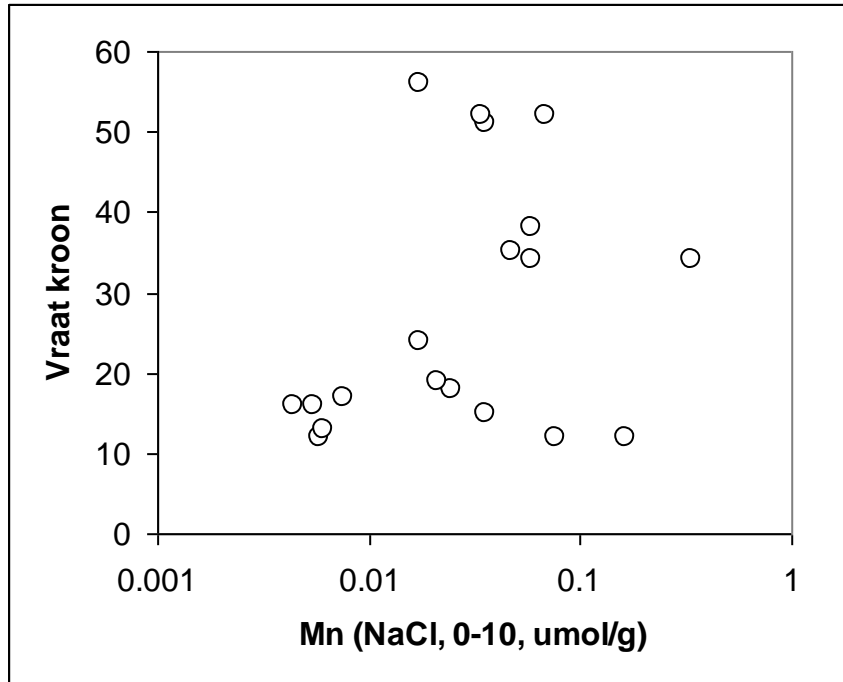


Fig. 6.8: De relatie tussen de mangaanbeschikbaarheid en rupsenvraat is complex, doordat mangaan bij lagere concentraties limiterend kan zijn, terwijl het bij hogere concentraties schadelijk is voor de plant. Tot 0.07 $\mu\text{mol} / \text{gram}$ is de relatie positief, bij hogere waarden verdwijnt de lineaire relatie (let op logaritmische x-as). Voor het begrijpen van de relatie tussen mangaan en rupsenvraat helpt de analyse van de bladchemie (par. 7.2.3).

Fig. 6.8: The relationship between manganese availability and feeding damage is complicated as at low concentration manganese can be a limiting nutrient whereas at higher concentrations it becomes toxic. Until 0.07 $\mu\text{mol} / \text{gram}$ there is a positive relationship, but this trend disappears after inclusion of higher manganese values (note the logarithmic x-axis). For understanding this relationship, the leaf-chemistry data are helpful (par. 7.2.3).

6 De boom als schakel tussen bodemkwaliteit en rupsenvraat

6.1 Mycorrhiza's

De eerste schakel tussen de nutriënten in de bodem en de boom, zijn de mycorrhizaschimmels die een belangrijk deel van de opname en het transport van voedingsstoffen in de bodem voor hun rekening nemen. Hoewel door verzuring de aantallen mycorrhizapaddestoelen zijn afgenomen, zijn de worteltoppen van bomen niet minder door ectomycorrhiza bezet (Wallander & Nylund 1992, Kjølner & Clemmensen 2008). Wel kan de functionele relatie die de schimmel met de bomen heeft sterk zijn gewijzigd, maar hiervan is nauwelijks iets bekend (Kjølner & Clemmensen 2008). Ook zijn er nog geen studies voorhanden waarbij de fysiologie van bomen geïntegreerd is met het functioneren van mycorrhiza's in boom-bodem interacties (Bazot *et al.* 2013). In gevallen waarin de drijvende kracht achter de relatie tussen schimmel en boomwortel de stikstofvoorziening is, valt te verwachten dat de relatie in functie verliest als de stikstof door depositie ruimschoots voorradig is. Wallander & Nylund (1992) rapporteren een geremde groei van mycelium van ectomycorrhiza's van de Grove den in de bodem als gevolg van een hoge stikstof beschikbaarheid. Hierdoor zouden ook andere mineralen minder efficiënt opgenomen kunnen worden, zoals magnesium (Wallander & Nylund 1992). In de Grove den is vastgesteld dat bij hoge ammonium beschikbaarheid de wortels netto kationen verliezen, hetgeen door de bezetting van de worteltoppen met mycorrhiza's sterk wordt geremd (Boxman & Roelofs 1988). Voor mangaan is een voorbeeld beschikbaar (in maïs) waarbij de bezetting van wortels door een vesicular-arbuscular mycorrhiza de opname remt (Posta *et al.* 1994), wat bij zware metalen vaker voorkomt (Smith & Read 2000, Vogels *et al.* 2011). Het is bovendien de vraag welke nutriënten bepalend zijn voor de interactie tussen Zomereiken en hun verschillende soorten mycorrhizapaddestoelen. In veel gevallen zal de boom bij het wegvallen van een stikstofbeperking door een andere voedingsstof beperkt worden die de boom met behulp van de mycorrhizaschimmels kan mitigeren. Uit het feit dat de wortelbezetting met mycorrhizaschimmels niet afneemt als gevolg van aantasting van de bodemkwaliteit, lijkt het erop dat bomen de relatie met hun mycorrhizaschimmels niet volledig opzeggen. In deze rapportage kunnen we de rol van mycorrhizaschimmels in het proces van nutriëntenopname door de boom niet afzonderlijk bekijken, net zo min als dat we de rol van de boomwortels zelf in beeld kunnen brengen. De bladkwaliteit die we zullen bespreken is dus een resultante van de aanwezige nutriënten (en water) in de bodem en atmosfeer, de mycorrhizaschimmels, de boomwortels, het metabolisme in de wortel, het tweerichtingen transport van voedingsstoffen tussen wortel en blad, het metabolisme in het blad en de bladademhaling.

6.2 De bladkwaliteit van eikenbomen en rupsenvraat

Het is duidelijk dat verzuring en uitloging van bodemmaterialen een negatief effect hebben op de bladvraat. Hierom noemen we het blad waar rupsen goed op gedijen 'goed' van kwaliteit en blad waar rupsen in het veld weinig van eten 'slecht'. Wat is echter de chemische basis om een eikenblad als goed of slecht te bestempelen? Om deze vraag te kunnen beantwoorden bespreken we eerst het effect van de bladontwikkeling op verschillende bladchemische parameters. In mei, wanneer de rupsenvraat zich massaal voor kan doen, zijn de bladeren immers aan het uitlopen en zich aan het uitspreiden. Dit is een periode waarin de chemische samenstelling sterk verandert.

6.2.1 De bladontwikkeling in het voorjaar

In de Noord-Ginkel (stuifzandbos met weinig vraat op Zomereik) en Kernhem (stuwwalbos met veel vraat op Zomereik) is het verloop van de bladontwikkeling op de voet gevolgd. In de Noord-Ginkel zijn tevens Amerikaanse eiken onderzocht die, in tegenstelling tot de Zomereik, wel veel rupsenvraat laat zien. De gegevens van de Amerikaanse eiken worden alleen gebruikt om te onderzoeken of eventuele verklaringen in het verschil in rupsenvraat tussen de Zomereiken van Ginkel en Kernhem ook standhouden als verklaring voor het verschil in rupsenvraat tussen Zomereik en Amerikaanse eik op de Ginkel.



Verskil in rupsenvraat tussen Zomereik en Amerikaanse eik op de Ginkel in een gemengde opstand. Links Zomereik, rechts Amerikaanse eik.

Difference in caterpillar feeding damage between English oak and Red oak in a mixed stand. English oak left, Red oak right.

De strekkingsgroei van het eikenblad voltrekt zich snel na uitlopen (Fig. 7.1a). Tussen de tweede en derde periode verandert de bladlengte weinig. Het is echter niet zo dat het blad op het tweede meetmoment al volgroeid kan worden genoemd. Uit de ontwikkeling van de drooggewicht/versgewicht ratio blijkt dat er zich na de tweede meting nog grote veranderingen in de bladsamenstelling voltrekken (Fig. 7.1b). De celwanden worden na de strekkingsgroei verstevigd met extra koolstof (cellulose), waardoor de droog-/versgewicht ratio toeneemt.

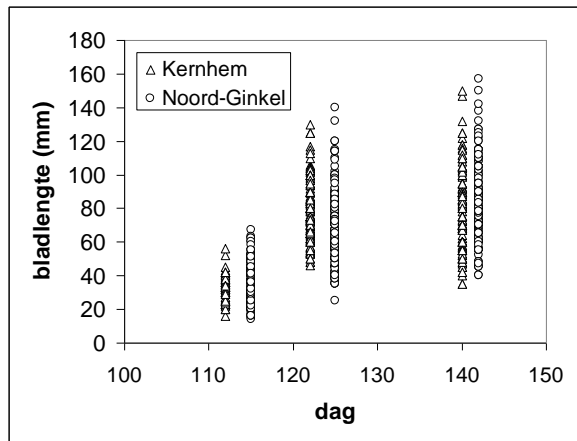


Fig. 7.1a: Bladlengtes in Kernhem en de Noord-Ginkel. De strekkingsgroei vindt vooral plaats in de eerste periode (N per datum = 69 – 167).

Fig. 7.1a: Leaf-length in Kernhem and Noord-Ginkel. Leaf elongation occurs especially in the first data-interval (N per date = 69 – 167).

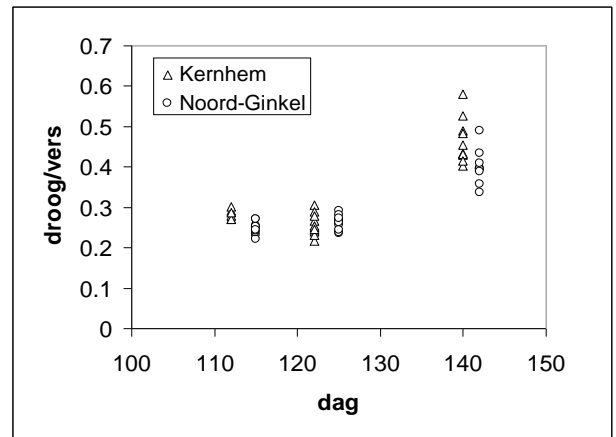


Fig. 7.1b: Na de strekkingsgroei neemt de C/N ratio toe door versteviging van het bladweefsel met cellulose (N per datum = 10).

Fig. 7.1b: After leaf-elongation, the C/N ratio increases as leaf tissues are strengthened by cellulose (N per date = 10).

De hoofdbestanddelen: C, N en P

Uitgedrukt in droge stof is het koolstofgehalte heel stabiel, zonder verschillen tussen de gebieden. Uitgedrukt in percentage van het versgewicht neemt het koolstofgehalte toe (Fig. 7.2).

Het gehalte stikstof daalt gedurende de gehele periode van de bladmaturing (Fig. 7.3). Er treedt verschuiving op tussen de Zomereiken van Kernhem en de Noord-Ginkel en tussen de Amerikaanse eik en Zomereik in de Noord-Ginkel, maar in onvoldoende mate om te veronderstellen dat dit het verschil in vraat kan verklaren tussen de Zomereiken van Kernhem en de Noord-Ginkel.

Een belangrijke voedselkwaliteitsparameter voor herbivore insecten is het C/N gehalte van de planten. Omdat planteneters een dieet hebben met een veel lager stikstofaandeel dan hun eigen lichaam, moeten ze vooral stikstof verzamelen. Planten met een lage C/N ratio hebben hierdoor een betere kwaliteit. De C/N gehalten nemen toe gedurende de gehele bladmaturing, maar leveren geen verschillen op tussen beide bosgebieden (Fig. 7.4).

Een ander element waar dieren tamelijk veel van nodig hebben is fosfor. Het jonge eikenblad is relatief rijk aan fosfor en de gehalten nemen af gedurende de bladmaturing (Fig. 7.5a). Voor insecten die van het blad materiaal eten, is de verhouding tussen stikstof en fosfor mogelijk nog belangrijker dan het fosforgehalte zelf, omdat regulatie van de voedselopname via het stikstofgehalte verloopt en niet via fosfor (Vogels *et al.* 2011). Als een plant een heel hoge stikstofload heeft ten opzichte van fosfor, bestaat dus de kans dat een insect minder van de plant gaat eten en hierdoor een fosfor gebrek krijgt. De bomen die in deze studie zijn onderzocht, hebben N/P ratio's tussen de 10 en 25, wat geen extreme waarden zijn, waarbij fosforgebreken bij insecten verwacht kunnen worden (Fig 7.5b). De N/P ratio neemt langzaam toe als het blad zich ontwikkelt, maar er treden geen verschillen op die het verschil in vraat tussen de gebieden kunnen verklaren.

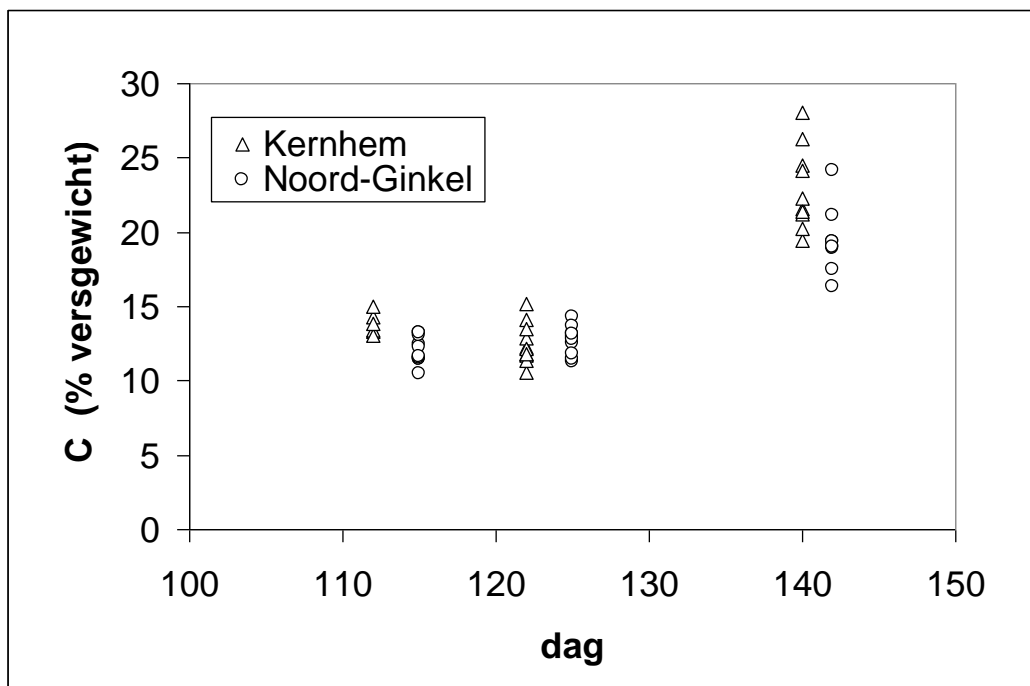


Fig. 7.2: Het koolstofgehalte van het blad, uitgedrukt in percentage versgewicht, neemt toe na de bladstrekking. Uitgedrukt in gehalte droge stof blijft het koolstofgehalte constant.

Fig. 7.2: The leaf-C-content expressed as percentage fresh weight increases after leaf elongation, but remains stable if expressed as percentage dry weight.

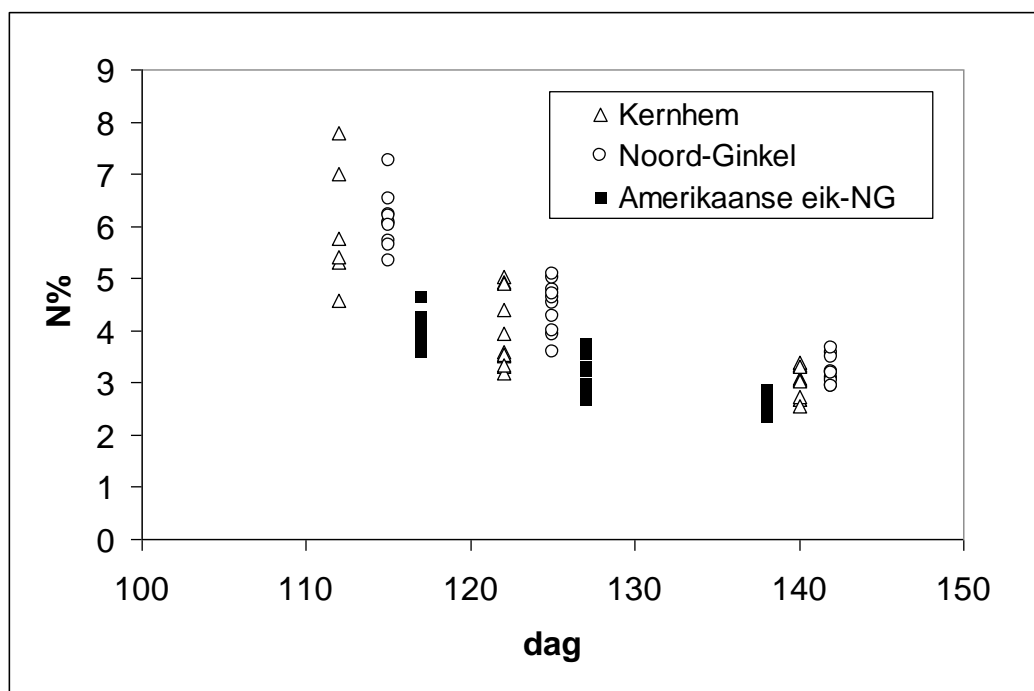


Fig. 7.3: Naarmate het blad ouder wordt, daalt het droge stof gehalte van stikstof.

Fig. 7.3: As leaves mature, nitrogen contents expressed in percentage dry weight, drop.

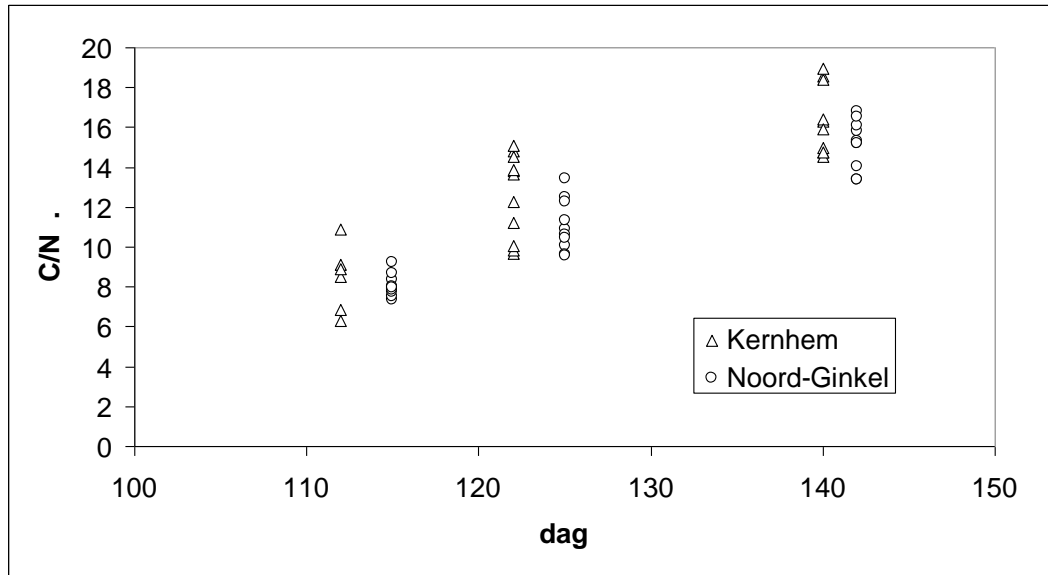


Fig. 7.4: Doordat het droge stof koolstofgehalte gelijk blijft, terwijl het stikstofgehalte zakt, stijgt de C/N-ratio, waardoor het blad minder geschikt wordt voor herbivoren.

Fig. 7.4: As the C dry-weight content is stable and nitrogen drops, the C/N ratio increases, rendering the leaf less adequate as caterpillar food.

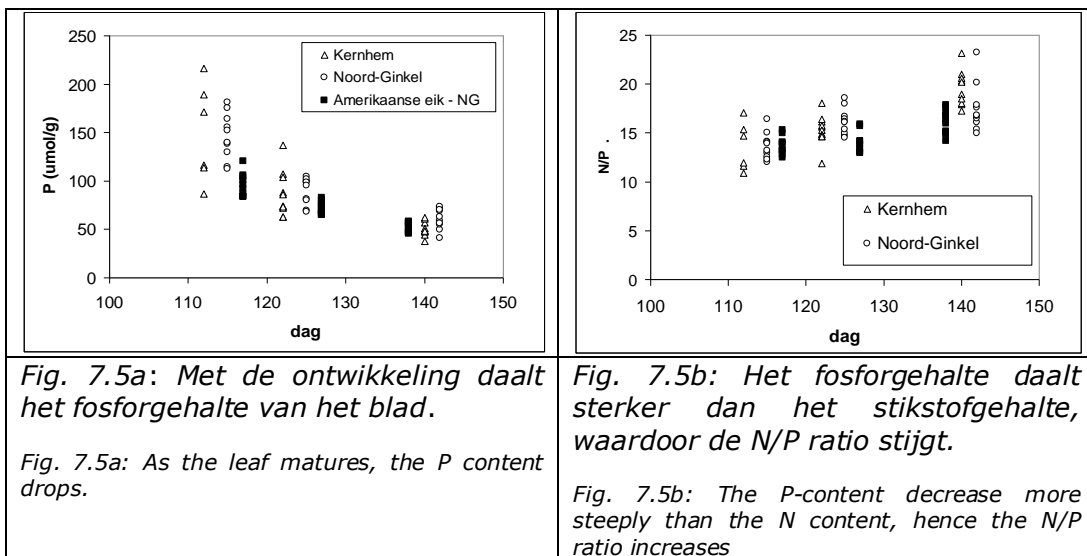


Fig. 7.5a: Met de ontwikkeling daalt het fosforgehalte van het blad.

Fig. 7.5a: As the leaf matures, the P content drops.

Fig. 7.5b: Het fosforgehalte daalt sterker dan het stikstofgehalte, waardoor de N/P ratio stijgt.

Fig. 7.5b: The P-content decrease more steeply than the N content, hence the N/P ratio increases

De mineralen en (sporen-) elementen

De volgende mineralen en (sporen-) elementen zijn onderzocht: Li, Mg, Al, K, Ca, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Se, Sr, Cd, Sn, Ba, Pb, B, Ga, In en Tl. Behalve Calcium is er geen element in deze lijst die de verschillen in vraat tussen de Zomereiken van Kernhem en de Noord-Ginkel en de Amerikaanse- en Zomereiken van de Noord-Ginkel kan verklaren. In deze sectie wordt hierom dieper ingegaan op calcium en worden de trends van calcium vergeleken met zink, magnesium en aluminium. Omdat later ook mangaan naar voren zal komen als een belangrijk element, worden hier ook alvast de gegevens van mangaan uit de case-study gepresenteerd.

Calcium is een belangrijk element met een groot aantal functies in planten (o.a. internal signalling, cofactor van enzymen, versteviging van de celwand). Gedurende de bladmaturing nemen de calciumgehalten in Kernhem en de

Amerikaanse eiken van de Noord-Ginkel toe, terwijl in de zomereiken van de Noord-Ginkel de calciumopbouw lijkt te stagneren tussen de tweede en derde meting (Fig. 7.6). Hierdoor ontstaat er op het einde van de bladontwikkeling een groot verschil in calciumgehalten tussen de groepen, waarbij de Zomereiken van de Noord-Ginkel, waar de vraat minder is, het laagst uitvallen.

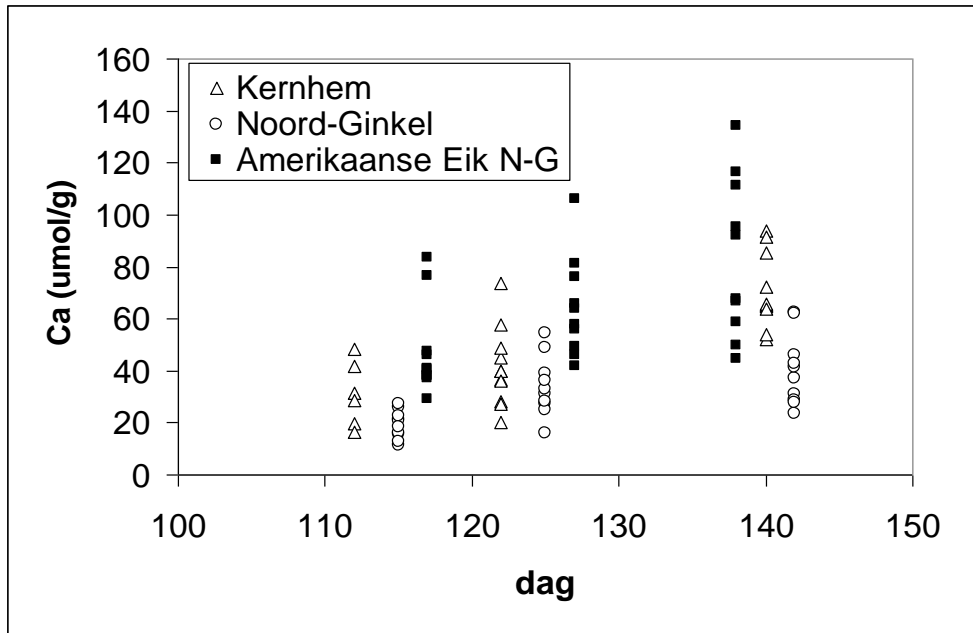


Fig. 7.6: Het calciumgehalte in het blad neemt toe als het blad zich ontwikkelt, maar de toename stagneert in de Zomereiken van de Noord-Ginkel, waar ook de vraat door rupsen laag is.

Fig. 7.6: The calcium content increases as the leaf matures, but the increase halts in the Noord-Ginkel where caterpillar feeding damage is low.

Het valt niet te verwachten dat de vraat in de Zomereiken van de Noord-Ginkel gereduceerd wordt door een calciumgebrek in de rupsen dat op het einde van de groeiperiode van het blad ontstaat. In een vraatexperiment dat met rupsen werd uitgevoerd, bleek echter geen verband tussen het calciumgehalte en de overleving (overleving controle 75%, N = 33, met calcium 69%, N = 34). Op basis van dit rupsenvraatexperiment moet een eventueel werkingsmechanisme via calcium eerder gezocht worden in de plantfysiologie dan dat er een directe relatie is met de fysiologie van e rupsen. Een verstoord calciummetabolisme in de planten kan leiden tot andere problemen, zoals een lagere eiwitsynthese en ophoping van NPN (non-protein nitrogen, oftewel stikstof dat niet in eiwitten of wordt ingebouwd) in het blad (Thompson *et al.* 1960). We zullen hieronder zien, dat er zich inderdaad problemen voordoen in de eikenbomen van de Ginkel in relatie tot de stikstofassimilatie en aminozuursynthese (par. 7.2.4).

In tegenstelling tot calcium waarvan het gehalte toeneemt gedurende de bladontwikkeling, nemen de concentraties van magnesium en zink juist af (Fig 7.7a,b). Voor magnesium zijn er helemaal geen verschillen tussen de Zomereiken van beide gebieden. Voor zink ontstaat er wel een verschil, met hogere concentraties in de Zomereiken van de Noord-Ginkel. Het is echter zeer onwaarschijnlijk dat dit een lagere overleving op deze bomen kan verklaren.

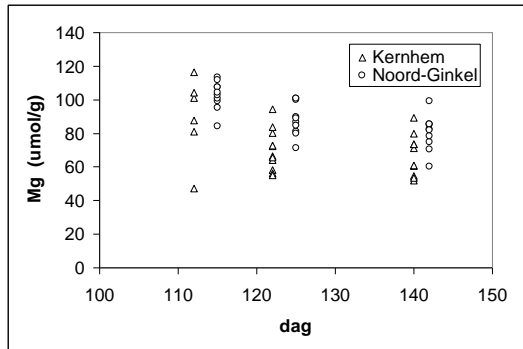


Fig. 7.7a: Anders dan het Ca-gehalte neemt het Mg-gehalte licht af gedurende de bladontwikkeling.

Fig. 7.7a: In contrast to Ca levels, Mg contents show a slight decrease during leave maturation.

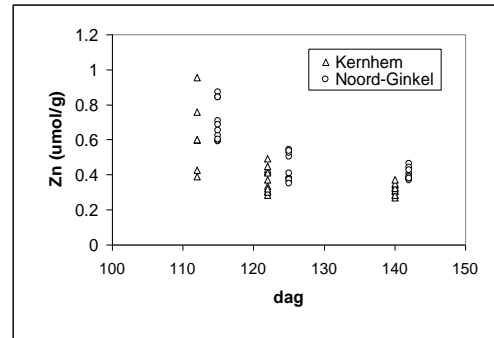


Fig. 7.7b: Het Zn gehalte neemt sterk af, maar komt in de Noord-Ginkel uiteindelijk op een hogere waarde uit dan in Kernhem.

Fig. 7.7b: Zn contents clearly drop, and final concentrations in Noord-Ginkel are higher compared to Kernhem.

Mangaan is een zeer belangrijk element voor planten. In de fotosynthese is mangaan nodig voor de werking van fotosysteem II en ook is het nodig voor de biosynthese van chlorofyl (Millaleo *et al.* 2010). Hiernaast is mangaan nodig voor de reductie van nitraat, de opbouw van aminozuren en de eiwitassimilatie (en nog andere metabole processen). Een tekort aan Mangaan leidt tot ophoping van NPN. Mangaan is echter tegelijkertijd een schadelijk zwaar metaal (Millaleo *et al.* 2010). In graan treden onder concentraties van $0.3 \mu\text{mol/gram}$ deficiëntieverschijnselen op (Ohki 1985). Boven de $7 \mu\text{mol/gram}$ begint de groei van de scheut af te nemen en vanaf $19 \mu\text{mol/gram}$ treden toxische verschijnselen op. In de *case study* komen geen bomen voor waar op basis van de mangaanwaarden deficiëntieverschijnselen verwacht kunnen worden (Fig. 7.8). De Zomereiken ontlopen elkaar niet in mangaanwaarde, maar de Amerikaanse eiken van de Ginkel hebben duidelijk veel hogere waarden dan Zomereiken in dit gebied. Twee Zomereiken uit Kernhem hebben veel hogere waarden dan de andere ($> 12 \mu\text{mol/gram}$) en hebben, analoog met de studie in graan, mogelijk een verlaagde productie van biomassa door het schadelijke effect van mangaan.

Onder invloed van verzuring en het beschikbaar komen van aluminium in de bodem zou, in bladeren van meer verzuurde bossen, aluminiumophoping plaats kunnen vinden. Het opgehoopte aluminium zou vervolgens negatieve effecten kunnen hebben op de bladvraat, vanwege de schadelijkheid voor insecten. De aluminiumconcentraties verschillen echter niet tussen de Zomereiken van beide bosgebieden (Fig. 7.9). In het ontluikende blad op Kernhem zijn enkele uitschieters geconstateerd, maar als dit al een effect op de vraat zou hebben, is dit tegengesteld ten opzichte van de verwachting.

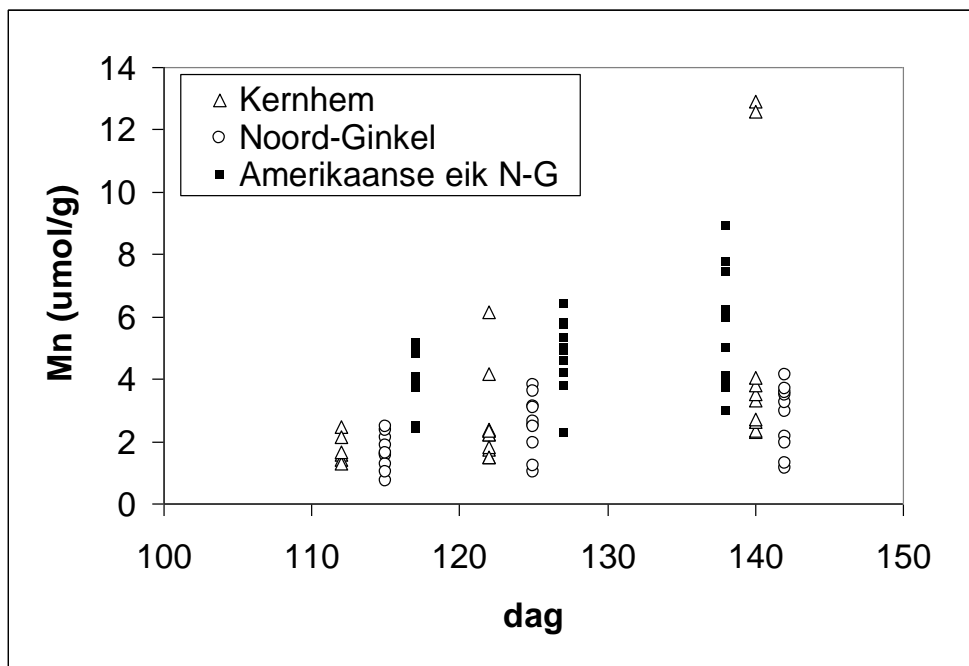


Fig. 7.8: Mangaan ($\mu\text{mol/g}$) neemt licht toe in de Zomereik gedurende de bladontwikkeling, maar blijft achter op de Amerikaanse eik. In Kernhem komen enkele uitschieters voor die vallen in het bereik waarin mangaan negatieve effecten heeft op de plant.

Fig. 7.8: Mn concentrations ($\mu\text{mol/g}$) slightly increase during leaf maturation in English Oak, and are significantly higher in Red oak. In Kernhem, two trees have high Mn levels, in the range in which negative effects on plant performance can be expected.

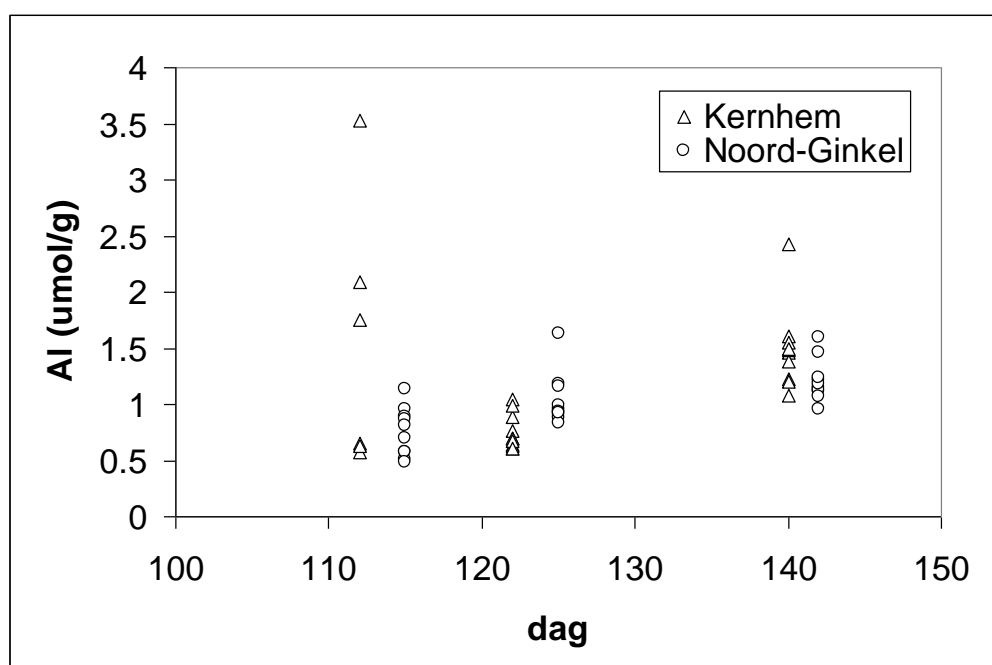


Fig. 7.9: De Zomereiken van beide gebieden laten geen verschil zien in aluminiumconcentraties in het blad.

Fig. 7.9: English Oaks from both areas do not show differences in leaf aluminium levels.

6.2.2 Fenolen en tanninen als antivraatstoffen

De aspecifieke verdediging van het eikenblad verloopt via (poly-) fenolen en gecondenseerde fenolen of tanninen (Scalbert *et al.* 1988), waarin eiken een aanzienlijk deel van hun droge stof in investeren (Fig. 7.10, Scalbert *et al.* 1988). Deze antivraatstoffen remmen onder andere de vertering van eiwitten (Feeney 1969). De tanninen zijn aangemerkt als de causale factor waarom het blad gedurende de ontwikkeling op zeker moment oneetbaar wordt voor vlinderrupsen (Feeney, 1968, Feeny & Bostock 1968, Feeney 1970). De ontwikkeling van gecondenseerde fenolen gaat echter samen een teruggang van de concentraties macronutriënten zoals, stikstof en fosfor, waardoor het afnemen van de kwaliteit van het eikenblad ook een gecombineerd effect kan zijn van antivraatstoffen en de voedingswaarde (Feeney 1970). Hoewel minder geschikt voor voorjaarssoorten als de Kleine Wintervlinder, wordt ook het zomerblad van eiken door rupsen gegeten, bijvoorbeeld door de Meriansborstel *Calliteara pudibunda* en Witvlakvlinder *Orgyia antiqua* (Donsvlinders, *Lymantriidae*). Hoe deze soorten met de lage voedingswaarde en antivraatstoffen omspringen, is nog niet bekend.

Al in de knop zijn de jonge blaadjes door oplosbare fenolen tegen vraat beschermd en is het remmende effect van deze stoffen op de eiwitvertering hoog (Harinder *et al.* 1988, Harinder *et al.* 1991, Salminen *et al.* 2004). Gedurende de ontwikkeling van het blad van de Zomereik blijft het totale gehalte aan antivraatstoffen in onze studie min of meer gelijk (uitgedrukt als fractie van de vaste stof; Fig. 7.10). In de Amerikaanse eik dalen de gehalten met het ouder worden van het blad. Er zijn ook geen verschillen gevonden tussen bomen met hoge en lage rupsendichtheden. Variatie in het totale gehalte antivraatstoffen biedt dus geen verklaring voor het verschil in totale vraat tussen de bosgebieden. Wel zouden bepaalde componenten uit de cocktail van antivraatstoffen een rol kunnen spelen (Salminen *et al.* 2004), maar dit is niet bekend uit de literatuur. Van bepaalde soorten herbivoren, vooral specialisten van eikenbomen, is wel bekend dat ze juist de bomen opzoeken met lagere tanninegehalten (Forkner 2004).

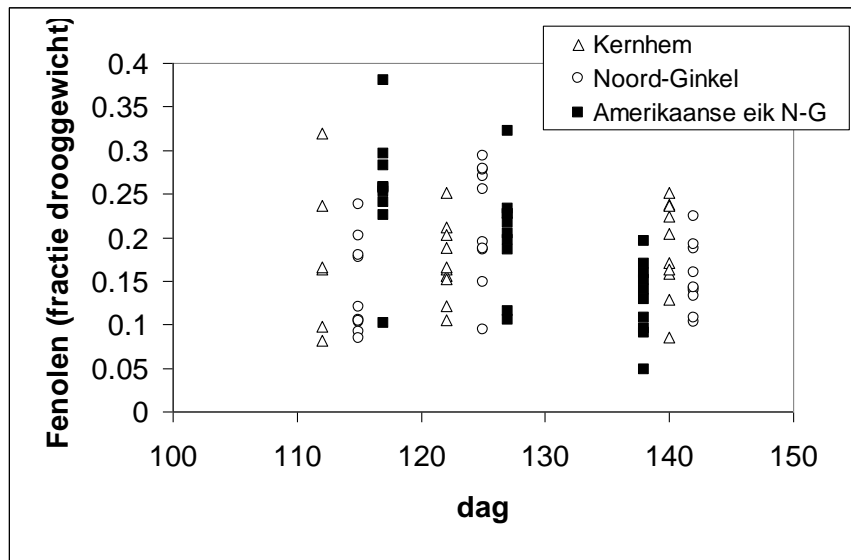


Fig. 7.10: Totaal aandeel fenolen en tanninen in het drooggewicht van het eikenblad. Al vanaf het uitlopen is het blad beschermd tegen insectenvraat. In de Zomereik blijft het gehalte stabiel, bij de Amerikaanse eik is er een afname van de antivraatstoffen te zien. (dag = januari-dag, 1 = 1 januari).

Fig. 7.10: Combined phenolics and tannins in percentage dry weight. Already at sprouting, leaves are protected against herbivory. In English Oaks, antifeedant levels remain stable, whereas there is a decline in Red Oak. (day = January day).

6.2.3 De elementaire samenstelling van het blad

De grootste bron van variatie in de elementaire samenstelling van eikenbladeren is het totaal aan minerale voedingsstoffen dat het bevat (Fig. 7.11). De relatieve samenstelling van het blad verschilt minder, wat logisch is, omdat de bomen nu eenmaal precies die voedingsstoffen in hun bladeren stoppen die tezamen moeten zorg dragen voor de fotosynthese (en andere metabole processen). Zo betekent meer bladgroen automatisch een grotere aanwezigheid van een breed scala aan mineralen die specifiek bij de fotosynthese zijn betrokken, zoals ijzer en mangaan. Hoewel in de bodem een verband tussen rupsenvraat en mineralenbeschikbaarheid (met name Mn en nitraat) werd gevonden, zien we dit niet zonder meer terug in de elementaire samenstelling van het blad (Fig. 7.12). Op basis van de bladchemie is er ook geen duidelijke scheiding tussen locaties met veel en weinig rupsenvraat. Kortom, mineralengebreken in de bodem leiden niet direct tot mineralengebreken in het blad die aanleiding geven tot een daling van de rupsenvraat. Alleen mangaan vormt hierin een uitzondering. Er is een duidelijke relatie tussen het mangaangehalte in de bodem en het mangaangehalte in het blad (cf. Godo & Reisenauer 1980, Sims 1986).

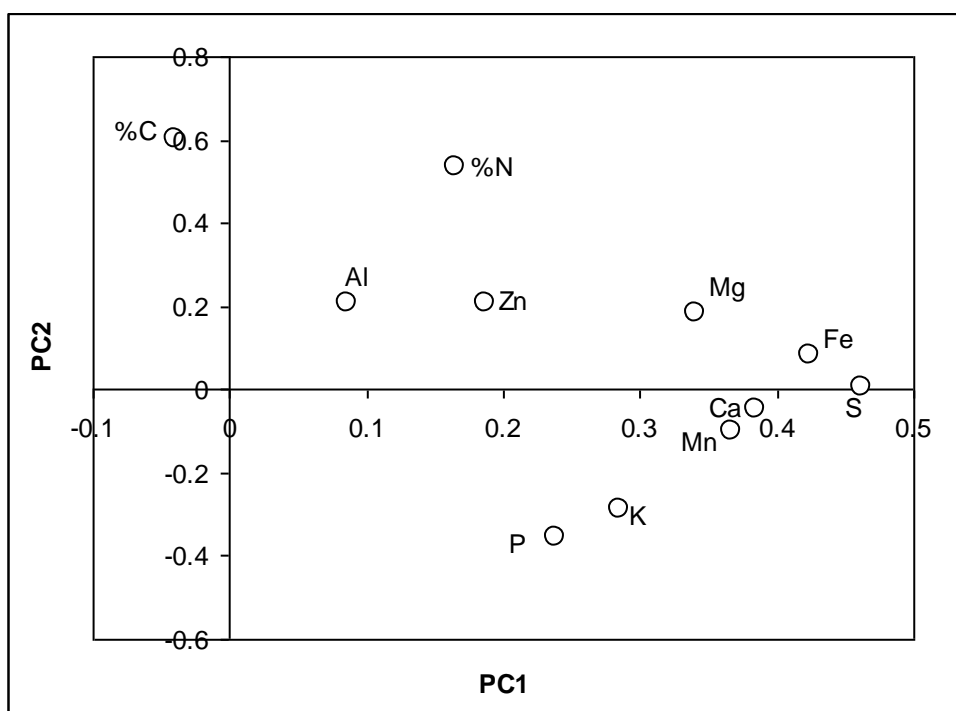


Fig. 7.11: Resultaat van een principale componenten analyse op de standardised residuals van de bladchemische gegevens. Aangegeven zijn de eindpunten van de co-variantie vectoren met de eerste en tweede principale component (de vectoren lopen vanaf de oorsprong naar het aangegeven punt). Op koolstof na, correleren alle parameters positief met PC1. Dit wordt veroorzaakt door een sterke onderlinge covariatie van de verschillende chemische componenten met bijvoorbeeld het chlorofylgehalte (bij een toenemend gehalte chlorofyl, zullen de chemische componenten naar rato ook toenemen).

Fig. 7.11: Result of a principal component analysis on the standardised residuals of leaf chemistry data. Given are the end-points of the covariance vectors with the first and second principal components (vectors start at origin). Apart from C, all parameters correlate positively with PC1. This arises from strong co-variation of elements with, for example, chlorophyll level (as chlorophyll levels increase, all its constituents will also proportionally increase).

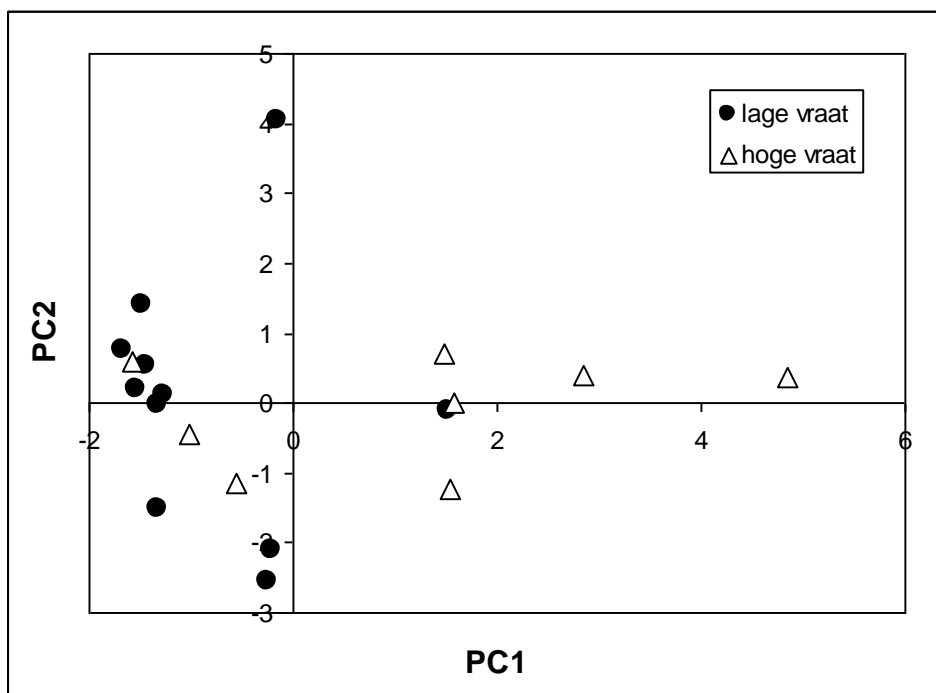


Fig. 7.12: Resultaat van een principale componenten analyse op de standardised residuals van de bladchemische gegevens. Er is geen duidelijke scheiding tussen bladeren van bomen met veel en weinig vraat en het is onwaarschijnlijk dat (één van de) gemeten variabelen een direct causaal verband houdt met het optreden van rupsenvraat.

Fig. 7.12: Result of a principal component analysis on the standardised residuals of leaf chemistry data. There is no clear separation between leaves of trees showing high and low feeding damage. As such it is unlikely that (one of the) measured parameters is directly causally related to feeding damage.

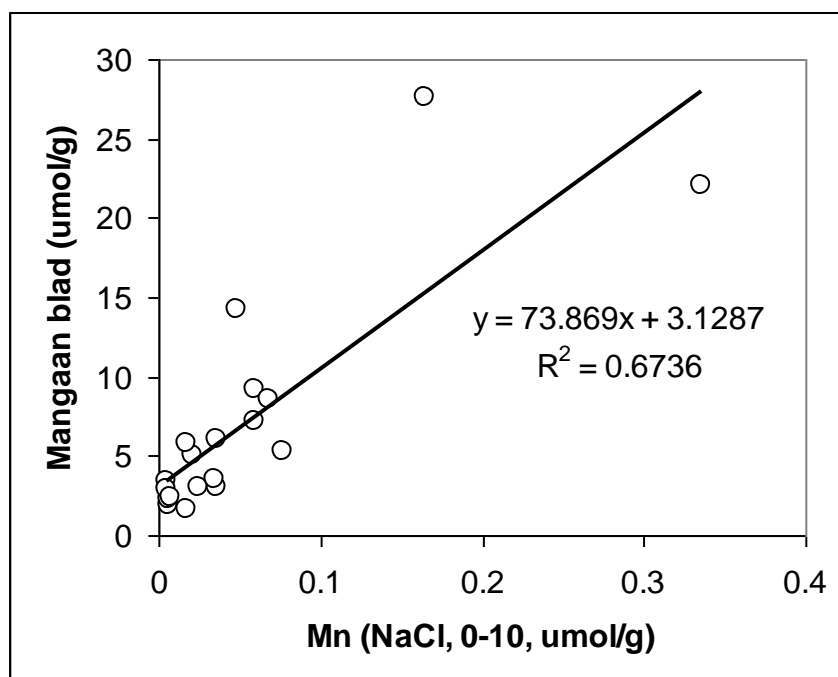


Fig. 7.13: Relatie tussen het mangaangehalte in de bovenlaag van de minerale bodem en in het blad.

Fig. 7.13: Relationship between manganese levels in the top mineral layer of the soil and leaves.

Het meest opvallend is dat bladeren waarvan rupsen weinig eten, lage mangaangehalten bevatten. Het ligt niet voor de hand te veronderstellen dat de rupsen last ondervinden van lage mangaangehalten zelf, want dieren hebben er maar heel weinig van nodig en deficiëntieverschijnselen zijn nauwelijks bekend. Deficiëntieverschijnselen van Mangaan komen bij planten wel veel voor. Tegelijkertijd is een overdosis van Mangaan schadelijk voor de plant (in graan begint de groei af te nemen bij een mangaanconcentratie van 5-7 mmol/kg; Ohki 1985, Wilkinson & Ohki 1988). Concentraties hoger en lager dan het optimum laten een lagere efficiëntie van het metabolisme zien, bijvoorbeeld in de synthese van giberelline en chloroplast-pigmenten en de totale groeisnelheid van de plant (Wilkinson & Ohki 1988). Boven de 19 mmol/kg treedt er schade op aan het chlorofyl. De laagste vraatscore van alle locaties heeft een heel hoge waarde voor mangaan en bevindt zich ver in het bereik van schadelijke mangaanconcentraties. Op basis van de waarden voor graan valt een optimum te verwachten in de relatie tussen mangaanconcentratie en vraat in de door ons waargenomen mangaanconcentraties (Fig. 7.14). Het belangrijkste effect van lagere mangaanconcentraties voor de rupsen is mogelijk de stapeling van NPN in de plant.

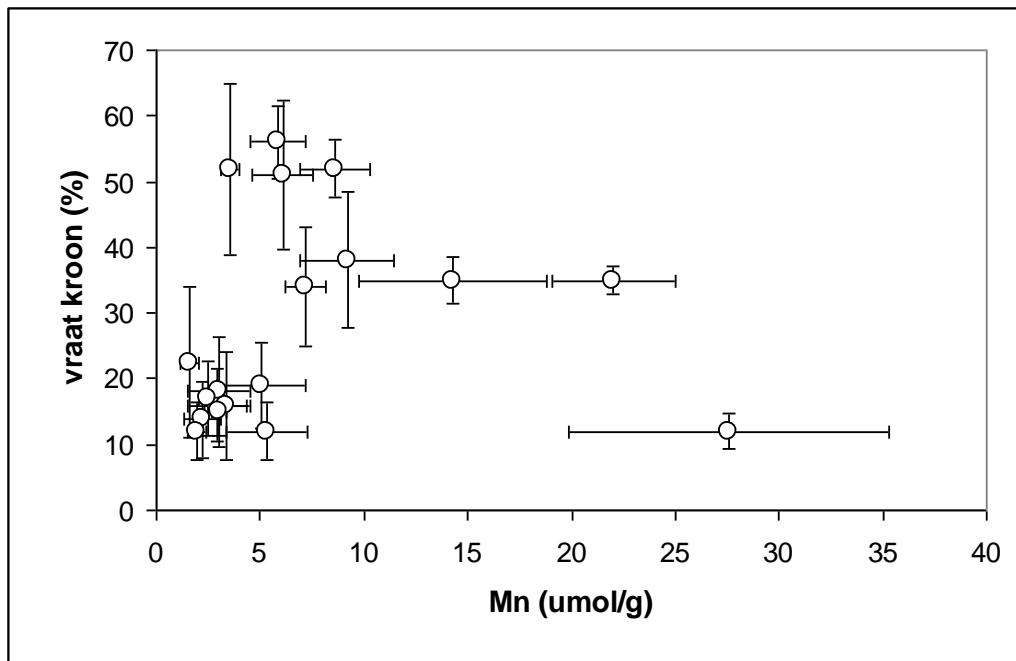


Fig. 7.14: Relatie tussen de mangaanconcentratie in het blad en het optreden van rupsenvraat. Op basis van literatuur is het aannemelijk dat er een optimumcurve bestaat in de relatie tussen mangaan in het blad en de prestaties van de plant op het traject van de waargenomen mangaanconcentraties. De vraat door rupsen houdt hiermee gelijke tred. De gegeven varianties zijn standaard deviaties.

Fig. 7.14: Relationship between manganese concentrations in leaves and Caterpillar feeding damage. Based on literature, an optimum-curve between plant manganese levels and plant performance is expected for the range of leaf manganese levels observed in this study. Feeding activity by caterpillars shows the same pattern. Error bars give standard deviations.

In gestoorde ecosystemen waar voedingsstoffen op grote schaal aan het systeem zijn onttrokken, zoals geplagde heide, komt het vaak voor dat de fosforvoorziening limiterend is voor de plantengroei en dan de stikstof/fosfor ratio hoog oploopt (ver boven de 20) (Vogels *et al.* 2011). In de onderzochte bossen is de gemiddelde N/P ratio van het eikenblad 15.6 en loopt de totale

range van 10.6 tot 22.6. Er is dus geen reden om aan te nemen dat een scheve N/P ratio van invloed is op de variatie in bladkwaliteit voor vlinderrupsen (cf. Boxman *et al.* 1994).

6.2.4 De stikstofassimilatie

De stikstof dat in een plant zit, is niet zondermeer bruikbaar voor een insect dat van de plant eet. De stikstof die in aminozuren ingebouwd zit, vormt de belangrijkste stikstofbron voor insecten. Aminozuren zijn de bouwstenen van eiwitten en de eiwitten van de plant worden in het maag-darm kanaal van insecten afgebroken tot individuele aminozuren en vervolgens opgenomen. Er zijn veel verschillende soorten aminozuren, maar ongeveer 20 zijn de meest voorkomende. Een deel hiervan kunnen insecten niet zelf maken, maar ze zijn wel nodig voor de eiwitsynthese van de insecten. Deze 'essentiële' aminozuren moeten dus in voldoende mate in het dieet aanwezig zijn. De groei van vlinderrupsen laat geen verband zien met het gehalte van het totaal stikstof in het blad, maar wel met de aminozuursamenstelling van de in het blad aanwezige eiwitten (Karowe & Martin 1989).

De relatieve samenstelling van aminozuren in de onderzochten eiken verschilt nauwelijks tussen de groepen (Fig. 7.15) (cf. Thompson *et al.* 1960, Yeoh *et al.* 1992), maar de totale hoeveelheid aminozuren wel (Fig. 7.15). Op basis van de vergelijking tussen de Zomereiken van Kernhem en de Noord-Ginkel zou verondersteld kunnen worden dat de aminozuurbeschikbaarheid een verklarende variabele is voor het verschil in vraat tussen beide bosgebieden. Meer vraat op de eiken in Kernhem komt overeen met een hoger gehalte beschikbaar stikstof. Echter, wanneer ook de Amerikaanse eiken van de Noord-Ginkel bij de vergelijking worden betrokken, blijkt dat het aminozuurgehalte alleen onvoldoende is om de verschillen in vraat te verklaren. Immers, de aminozuurgehalten in de Zomer- en Amerikaanse eiken zijn nagenoeg gelijk in de Noord-Ginkel, terwijl er veel meer van de Amerikaanse eiken wordt gegeten.

Planten bevatten meer stikstof dan in aminozuren is vastgelegd. Naarmate het totaal stikstofgehalte stijgt, verwachten we echter wel een toename van de hoeveelheid aminozuren. Beperking van de aminozuurassimilatie door bijvoorbeeld een mineralengebrek leidt tot een minder snelle toename van het aminozuurgehalte bij een toenemend totaal stikstofgehalte. Mohamed *et al.* (1987) hebben in een experiment met tomatenplanten laten zien dat bij een toename van de stikstofgift, er uiteindelijk geen extra stikstofassimilatie plaatsvindt. De aminozuurconcentraties en ontwikkeling van het bladgroen werden, in plaats van door het overvloedig aanwezige stikstof, door ijzer gelimiteerd.

In Kernhem is een duidelijk toename van het aminozuurgehalte te zien met een toename van het totaal stikstofgehalte (fig. 7.16). De relatie tussen totaal stikstof en het aminozuurgehalte is op te vatten als een responscurve van het blad op de stikstofbeschikbaarheid voor het blad. De Zomereiken van de Noord-Ginkel laten een vlakke responscurve zien: het totaal stikstofgehalte is vergelijkbaar met het blad uit Kernhem, maar het aminozuurgehalte ligt lager en neemt niet toe met de toename van het totaal stikstofgehalte. Het verschil tussen de verschillende responscurven is een maat voor de extra ophoping van non-protein-nitrogen (NPN) in de eiken van de Noord-Ginkel in vergelijking met de eiken van Kernhem. De Amerikaanse eiken van de Noord-Ginkel laten ook een ophoping van NPN zien in vergelijking met de Zomereiken op Kernhem, maar niet zo extreem als de Zomereiken van de Noord-Ginkel. De NPN-gehalten kunnen een verklarende factor zijn voor het verschil in rupsenvraat tussen de Zomereiken van Kernhem en de Noord-Ginkel, alsook voor het verschil in vraat tussen de Zomereiken en Amerikaanse eiken in de Noord-Ginkel.

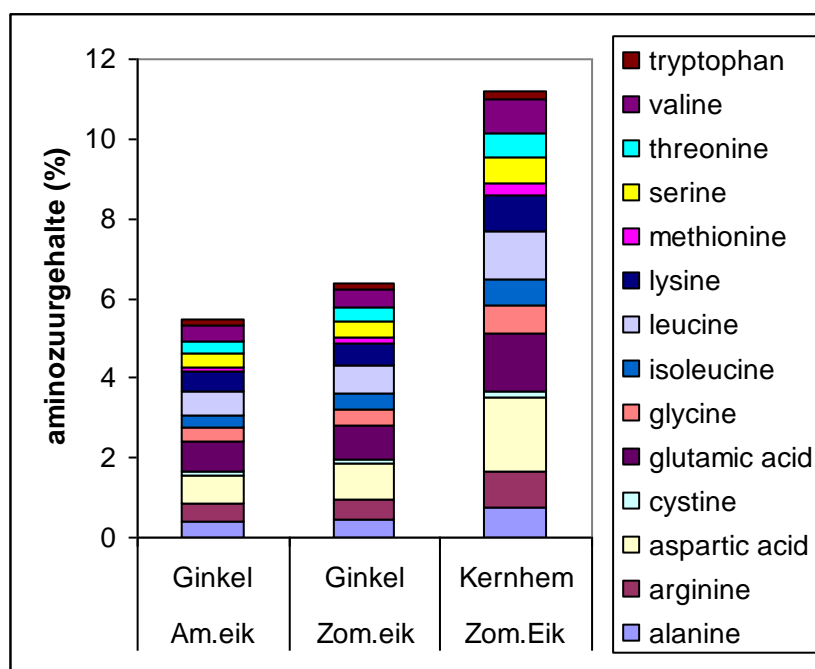


Fig. 7.15: Verschillen in aminozuurgehalten op verschillende locaties (Ginkel en Kernhem) en tussen Zomereik en Amerikaanse eik op de Ginkel (N = 10 per plek en boomsoort). De Zomereiken van Kernhem (veel vraat) bevatten veel hogere aminozuurconcentraties dan die van de Noord-Ginkel (weinig vraat). Dit kan op zichzelf echter niet als verklaring dienen voor het verschil in vraat van beide eikenbossen, omdat de Amerikaanse eiken van de Noord Ginkel veel vraat laten zien bij lage aminozuurgehalten.

Fig. 7.15: Differences in amino acid content between locations (Ginkel and Kernhem) and between Red oak and English oak in Ginkel (N = 10 per site and tree species). English Oaks from Kernhem (high level of feeding damage) contain higher amino acid levels compared to English Oaks at Noord-Ginkel (low level of feeding damage). However, on its own this observation cannot be used as an explanation for the difference in feeding damage, as Red Oak from Noord-Ginkel shows high feeding damage levels at low amino acid contents.

Omdat stikstof in Kernhem niet limiterend is, verwachten we dat de aminozuurassimilatie hier ook beperkt wordt door een mineraal voedingselement, maar niet zo sterk als in de Noord-Ginkel het geval is. Om het eiwitgehalte van voedingsproducten vast te stellen, wordt vaak gewerkt met een conversiefactor op basis van een bepaling van het stikstofgehalte. Voor dierlijk eiwit (vlees) wordt een conversiefactor van 6.25 gehanteerd (het eiwitgehalte is dus 6.25 x het stikstofgehalte) (Levey *et al.*, 2000). Voor plantaardige voedingsstoffen gelden lagere conversiefactoren. Voor bladeren uit de taxonomische groep van de *Fabiflorae*, waartoe ook de eiken behoren, vonden Yeoh & Wee (1994) een gemiddelde conversiefactor van 4.3 (cf. Fujihara *et al.* 2002, die uitkomen op 4.39). Als we deze factor toepassen op de gemeten stikstofgehalten, zien we dat ook in Kernhem het eiwitgehalte over het algemeen lager is dan verwacht en dat er dus extra NPN wordt gevormd (Fig. 7.16) (cf. de resultaten voor Kleine Veenbes in Van Duinen *et al.* 2011).

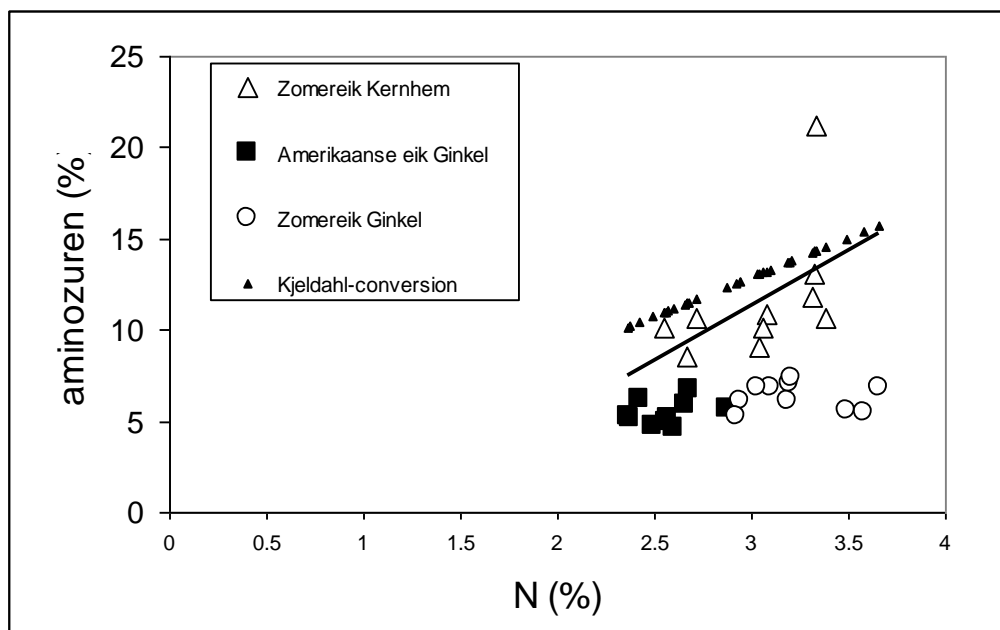


Fig. 7.16: De drie groepen eikenbomen overlappen elkaar niet wanneer het stikstofgehalte tegen aminozuren wordt uitgezet. De hoeveelheid NPN is het hoogst in de zomereiken van de Noord-Ginkel en vervolgens in de Amerikaanse eiken in dit gebied. De zomereiken in Kernhem hebben het laagste NPN gehalte, maar vergelijking met geconverteerde stikstofgehalten (Kjeldahl-conversie: $\times 4.3$, Yeoh & Wee 1994) laat zien dat ook in deze bomen extra NPN te verwachten is.

Fig. 7.16: The three groups of sampled trees do not overlap when nitrogen content is plotted against amino acid level. NPN (non-protein nitrogen) levels are highest in English Oak from Noord-Ginkel, followed by Red Oak from this area. English Oak from Kernhem exhibit the lowest NPN levels, but comparison with converted nitrogen values (Kjeldahl-conversion: $\times 4.3$, Yeoh & Wee 1994) indicates some NPN also in these leaves.

De stikstofassimilatie vanuit nitraat vergt naast mangaan ook hogere gehalten van andere micronutriënten, zoals vitamine B2 (Kleinhofs 1989, Millaleo *et al.* 2010). In het stuifzandbos, waar de ammonium-nitraat ratio in de bodem lager is dan in het stuwwalbos, vindt waarschijnlijk meer nitraatreductie in de jonge bladeren plaats, wat de vitamine B2 gehalten in deze bladeren kan verklaren (Fig 5.1).

7 Van rupsenvraat naar roofvogels

7.1 De vorm van NPN: de sleutel tot het mechanisme?

De gegevens over Sperwers en Bonte Vliegenvangers wijzen op een probleem in de stikstofhuishouding in het ecosysteem. Via verzuring en mineralenbeschikbaarheid in combinatie met stikstofbeschikbaarheid vinden we bij planten ook problemen in de stikstofassimilatie. De top-down benadering en bottom-up benadering sluiten dus in thematiek op elkaar aan, maar het is nog niet duidelijk via welk proces NPN ophoping in de planten leidt tot aminozuurgebreken hogerop in de voedselketen. De mogelijke mechanismen die hier achter liggen worden in dit hoofdstuk belicht.

Om iets te kunnen zeggen over de manier waarop een verstoorde stikstofassimilatie in de bomen samenhangt met de achteruitgang van Sperwers, is het eerst van belang om een hypothese te vormen over het type NPN dat zich in de boom ophoopt.

Vanuit de literatuur weten we dat het geen anorganische stikstof zal zijn, zoals nitraat of ammonium (Thomas & Hilker 2000). De plant maakt dus organische moleculen waarin de stikstof wordt weggewerkt, anders dan de aminozuren die in eiwitten worden ingebouwd. De mogelijkheden zijn dan nog altijd haast eindeloos, omdat er duizenden verbindingen mogelijk zijn. Ervan uitgaande dat de vorm waarin de stikstof wordt weggezet direct verband houdt met de effecten op rupsen, zangvogels en Sperwers, kunnen we verdere differentiatie in mogelijke stikstofhoudende componenten aanbrenge(n). De verbinding(en) moeten aan de volgende eisen voldoen:

1) Een geringe tot matige belasting van rupsen, leidt niet tot populatieafname van de vlinders.

Sperwers op de Zuidwest-Veluwe zijn nagenoeg verdwenen uit de grote boscomplexen waar ook rupsenvraat maar nauwelijks voorkomt. Echter, in de stuwwalbossen zijn nog wel volop rupsen en Sperwers aanwezig. De Sperwers in de stuwwalbossen hebben door het gebruik van hun borstspieren laten zien dat ze voor hun eiproductie gelimiteerd worden door aminozuren. Ook in deze bossen doet het probleem zich dus voor, maar niet zo erg als in de heide- en stuifzandbossen. De rupsen worden in de stuwwalbossen dus ook belast, maar de populaties van de vlinders lijden er niet onder of in ieder geval niet zo sterk dat de vlinderrupsen uit de bossen verdwijnen.

2) De verbindingen moeten doorgegeven kunnen worden tussen opeenvolgende trofische niveaus en accumuleren.

Het zal evident zijn dat als Sperwers last ondervinden van verbindingen die in planten worden geproduceerd, deze verbindingen via de voedselketen bij Sperwers terecht moeten kunnen komen. Dit betekent dat ze niet gaandeweg uitgescheiden of afgebroken mogen worden. Omdat we geen grote veranderingen zien in de zangvogelpopulatie en wel bij Sperwers, ligt het voor

de hand te veronderstellen dat de gehalten van de stoffen toenemen per stap in de voedselketen (briaccumulatie).

3) *Een gevolg van opname van de verbindingen is een verstoring van het eiwitmetabolisme.*

Zowel bij rupsen, zangvogels en Sperwers hebben we, direct of indirect, gezien dat zich problemen voordoen met de eiwithuishouding. De verbindingen lijken de assimilatie van eiwitten te verstoren, zoals de eiwitten die Sperwers nodig hebben om hun eieren te kunnen leggen en dragereiwitten van vitaminen. Dat Sperwers reageren door hun borstspier aan te spreken, maakt het waarschijnlijk dat de verbindingen een interactie hebben met één of enkele aminozuren en niet met alle aminozuren. Vogels spreken hun borstspier immers vooral aan om een onbalans in enkele aminozuren te compenseren en niet om een algemeen aminozuurtekort op te vangen.

Hoewel deze set van kenmerken geen uitsluitel geeft over de NPN-vorm waarnaar we op zoek moeten, voldoen non-protein aminozuren aan bovenstaande set van eisen. Dit zijn aminozuren die normaal niet in eiwitten worden ingebouwd (bijv. Swain 1977, Bell 2003, Velišek *et al.* 2006). Het voorkomen van deze verbindingen is sterk afhankelijk van de plantenfamilie welke wordt bestudeerd. Van de familie van de Eik (*Fagaceae*) zijn in de beuk een groot aantal non-protein aminozuren aangetroffen (Kristensen *et al.*, 1974). In de Zomereik is citruline een veelvoorkomend non-protein aminozuur dat door de boom wordt gebruikt voor stikstoftransport. Non-protein aminozuren zijn belangrijke antivraatstoffen, maar er is nog maar weinig onderzoek naar gedaan (Bell 2003, Huang *et al.* 2011). Het werkingsmechanisme berust op één of meer van de volgende elementen: 1) foutief inbouwen in eiwitten, waardoor ze hun functie verliezen, 2) verstoring van basale metabolische processen, 3) schadelijke effecten op neurologische processen (Tews & Harper 1983), 4) het onbeschikbaar maken van de stikstof voor herbivoren. Er zijn al honderden verschillende non-protein aminozuren beschreven (Swain 1977, Wink 1988, Huang *et al.* 2011) en de cocktail van verschillende verbindingen is in belangrijke mate bepalend voor de effecten. Dit is een groot knelpunt voor het onderzoek naar de effecten van non-protein aminozuren.

Een voorbeeld van een non-protein aminozuur waarvan het werkingsmechanisme is opgehelderd, is L-Canaline. Dit aminozuur reageert sterk met enzymen die vitamine B6 bevatten, waardoor de enzymen blijvend geïnactiveerd worden (Rosenthal 1981, Rosenthal 1997). Een groep van enzymen die door L-Canaline geïnactiveerd worden, zijn bijvoorbeeld ornithine-afhankelijke aminotransferasen (Rosenthal & Dahlman, 1990), die ervoor zorgen dat de amino-groep tussen verschillende aminozuren uitgewisseld kan worden, waardoor allerlei verschillende aminozuren gevormd worden. Hierdoor kan L-Canaline de vorming van een groot aantal verschillende aminozuren blokkeren. Ten slotte kan L-Canaline abusievelijk in eiwitten worden ingebouwd op de plaats van lysine, waardoor het eiwit zijn werking verliest (Rosenthal 1997).

Zoals bovenstaand voorbeeld al aangeeft kunnen non-protein aminozuren extreem toxisch zijn. In een experiment met ratten bleek dat een enkele maaltijd met non-protein aminozuren voldoende was om in de hersenen van de dieren tekorten van verschillende functionele aminozuren te veroorzaken (Tews & Harper 1983).

Non-protein aminozuren kunnen accumuleren in de voedselketen (Cox *et al.*, 2003, Nunn *et al.*, 2010), waardoor effecten versterken op hogere trofische niveaus in de voedselketen. Via dit mechanisme kunnen de effecten tot in de top van de voedselketen verklaard worden.

Het foutief inbouwen van non-proteïen aminozuren in eiwitten, waardoor ze hun functie verliezen, is een mogelijke verklaring voor de sterfte van vlinderrupsen en het achterblijven van de vitamine B2 accumulatie bij vlinderrupsen en Bonte Vliegenvangers. Verstoring van het eiwitmetabolisme door non-proteïen aminozuren kan er bij Sperwers toe geleid hebben dat ze in grotere mate afhankelijk zijn geworden van hun borstspieren voor de eileg en dat op de mineralenarmste delen van het bos het leggen van eieren helemaal onmogelijk is geworden.

7.2 Het tijds kader

Behalve een verklaring voor het mechanisme hoe de top-down en bottom-up benaderingen samenhangen, proberen we ook een verklaring te vinden voor het tijds kader waarin de verschillende processen zich voltrekken. Het veronderstelde mechanisme en het tijds kader hangen ook deels met elkaar samen, waardoor ook deze beschouwing als hypothese opgevat moet worden.

Begin jaren 1980 was de zwavelemissie nog hoog (Buijsman *et al.* 2010). De mezen op de Veluwe kregen hierdoor kalkgebrek en problemen met de vorming van hun eischaal (Graveland *et al.* 1994). Gedurende de jaren 1980 neemt de zwaveluitstoot sterk af. Door het wegvallen van het zwavelzuur uit de depositie neemt de mate van verzuring in de bovenlaag van de bodem af (*cf.* Kemmers *et al.* 2007), waardoor ook het uitspoelen van calcium afneemt. Begin jaren 1990 verdwijnen de kalkproblemen bij de mezen 'vanzelf'. Op de mineralenarmste bodems van de Zuidwest-Veluwe leidt de bemesting door stikstofdepositie vanaf de piek in depositie in het begin van de jaren 1990 tot een opbouw van NPN in de planten. Op de rijkere delen pakt de extra bemesting minder slecht uit, omdat er een grotere mineralenbeschikbaarheid is in de bodem. Door het wegvallen van een groot deel van het zwavelzuur in de lucht is het aandeel ammoniak dat als aerosol over lange afstanden (honderden kilometers) getransporteerd wordt, gedaald. Hierdoor is de stikstofdepositie in de omgeving van ammoniakbronnen gedurende de jaren 1980 verder toegenomen (naar correspondentie met Dr. A. van Pul, RIVM). Tegelijkertijd daalde de snelheid van de droge depositie van ammoniak. Dit komt door een afname van de zuurgraad van regenwater, bijvoorbeeld op natte bladeren. Door de afname van deze zuurgraad, lost het ammoniak er minder goed in op. Omdat de droge depositie van ammoniak een heel hoge snelheid kent en er veel ammoniak neerslaat binnen een straal van 1 kilometer van de bron, betekent een afname van de depositiesnelheid, dat er meer transport van plaatsvindt van ammoniak over langere afstand (tot 10 kilometer). Hierdoor is de stikstofstroom naar natuurgebieden ook groter geworden. Het netto effect van deze interacties tussen zuren en stikstofdepositie is (nog) niet door het RIVM doorgerekend. Gedurende de jaren 1990 wordt de emissie van zware metalen sterk teruggebracht. De zware metalen remden de stikstofmineralisatie in de bodem, waardoor een reductie van de zware metalendepositie heeft kunnen bijdragen aan een groter stikstofaanbod voor planten (*cf.* Kemmers *et al.* 2007). Deze ontwikkeling leidt op de Zuidwest-Veluwe tot het verdwijnen van Sperwers uit de stuifzandbossen, via de effecten van NPN ophoping in de bomen. Eén van de zware metalen is mangaan. Mangaan is cruciaal voor de eiwitassimilatie van planten en een daling van de mangaanbeschikbaarheid vergroot de NPN-ophoping. De hogere stikstofbeschikbaarheid voor planten en daarmee gepaard gaande NPN ophoping kan er in de beginjaren 2000 toe

geleid hebben dat de Sperwers op de mineralenrijkere gronden van de Zuidwest-Veluwe meer en meer aminozuren uit hun eigen borstspier moeten onttrekken om eileg mogelijk te maken. Het zeer lichte herstel van de borstspieromvang vanaf 2004 tot nu wijst misschien op een effect van de reductie van stikstofdepositie sinds het midden van de jaren 1990.

8 Opschaling naar het boscysteem

Een groot deel van het onderzoek dat voor het opstellen van deze rapportage is gebruikt, hangt samen met eikenbossen of eikenbomen. Nederlandse bossen bestaan veelal uit een menging van boomsoorten, zowel op perceelsniveau als zeker op het niveau van boscomplexen. Eerst zullen we erbij stilstaan of er evidentie is dat het haperen van de stikstofassimilatie in eikenbomen wat in dit onderzoek naar voren is gekomen ook voor andere plantensoorten relevant is. Vervolgens zullen we, zonder uitpuddend te zijn, ingaan op effecten van vermessing en verzuring op veranderingen in de bodemvegetatie. De korte bespreking van deze effecten is noodzakelijk als inleiding op de ecosysteemeffecten van mogelijke herstelmaatregelen.

8.1 Is er verstoring van de eiwitassimilatie in andere plantensoorten?

Verandering van de eiwitassimilatie onder invloed van stikstofdepositie is niet alleen van eikenbomen bekend. Het is al langer bekend dat stikstofdepositie leidt tot de ophoping van vrije aminozuren in grove den. Ook in Struikheide, Pijpenstrootje en Buntgras is al gevonden dat met een hoger stikstofgehalte van het blad het aandeel NPN toeneemt en niet de aminozuren (Vogels *et al.* 2011, Nijssen *et al.* 2011, ongepubliceerd, St. Bargerveen).

De evidentie dat het hier om een algemeen principe gaat, neemt toe. Dit is op zichzelf niet verwonderlijk, omdat de onderzochte planten uit ecosystemen komen die vaak van nature stikstof-gelimiteerd zijn. Als gevolg van stikstofdepositie wordt deze limitatie opgeheven, waardoor er andere (minerale) voedingsstoffen limiterend worden. In het geval van kationen heeft verzuring een direct effect op de beschikbaarheid van deze limiterende voedingsstoffen, vandaar dat we naast de gevolgen van vermessing ook grote effecten van verzuring zien in de bodemchemische data. Als stikstof niet beperkend is, valt te verwachten dat de plant een bepaalde hoeveelheid stikstof zal opnemen, maar dat het deze stikstof slechts ten dele voor de groei kan aanwenden, omdat het door mineralen in de groei wordt beperkt. Onder stikstoflimitatie zijn minerale voedingsstoffen niet limiterend en treden geen knelpunten op in de stikstofassimilatie, anders dan lagere eiwit- en aminozuurgehalten als direct gevolg van het stikstofgebrek.

In stuwwalbos (Bennekomse Bos) zijn over het algemeen de insectenaantallen in de takken van verschillende boomsoorten hoger dan in stuifzandbos (Ginkel) (Tab. 9.1) Dit geldt zowel voor Grove den, Amerikaanse eik, Zomereik als Berk, op tenminste één periode van het groeiseizoen. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat de plantkwaliteit hiervoor de meest bepalende factor is en dat de plantkwaliteit dus in meerdere boomsoorten lager is in het stuifzandbos.

Tab. 9.1: Tellingen van ongewervelden op takken van 4 boomsoorten in een stuwwalbos (Bennekomse bos) en stuifzandbos (Ginkel). Mieren en plantenluizen werden niet meegeteld. Per habitat, boomsoort en maand werden 20 monsters genomen. Het aantal monsters waarop dieren werden aangetroffen staat tussen haakjes vermeld. De twee eikensoorten waarop in april nog niet uitgelopen en waren dus niet bemonsterd in deze maand. Aantallen rupsen, spinnen en het totaal aantal dieren zijn weergegeven. De grootste verschillen zijn in kleur aangeduid.

Tab. 9.1: Invertebrate counts on branches of 4 tree species from Stuwwalbos (Bennekom), showing high Caterpillar feeding damage, and Stuifzandbos (Ginkel), showing low Caterpillar feeding damage. Ants and aphids were not counted. Per site, tree species, and month 20 samples were included. The number of samples containing invertebrates is given in parentheses. Both oak species had not sprouted in April and hence were not sampled in this month. Numbers of caterpillars, spiders and total invertebrate numbers are given. Large differences are colour-indicated.

Boom / Maand	Stuwwalbos			Stuifzandbos		
	April	Mei	Augustus	April	Mei	Augustus
Rupsen						
Grove den	0	0	5 (5)	0	0	5 (5)
Am. Eik	-	22 (10)	1 (1)	-	21 (15)	0
Zomereik	-	51 (14)	2 (2)	-	2 (2)	0
Berk	18 (9)	8 (8)	8 (4)	2 (2)	13 (9)	2 (2)
Spinnen						
Grove den	29 (17)	16 (7)	70 (18)	11 (14)	14 (10)	29 (4)
Am. Eik	-	2 (2)	17 (9)	-	2 (2)	8 (6)
Zomereik	-	6 (6)	46 (17)	-	5 (5)	35 (17)
Berk	5 (4)	5 (4)	31 (14)	3 (3)	3 (2)	26 (15)
Evertebraten totaal						
Grove den	41 (18)	24 (8)	100 (18)	16 (9)	17 (12)	58 (9)
Am. Eik	-	30 (13)	32 (14)	-	25 (15)	13 (7)
Zomereik	-	68 (16)	50 (17)	-	16 (12)	52 (17)
Berk	38 (15)	35 (16)	55 (18)	8 (7)	43 (17)	47 (17)

Een laatste argument om te veronderstellen dat de assimilatie van beschikbaar stikstof bij veel plantensoorten wordt beperkt, zijn de effecten die we zien bij Sperwers op de Zuidwest-Veluwe. Deze roofvogels hebben in het broedseizoen een actieradius van enkele kilometers en treffen in hun *range* bossen aan met verschillende boomsoortsaamenstelling en ook jagen ze buiten het bos. De problematiek moet zwaarwegend gelden in een groot deel van het jachtgebied van de Sperwers, want anders is het onwaarschijnlijk dat er bij Sperwers effecten worden gevonden. De Zuidwest-Veluwe is groot genoeg om effecten te zien van de verschillen in voedselvoorziening tussen de stuwwalbossen en bossen op voormalige heiden en stuifzanden.

8.2 Effecten van verzuring en vermesting op de bodemvegetatie

Op basis van de gesignaleerde problemen zullen ook oplossingsrichtingen en praktische maatregelen voorgesteld worden. Hierbij moet echter ook rekening gehouden worden met problemen die door verzuring en vermesting in de bossen zijn ontstaan, maar tot nu toe in deze rapportage onderbelicht zijn gebleven. Tot hier toe hebben we vooral aandacht gegeven aan veranderingen in de voedselkwaliteit van eikenbomen en zijn ook de problemen voor mycorrhizaschimmels kort belicht.

Een belangrijke aanvulling hierop is de situatie van de ondergroei in de bossen op voormalige heiden en stuifzanden, welke ook aan grote

veranderingen onderhevig is geweest. In de jaren 1950 maakten bosbouwers zich druk over strooiselroof in de bossen (Van Goor 1952). Hierdoor nam niet alleen de boomgroei af, maar ook de vegetatie van kruidachtige planten. In plaats daarvan ontstond een ondervegetatie van heide. Kruidachtige planten en heide werden vanaf de jaren 1970 gemarginaliseerd door de vergrassing van de bossen met Bochtige smele als gevolg van de stikstofdepositie. Een decennium later was de vergrassing al maximaal.

Ook de verzuring werkte de achteruitgang van kruidachtigen in de hand. Veel soorten kunnen slecht tegen verzuring, bijvoorbeeld door de stijging van het gehalte oplosbaar aluminium wat de wortels aantast (Delhaize & Ryan 1995). Na de vergrassing lijkt het overgroeien van de Bochtige smele vegetatie door Blauwe bosbes de volgende stap in de successie te zijn. Blauwe bosbes wortelt goed in het dikke, slecht verteerbare strooiselpakket dat de Bochtige smele opbouwt. Hoewel deze situatie misschien beter lijkt dan een dominantie van Bochtige smele is het nog geen teken van herstel naar de meer kruidenrijke vegetaties die er volgens de overlevering geweest moeten zijn (Van Goor 1952). Het nastreven van meer kruidenrijke vegetaties in herstelbeheer is aan te bevelen, omdat hiermee ook de faunagemeenschap van insecten zich kan herstellen. Het ontbreken van kruidachtigen betekent een sterke verarming van specialistische herbivoren, bloembezoekers en hun predatoren en parasieten.

9 Conclusies en synthese

Het onderzoek heeft geleid tot de volgende inzichten:

- 1) Stikstofdepositie draagt bij aan het optreden van rupsenplagen in Zomereiken, doordat het eikenblad stikstofrijker wordt. Rupsenplagen zijn als zodanig ook een weerspiegeling van aantasting van het bosecosysteem.
- 2) Rupsen kunnen niet van het hogere stikstofaanbod gebruik maken, als de bomen door minerale nutriëntengebreken (zoals mangaan) het stikstof niet tot aminozuren en eiwitten kunnen verwerken.
- 3) Verzuring draagt bij aan mineralentekort en werkt hierdoor op mineralenarme bodems, onder hoge stikstofdepositie, de ophoping van non-proteïen stikstof (stikstof dat niet in eiwitten wordt ingebouwd) in de hand.
- 4) Lage vraat is de natuurlijke situatie, maar het mechanisme hierachter in bossen op mineralen arme bodems is juist een teken van verregaande aantasting van de kwaliteit van het bosecosysteem.
- 5) Op sterk gebufferde, neutrale tot basische bodems zijn veel mineralen, waaronder mangaan, verminderd beschikbaar, waardoor de rupsenvraat er laag is.
- 6) Problemen in de stikstofassimilatie bij (eiken-)bomen door stikstofdepositie en verzuring zetten zich door in eiwitafhankelijke processen bij insecten, zangvogels en roofvogels, waardoor de biodiversiteit van de bossen is gedaald.
- 7) Er zijn interacties tussen stikstof en andere vervuilende stoffen in de lucht, waardoor met het sterk terugdringen van de deposities van zwavelzuur (en verwante verbindingen) en zware metalen de effecten van stikstofdepositie in de omgeving van stikstofbronnen vergroot kunnen zijn.

10 Aanbevelingen voor beleid en beheer

Dit rapport geeft aan dat de leefgemeenschap in een groot deel van de Nederlandse bossen op zandgrond is verarmd als gevolg van stikstofdepositie en verzuring. De periode van opeenvolgende grote veranderingen in de milieubelasting op bossen begint al in de jaren 1960, dus referentie- en streefbeeld van na die tijd zijn onbruikbaar. Het herstel van deze levensgemeenschap zal waarschijnlijk een langdurig proces zijn met een zekere mate van onzekerheid over de uitkomst. De opties voor beheer en beleid worden hier aangegeven met aanbevelingen voor een aanpak.

10.1 Niets doen

Op mineralenarme bodems veroorzaakt stikstofdepositie een mineralenlimitatie van de bomen in plaats van de oorspronkelijk aanwezige stikstoflimitatie. De onbalans in stikstof en mineralen zorgt voor een afname van de bladkwaliteit van de eikenbomen en een afname van de biodiversiteit. Het lage mineralenaanbod in deze bossen komt voor een belangrijk deel voort uit de antropogene verzuring van het bos.

Op voedselrijkere bodems heeft stikstofdepositie ertoe geleid dat de bomen veel vatbaarder zijn geworden voor rupsenplagen (stikstofdepositie heeft hier dus een tegengesteld effect ten opzichte van bossen op mineralenarme bodems). Op het eerste gezicht lijkt dit geen negatief effect te hebben op de biodiversiteit: de eiken kunnen de vraat weerstaan door later in het jaar nogmaals uit te lopen (het zgn. St. Janslot) en de rupsen vormen een belangrijke voedselbron voor een groot scala aan vogelsoorten en insecten zoals poppenrovers *Calosoma sp.*. Mogelijk dat de veranderingen in de bladkwaliteit voor specialisten zoals de (Bruine) Eikenpage een probleem vormen, maar hiervan is weinig bekend (Van de Staaij & Van der Linden 2012). Wel is duidelijk dat de vitaliteit van een groot aantal opstanden van Zomereik slecht is, ook op mineralenrijkere bodems dan heide- en stuifzandbossen.

Als er geen maatregelen genomen worden, is de verwachting voor de komende decennia dat de biodiversiteitsproblemen in bossen op mineralenarme bodems langzaam verder zullen toenemen, doordat er geen natuurlijk mechanisme is om de effecten van verzuring en vermessing te keren en restpopulaties van planten en dieren mettertijd een hoge kans hebben om uit te sterven. Op rijkere bodems valt te verwachten dat de vitaliteit van eiken verder achteruit zal gaan. De in dit rapport behandelde problemen komen dus niet vanzelf goed.

Omdat er sprake is van een onbalans tussen stikstof en mineralen, richten de handelingsperspectieven zich op het terugdringen van de aanvoer van stikstof, het verhogen van de mineralenbeschikbaarheid (met daarbij het terugdringen van verzuringseffecten), de afvoer van stikstof uit het bos of combinaties van deze maatregelen. Idealiter wordt in mineralenarme bossen

zowel de verzuringsproblematiek als de vermessing aangepakt. In mineralenrijkere bossen ligt het accent op het terugdringen van stikstofeffecten.

10.2 Terugdringen van stikstofdepositie

In mineralenarme bossen is de balans tussen teveel stikstof en te weinig mineralen niet op te lossen door alleen het mineralenaanbod te verhogen. Dit zal er bij blijvende hoge stikstofdepositie namelijk toe zal leiden dat het bos haar voedselarme karakter zal verliezen. Het bos op mineralenarme bodem herbergt een heel andere leefgemeenschap dan voedselrijke bossen, dus het behoud van voedselarme bossen is vanuit het oogpunt van het behoud van biodiversiteit nastrevenswaardig. De belangrijkste maatregel die hieraan kan bijdragen is een verdere reductie van de stikstofdepositie en tenminste het behalen van de kritische depositiewaarde van 20 kg/ha/jaar (of de streefwaarde voor 2010: 14 kg/ha/jaar; Kros *et al.* 2008). De kritische depositiewaarden voor stikstof (en zuren) worden in de Nederlandse bossen nog steeds overschreden (Buijsman *et al.* 2010).

De fysiologie van bomen kan zich bij een verminderde depositie snel ontwikkelen naar een situatie die vergelijkbaar is met stikstoflimitatie (Bertills & Näsholm 2000). Er is dus snelle winst te behalen voor de in dit rapport behandelde problemen in bomen door reductie van de stikstofdepositie. Om dit mogelijk te maken, moet de stikstofdepositie (misschien ruim) onder de kritische depositie uitkomen. De voorraad stikstof in het bosecosysteem is in Nederland hoger dan in Zweden (waarover Bertills & Näsholm (2000) over rapporteren), dus de duur waarop de effecten zichtbaar worden, zal naar verwachting ook hoger zijn.

In mineralenrijkere bossen zal het terugdringen van de stikstofdepositie leiden tot een afname van rupsenplagen en de weerstand van de eikenbomen zal worden verhoogd.

Brongerichte maatregelen kunnen getroffen worden op locaties dichtbij (5 tot 10 km) de meest kwetsbare habitattypen. Hierbij kan onderscheid gemaakt worden tussen bossen op mineralenarme standplaatsen (heel kwetsbaar) en mineralenrijkere bodems (wel verandering van de leefgemeenschap, maar kwetsbaarheid lager).

10.3 Herstel van de mineralenbeschikbaarheid

Als het niet mogelijk is de stikstofdepositie (op korte termijn) te verlagen, kan de natuurkwaliteit nog wel verbeterd worden door het bestrijden van de effecten van verzuring. Dit gaat gepaard met het aanvullen van mineralen en herstel van de buffercapaciteit. De positieve effecten van deze maatregelen zijn onder andere: 1) een verhoogd mineralenaanbod door de bemesting zelf, maar ook door een verhoogde strooiselafbraak, 2) herstel van mycorrhizaschimmels, 3) immobilisatie van stikstof door bodemfauna, 4) nitrificatie en uitspoeling van nitraat, 5) verlaging van het gehalte NPN in planten en 6) een verlaging van de aluminumtoxiciteit. Op mineralenarme bodems zijn er echter ook nadelen: deze bossen representeren weliswaar een door de mens verschaald systeem, maar bosbemesting uit het verleden leert dat er snel verzuuring optreedt en een ander systeem ontstaat, waarin

karakteristieke soorten deels ontbreken. *Slow-release* bemesting is dan beter, maar ook hierdoor ontstaat geleidelijk een rijker systeem. Ongeveer 20-50% van het totale mineralenaanbod is door menselijk toedoen uit de bodem verdwenen (Mol *et al.* 2003). Het zou eeuwen duren om deze mineralen weer aangevuld te krijgen vanuit de verwerking van het moedermateriaal. Als de verloren mineralen in één keer wordt aangevuld met een minerale bemesting, is de kans groot dat door versnelde mineralisatie van het opgehoopte strooisel de bosvegetatie gaat verruigen en er teveel nitraat ineens uitspoelt naar het grondwater, waardoor de drinkwaternormen worden overschreden (bijv. PBL 2012). De mineralisatie van stikstof na het verhogen van de zuurgraad (hogere pH; bijv. Nugroho *et al.* 2007) wordt vooral gestimuleerd op stikstofrijke locaties met een bodem C/N verhouding die kleiner is dan 30 (Formánek & Vranová 2002). In onze dataset geldt dit voor alle onderzochte locaties (range 18.6 – 24.1).

Een hoge gift van mineralen en het verhogen van de pH zal ook een schok teweeg brengen in de bodemfauna (Manger en Schouten 1989, Chagnon *et al.* 2001, Wolf *et al.* 2006), wat op zichzelf ook weer hersteltijd vergt. Om deze schokeffecten te voorkomen lijkt het wenselijk een mineralenbemesting toe te passen in een vorm waarbij de mineralen slechts heel langzaam vrijkomen – in een tijdsbestek van enkele decennia (bijv. Aarnio 2003, Moilanen *et al.* 2005). Hiernaast is het raadzaam grootschalig kleinschalig te werken om niet te veel biodiversiteit bij het instellen van de maatregelen te verliezen (Kjøller & Clemmensen 2008). Door de maatregelen in de tijd en ruimte te spreiden kan het bos langzaam evolueren naar een mineralen rijker systeem, met inachtneming van de bodemfauna en -schimmels die op het moment van de maatregel nog in de bodem aanwezig zijn. Hiermee is nog maar weinig ervaring en aanvullend onderzoek naar deze maatregelen is dus gewenst.

De toegediende mineralen zullen, als ze zijn vrijgekomen uit de matrix waarin ze zijn toegediend (bijv. steenmeel), in belangrijke mate door de vegetatie worden opgenomen. Als in de planten limitaties door de extra voedingsstoffen worden opgeheven, zal er meer groei en bladontwikkeling plaats kunnen vinden (*cf.* Wolf *et al.* 2006, Gradowski & Thomas 2008). Ook verbetert de bemesting de kiemingscondities van bomen, waardoor er meer bomen van de aanwezige voedingsstoffen gebruik zullen gaan maken (Wolf *et al.* 2006). Deze herverdeling van voedingsstoffen maakt het moeilijk om het effect van minerale bemesting terug te meten in de nutriëntengehalten in de bodem (in de zomer) en bladmateriaal (*cf.* Formánek & Vranová 2002, Olsthoorn *et al.* 2006). Effecten zijn vooral te verwachten in de totale flux van nutriënten door het systeem, waarbij de mineralenbeschikbaarheid in de bodem in het voorjaar hoger zal zijn dan voorheen. Dit effect wordt direct veroorzaakt door het toedienen van de mineralen, maar ook door een versnelde strooiselafbraak als gevolg van een hogere pH (Mersi *et al.* 1992, Formánek & Vranová 2002, Bauhus *et al.* 2004, Wolf *et al.* 2006). Een verhoging van calcium- en magnesiumconcentraties kan ook na lange tijd (23 jaar) nog vastgesteld worden in de bovenste bodemhorizonten (Johnson *et al.* 1995). Bij het gebruik van steenmeel komen de mineralen langzaam vrij en zullen ook de effecten slechts langzaam zichtbaar worden (Moilanen *et al.* 2005), maar ook langer aanhouden (Aarnio 2003).

Het gecombineerde effect van pH en mineralenbeschikbaarheid (Borken & Brumme 1997) zal ertoe leiden dat meer kruidachtigen zich kunnen vestigen in de ondergroei van het bos (Wolf *et al.* 2006, Pabian *et al.* 2012). Dit is belangrijk voor de insectendiversiteit. In de bomen zullen zich vooral fysiologische veranderingen voltrekken, die als maat voor succes gebruikt kunnen worden, zoals verlaging van het gehalte vrije aminozuren (Pérez-Soba 1995) en verhoging van de aminozuur/totaal stikstof ratio. Een verhoging van de pH en calciumbeschikbaarheid in het bosesysteem kan onder meer vastgesteld worden aan de hand van het voorkomen van huisjesslakken, die

vaak sterk reageren op herstelmaatregelen (Pabian *et al.* 2012). De huisjeslakken spelen een belangrijke rol in het ecosysteem als belangrijke kalkleveranciers voor vogels gedurende de eilegperiode (Graveland *et al.* 1994, Pabian *et al.* 2012). Voor vogels (bijvoorbeeld lijsterachtigen) zijn ook regenwormen een belangrijke voedselbron, die na bekalking van verzuurde bossen toenemen (Beylich & Graefe 2012). Behalve het effect op vogels veroorzaken regenwormen ook bioturbatie van de minerale en organische bodemlagen en versnellen ze de decompositie van dood organisch materiaal. Daar waar nu nog voldoende mineralen aanwezig zijn en de rupsenvraat hoog, is herstel van de mineralenbalans niet nodig, alleen een langzaam herstel van de zuurgraad. Een verhoging van de zuurgraad vermindert het gehalte vrij aluminium waardoor de leefgemeenschap aangevuld kan worden met kruidachtige planten en mycorrhizaschimmels zich zullen herstellen. Omdat het bodemleven talrijker wordt als de bodem minder zuur is en de mineralenrijkdom toeneemt, kan een groter deel van de stikstof in de bodem geïmmobiliseerd worden (Kemmers 2012). Doordat het bodemleven de stikstof zelf voor eiwitsynthese gaat gebruiken, is het niet meer beschikbaar voor planten. Op deze wijze helpt het terugdringen van verzuringseffecten dus ook aan een verlaging van de stikstofbeschikbaarheid voor planten.

Aanplant van specifieke boomsoorten

Sommige boomsoorten, zoals de Linde, laten relatief mineralen rijk blad vallen, waardoor er meer bufferstoffen in de organische bodemlagen komen (Hommel *et al.* 2007). Als het bostype zich ervoor leent, bijvoorbeeld als er sprake is van oppervlakkig verzuurde bodems op een mineralenrijkere ondergrond, kan aanplant van deze boomsoorten helpen bij het beschikbaar maken van nutriënten voor andere planten. Ook de pH van de organische bodemlaag wordt verhoogd als er meer mineralen rijk blad op valt.

Houtas

Calcium-, magnesium- en kaliumgehalten in de bodem zouden verhoogd kunnen worden door het bos te bemesten met houtas uit verbrandingsinstallaties, bijvoorbeeld ten behoeve van bio-energie (De Jong & Oosterbaan 2012). Nadelen van deze praktijk zijn de wisselende mineralenrijkdom van de meststof en hoge gehalten schadelijke zware metalen. Voor de toepassing wordt geadviseerd houtas (brokken of granulaat) te vermengen met een (kalk-) steenmengsel (De Jong & Oosterbaan 2012).

10.4 Afvoeren van stikstof uit het bos

Naast het terugdringen van de stikstof die het bossysteem inkomt, is het ook mogelijk om maatregelen te nemen waarmee stikstof uit het bos wordt afgevoerd. Over het algemeen zijn dit ingrijpende maatregelen die niet toegepast kunnen worden in (oude) bossen met hoge natuurwaarden. We laten verschillende mogelijke maatregelen de revue passeren:

Branden van bossen

Het branden van bossen lijkt niet te leiden tot een verschaalde situatie (Kemmers *et al.* 2005). In de eerste plaats komt dit doordat er door een brand juist veel mineralen vrijkomen. In de tweede plaats daalt de pH na een brand en stijgt het ammoniumgehalte. Netto verdwijnt er wel stikstof uit het systeem, maar te weinig om een stikstof verzadigd systeem te veranderen in een stikstof gelimiteerd bos.



Bosbranden zijn geen goede maatregel om stikstof uit een boscysteem te verwijderen.

Forest burning is not a good method to remove nitrogen from a forest ecosystem.

Strooiselroof en plaggen

Strooiselroof (of plaggen) is een effectieve manier om bosgebieden te verschromen (Van Goor 1952). Er is echter een aantal redenen om hier niet aan te beginnen als natuurbeheermaatregel in bossen, zeker in opstanden met hoge natuurwaarden. In de eerste plaats wordt met het verwijderen van strooisel niet alleen stikstof afgevoerd, maar ook veel andere mineralen. Omdat bomen voor het hergebruik van minerale voedingsstoffen vaak zijn aangewezen op de afbraak van gevallen blad, wordt de minerale voedselvoorziening van de bomen sterk geschaad door strooiselroof, precies tegengesteld aan het beoogde effect. In de tweede plaats wordt door strooiselroof ook een groot deel van de bodemfauna en schimmels uit het bos onttrokken, die een cruciale rol spelen in het boscysteem. Het kan bovendien decennia in beslag nemen voor bodems om zich volledig te ontwikkelen, te stratificeren en optimaal te functioneren. Ten slotte is de strooisellaag cruciaal voor de temperatuur- en vochtbehouding in de bovenste lagen van de bodem (Facelli & Pickett 1991). Het strooiselpakket houdt vocht vast, waardoor de bodem als geheel minder snel uitdroogt. Van Goor (1952) refereert aan ervaringen met grootschalige strooiselroof uit voorgaande decennia. Hij rapporteert dat als gevolg van nutriëntenonttrekking door strooiselroof bossen sterk achteruit zijn gegaan of zelfs zijn afgestorven. De kruidachtige ondergroei van de bossen werd vervangen door heide.

Voor plaggen gelden bovenstaande bezwaren ook en zelfs nog in sterkere mate, omdat een groter deel van de nutriëntenvoorraad in de bodem wordt afgevoerd en de successie nog verder wordt teruggezet.



Plaggen van mineralenarm bos (hier in een dennenbos met zomereik als ondergroei) levert een heidevegetatie op (Zuid-Ginkel).

Sod cutting in forest on mineral-poor soil (here Scots pine stand with undergrowth of English oak) results in development of heather-vegetation (Zuid-Ginkel).

Afvoer door houtoogst

De houtteelt kan ook bijdragen aan het herstel van het bos, omdat met het verwijderen van bomen met bladeren en takhout (bijvoorbeeld voor het opwekken van energie uit biomassa) een groot deel stikstof wordt afgevoerd (Spijker & De Jong 2012). Ook dit is een maatregel die in (oude) bossen met hoge natuurwaarden niet zou moeten worden toegepast, tenzij als vorm van exotenbestrijding.

In experimenten in een zuurgebufferde omgeving blijken Zomereiken een voorkeur te hebben voor de opname van ammonium (Thomas & Hilker 2000). Als we deze situatie in het veld nabootsen, zullen de bomen waarschijnlijk hetzelfde doen en zo het ammonium opruimen. Niet alleen eikenbomen hebben een voorkeur voor de opname van ammonium boven nitraat, maar ook bijvoorbeeld Grove den (Flaig & Mohr 1992) en Lariks (in gecontroleerde laboratoriumexperimenten) (Malagoli & Bottacin 1999).

Omdat door de oogst van biomassa ook andere nutriënten worden afgevoerd zal de onbalans in mineralen echter mogelijk zelfs groter worden. Het verlies aan andere mineralen moet wel gecompenseerd worden – en eigenlijk overgecompenseerd voor het herstel van de mineralenstatus en pH.

Wanneer alleen het hout wordt geoogst en het takhout (en blad) achterblijft, wordt er vele malen minder stikstof afgevoerd. Of dit bij voortdurende stikstofdepositie de stikstofvoorraad in het bos doet verkleinen is nog de vraag. Een vorm van minerale bemesting zal waarschijnlijk wel nodig zijn, omdat er mineralen, zoals calcium, gebruikt worden om celwanden (hout) te verstevigen. Onderzoek naar de nutriëntenbalansen bij houtoogst in de huidige toestand van de Nederlandse bossen is gewenst om de kansrijkheid van houtoogst als beheermaatregel te kunnen bepalen.

10.5 Beantwoording van de onderzoeksvragen

De onderzoeksvragen kunnen als volgt worden beantwoord:

1. Via welk mechanisme kan de bodem-plant interactie bijgestuurd worden, zodat herstel optreedt van de voedingsbalans van planten en vervolgens ook van de daarvan afhankelijke fauna (plant-insect interactie)?

Herstel van de voedingsbalans kan gecreëerd worden door stikstofdepositie te verminderen. Aanvullend is het belangrijk de effecten van verzuring terug te dringen, door mineralentekorten aan te vullen en de buffercapaciteit te herstellen. Verdere reductie van de stikstofdepositie is noodzakelijk om het voedselarme karakter van de bossen op de hogere zandgronden te bewaren als tegelijkertijd door middel van minerale bemesting de effecten van de verzuring worden teruggedrongen.

Ook de hoge mate van rupsenvraat die in eikenbossen op mineralenrijkere gronden voorkomt, heeft een verstoorde voedingsbalans als basis. Om deze verstoring te mitigeren (en de conditie van eikenbomen te verbeteren) is reductie van de stikstofdepositie vereist.

Het afvoeren van stikstof heeft grote negatieve effecten op de natuurkwaliteit en is af te raden in bossen met hoge natuurwaarden.

2. Onder wat voor omstandigheden (bodem, depositie, evt. maatregelen in verleden) treedt een verstoorde voedingsbalans op?

De factoren die op zandbodems een slechte voedselkwaliteit van eikenbomen in de hand werken zijn: (1) mineralenarme bodem (denk aan stuifzandbossen en bos op voormalige heideontginningen), (2) sterk verzuurde bodem, (3) een lage afbraaksnelheid van het organisch materiaal (stapeling in de H-laag van het humusprofiel) en (4) hoge stikstofdepositie (de minerale plantennutriënten beperken de groeisnelheid van de boom en niet de stikstofbeschikbaarheid).

3. Gegeven de twee bovenstaande vragen wat zijn mogelijke praktische maatregelen?

In bossen met hoge natuurwaarden kunnen door middel van bekalken en minerale bemesting met (spore-) elementen alleen de effecten van verzuring teniet gedaan worden. Een bemesting met *slow release* bronmateriaal lijkt hierbij de beste keuze, om te grote verstoring van het ecosysteem te vermijden. Bij blijvend hoge stikstofdepositie kan het voedselarme karakter van het bos verloren gaan, waardoor ook natuurwaarden die hiermee samenhangen onder druk komen staan. Er zijn geen praktische maatregelen denkbaar in bossen met hoge natuurwaarden om stikstof af te voeren, omdat de mogelijke maatregelen hiervoor grote schade toebrengen aan het boscysteem. In deze gevallen is terugdringen van de stikstofdepositie noodzakelijk.

In bossen met een multifunctioneel karakter of lagere natuurwaarden kan naast het tegengaan van verzuring ook stikstof uit het systeem worden verwijderd. Dit kan door middel van bomenkap, waarbij de boom inclusief takken en bladeren worden verwijderd, strooiselroof en plaggen. Er dient dan aanvullende minerale bemesting toegepast te worden om te compenseren voor de nutriënten die door de maatregelen zijn afgevoerd (met uitzondering uiteraard van stikstof).

Na het kappen en plaggen van een bosperceel zou deze bekalkt kunnen worden met een aanvullende mineralengift vanuit slow release bronmateriaal. Door het perceel te beplanten met autochtoon materiaal, wordt de kans verkleind dat zich massaal Grove den of Amerikaanse vogelkers gaat vestigen. Grootschalige veldexperimenten met deze maatregelen zouden nu ingezet kunnen worden.

11 Kennislacunes

Behalve het oplossen van detailvragen en aanvullende experimenten voor de wetenschappelijke bewijsvoering, zijn er twee belangrijke wetenschappelijke kennisvragen nog niet opgelost. De eerste vraag is wat de plant doet met de stikstof dat het niet in aminozuren omzet. De tweede vraag is of de verbindingen die de planten maken de effecten hogerop in de voedselketen, tot het niveau van Sperwers, kunnen verklaren. Antwoorden op deze vragen zijn nodig om de gehele oorzaak-effect keten van het verlies aan biodiversiteit in Nederlandse bossen te kunnen opstellen.

In dit rapport hebben we gespeculeerd over de samenhang van effecten onderaan en bovenin de voedselketen en de mogelijke rol van non-proteïen aminozuren hierin. Ook voor het beheer van bossen is het belangrijk om te weten hoe de effecten van aantasting in de voedselketen doorwerken. Identificatie van één of meerdere verbindingen die verantwoordelijk zijn voor het biodiversiteitsverlies kan resulteren in het verfijnen van de monitoring van uitgevoerde maatregelen alsook het preciseren van de maatregelen zelf. Het is belangrijk dat genomen maatregelen daadwerkelijk de knelpunten oplossen, ook als het knelpunt zich op een hoger trofisch niveau bevindt dan de directe invloedssfeer van de herstelmaatregelen.

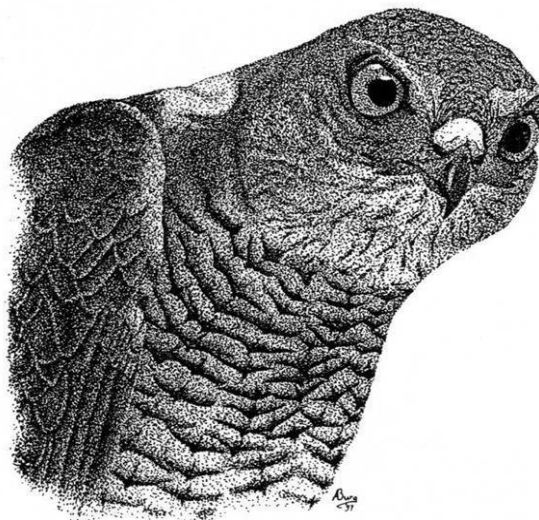
Bij de samenstelling van dit rapport is bovendien gebleken dat er weinig eenduidigheid is over patronen in de stikstofdepositie in de tijd en de mogelijke samenhang met andere aspecten van milieuvervuiling (zwavelzuremissies en zware metalen) en ecologische effecten. Om ecologische veranderingen in de tijd te kunnen duiden, zou een eenduidig brondocument over deze materie een enorme vooruitgang betekenen. Hiermee kan ook duidelijker worden welke ecologische veranderingen in de tijd kunnen samenhangen met milieukundige aspecten en voor welke alternatieve verklaringen gezocht moeten worden. Milieukundigen en ecologen zouden hiertoe de handen ineen moeten slaan.

Voor het uitvoeren van herstelbeheer bestaan ook nog kennislacunes. Het is heel moeilijk om de stikstof die nu in het strooisel opgeslagen ligt weg te halen zonder daarmee het bos nog veel meer schade te bezorgen. De mooiste oplossing zou zijn om de bomen zelf de stikstof op te laten nemen, waardoor een deel van het stikstof voor de levensduur van de boom wordt geïmmobiliseerd en het stikstofgehalte in de bodem daalt. Als bovendien het mineralenaanbod en de buffercapaciteit worden vergroot, verbetert dit de fysiologie van de boom en daalt de stikstofbeschikbaarheid. Dit laatste komt door een toename van de immobilisatie van stikstof in bodemorganismen en de uitspoeling door nitrificatie. Een belangrijke kennisvraag is bij welke depositiewaarden en mineralenbeschikbaarheid dit scenario tot (geleidelijk) ecosysteemherstel leidt.

Er zijn heel veel studies gedaan naar het aanvullen van mineralen aan bosbodems, die onder invloed van verzuring zijn uitgedoofd. De nu nog aanwezige onzekerheid bestaat uit het exacte resultaat van het herstelbeheer en niet over de processen die door het herstelbeheer in gang worden gezet. De uitgangscondities, het al of niet oogsten van biomassa, de methode van

bemesting en de ontwikkeling in het stikstofdepositieniveau zijn allen mede bepalend voor het resultaat. Omdat we voorstellen *slow-release* bronmateriaal te gebruiken (evt. in combinatie met bekalking), zijn de effecten pas na jaren (of decennia) volledig duidelijk. We adviseren met dergelijke experimenten te starten en deze nauwkeurig te monitoren, zodat gaandeweg adviezen gegeven kunnen worden over het gebruik van *slow-release* bosbemesting als herstelmaatregel. De opzet van de experimenten zou in ieder geval als variabelen moeten bevatten: (1) het stikstofgehalte in de organische stof van de humuslagen, (2) huidige stikstofdepositie, rekening houdend met de verwachte stikstofdepositie over een tijdsbestek van 10-20 jaar, (3) verschillende toedieningsscenario's van minerale meststoffen. Bij het monitoren van de resultaten zou tenminste ook gekeken moeten worden naar de relatie tussen het totaal stikstof in de bomen en het totaal aminozuurgehalte, om er zeker van te zijn dat de maatregel de stikstofassimilatie van de bomen herstelt.

Tenslotte is het denkbaar op sommige locaties de uitgangscondities te optimaliseren en dan het bos opnieuw op te laten groeien. Door het kappen en afvoeren van bomen, plaggen, bekalken, applicatie van mineralen en aanplant van bomen, kan een ideale start gemaakt worden voor een nieuw, hersteld bos. Het is raadzaam experimenten hiermee uit te voeren op locaties met lage stikstofdepositie, ver van stikstofbronnen. Dergelijke locaties zijn waarschijnlijk te vinden midden op de Veluwe.



12 Literatuur

- Aarnio T, Raty M, Martikainen PJ 2003. Long-term availability of nutrients in forest soil derived from fast- and slow-release fertilizers. *Plant and Soil* 252:227-239.
- Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P, Melillo JM 1989. Nitrogen Saturation in Northern Forest Ecosystems. *BioScience* 39: 378-386.
- Asman WH, Drukker B 1988. Modelled historical concentrations - depositions of ammonia and ammonium in Europe. *Atmospheric Environment* 22: 725-733.
- Asman WAH, Sutton MA, Schjørring JK 1998. Ammonia: emission, atmospheric transport and deposition. *New Phytol.* 139: 27-48.
- Baek BH, Aneja VP, Tong Q 2004. Chemical coupling between ammonia, acid gases, and fine particles. *Environmental Pollution* 129 (2004) 89-98.
- Bal D, Looise BJ 1997-2001. Fysisch-geografische regio's van Nederland. Arc/Info-bestand, Expertisecentrum LNV, Wageningen
- Batos B, Miletic Z, Orlovic S, Miljkovic D 2010. Variability of nutritive macroelements in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) leaves in Serbia. *Genetika* 42: 435-453.
- Bauhus J, Vor T, Bartsch N, Cowling A 2004. The effects of gaps and liming on forest floor decomposition and soil C and N dynamics in a *Fagus sylvatica* forest. *Can. J. For. Res.* 34: 509-518.
- Bazot S, Barthes L, Blanot D, Fresneau C 2013. Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees* 27: 1023-1034.
- Bell EA 2003. Nonprotein Amino Acids of Plants: Significance in Medicine, Nutrition, and Agriculture. *J. Agric. Food Chem.* 2003, 51, 2854-2865
- Bertills U, Näsholm T (eds) 2000. Effects of Nitrogen Deposition on Forest Ecosystems. Report 5067, Swedish environmental protection agency.
- Beylich A, Graefe U 2012. Relationships between microannelid and earthworm activity. *Agriculture and Forestry Research, Special Issue* 357: 1-12.
- Bijlsma RG 1993. Ecologische atlas van de Nederlandse roofvogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- Bijlsma RJ, Van Dorland GJ, Bal D, Janssen JAM 2010. Oude bossen en oude bosgroeiplaatsen. Een referentiebestand voor het karteren van de

habitattypen Beuken-eikenbossen met hulst en Oude eikenbossen. Alterra-rapport 1967, Wageningen.

Blair JM, Parmelee RW, Beare MH 1990. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single- en mixed-species foliar litter. *Ecology* 71: 1976-1985.

Blankenhorn G 1978. Riboflavin Binding in Egg-White Flavoprotein: the Role of Tryptophan and Tyrosine. *European Journal of Biochemistry* 82: 155-160.

Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717-738.

Bolton M, Monaghan P, Houston D 1991. An improved technique for estimating pectoral muscle protein from body measurements of live gulls. *Ibis* 133: 264-270.

Borken W, Brumme R 1997. Liming practice in temperate forest ecosystems and the effects on CO₂, N₂O and CH₄ fluxes. *Soil Use and Management* 13: 251-257.

Bos F, Bosveld M, Groenendijk D, van Swaay CAM, Wynhoff I & De Vlinderstichting 2006. De dagvlinders van Nederland : verspreiding en bescherming. *Nederlandse Fauna, deel 7 - Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden; KNNV Uitgeverij, Utrecht & European Invertebrate Survey-Nederland, Leiden.*

Both C, Van Turnhout CAM, Bijlsma RG, Siepel H, Van Strien AJ, Foppen RPB 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proc. Royal Soc. Series B.* 277, 1259-1266.

Bouwer K 2008. De geschiedenis van bos en landschap op de Zuidwest-Veluwe; Voor profijt en genoeg. Uitgeverij Matrijs, Utrecht (Dutch).

Boxman AW, Roelofs JGM 1988. Some effects of nitrate versus ammonium nutrition on the nutrient fluxes in *Pinus sylvestris* seedlings. Effects of mycorrhizal infection. *Canadian Journal of Botany* 66: 1091-1097.

Boxman AW, Cobben PLW, Roelofs JGM 1994. Does (K+Mg+Ca+P) fertilization lead to recovery of tree health in a nitrogen stressed *Quercus rubra* L. stand? *Environmental Pollution* 85: 297-303.

Buijsman E, Aben JMM, Hettelingh J-P, Van Hinsberg A, Koelemeijer RBA, Maas RJM 2010. Zure regen, een analyse van 30 jaar verzuringsproblematiek in Nederland. PBL, Den Haag, Bilthoven.

Burnell JN 1988. The Biochemistry of Manganese in Plants. *Developments in Plant and Soil Sciences* 33: 125-137

Chagnon M, Paré D, Hébert C, Camire C 2001. Effects of experimental liming on collembolan communities and soil microbial biomass in a southern Quebec sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stand. *Canadian Applied Soil Ecology* 17: 81-90.

- Chapman RF 1998. The insects, structure and function (4th ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Chen RF, Shen RF, Gu P, Dong XY, Du CW, Ma JF. 2006. Response of Rice (*Oryza sativa*) with root surface iron plaque under aluminium stress. *Annals of Botany* 98: 389–395
- Clement J 2001. GIS Vierde Bosstatistiek; gebruikersdocumentatie. EC-LNV, Wageningen
- Cox PA, Banack SA, Murch SJ. 2011. Biomagnification of cyanobacterial neurotoxins and neurodegenerative disease among the Chamorro people of Guam. *PNAS* 100: 13380-13383.
- De Haan BJ, Kros J, Bobbink R, Van Jaarsveld JA, De Vries W, Noordijk H 2008. Ammoniak in Nederland (PBL-publicatienummer 500125003). Planbureau voor de leefomgeving, Bilthoven. ISBN 978-90-6960-205-9.
- De Jong JJ, Oosterbaan A 2012. Houtas terug naar bos? Alterra, Wageningen UR, Wageningen.
- Delhaize E, Ryan PR 1995. Aluminum Toxicity and Tolerance in Plants. *Plant Physiol.* 107: 31 5-321.
- De Ruiter JF, Van Pul WAJ, Van Jaarsveld JA, Buijsman E 2006. Zuur- en stikstofdepositie in Nederland in de periode 1981–2002. Rapport 500037005, MNP, Bilthoven.
- De Vries W 1994. Effecten van stikstof- en zwaveldepositie op de chemische samenstelling van bodemvocht in bosopstanden. In: *Jaarboek 1994. Z.pl., Sectie Milieuchemie KNCV, 1996, blz. 15-18.*
- De Vries F, de Groot WJM, Hoogland T, Denneboom J 2003. De bodemkaart van Nederland digitaal. Toelichting bij inhoud, actualiteit en methodiek en korte beschrijving van additionele informatie. Alterra-rapport 811, Wageningen.
- Dirkse GM, et al., 2007 Meetnet functievervulling bos. Vijfde Nederlandse bosstatistiek. Rapport DK nr. 2007/065, Ministerie van LNV, Directie Kennis, Ede.
- Ellis WN, Groenendijk D, Groenendijk MM, Huigens ME, Jansen MGM, van der Meulen J, van Nieukerken EJ, de Vos R 2013. Nachtvinders belicht: Dynamisch, belangrijk, bedreigd. 162 pp, De Vlinderstichting, Wageningen en Werkgroep Vlinderfaunistiek, Leiden.
- Ellis WN, Huigens ME 2013. Nationale Nachtvlindernacht 2012: Algemene en zeldzame nachtvinders in slecht nachtvlinderjaar. *Vlinders* 1, 4-6.
- Fabri THF, Kühne PJG 1988. Compendium broedei en vruchtbaarheid. Gezondheidsdienst voor pluimvee, Doorn.
- Facelli JM, Pickett STA 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Feeny PP 1968. Effect of Oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *Journal of Insect Physiology* 14 p. 805-817.

- Feeny PP 1969. Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochemistry* 8: 2119–2126.
- Feeny PP 1970. Seasonal Changes in Oak Leaf Tannins and Nutrients as a Cause of Spring Feeding by Winter Moth Caterpillars. *Ecology* 51: 565-581
- Feeny PP, Bostock H 1968. Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochemistry* 7 p. 871-880.
- Flaig H, Mohr H 1992. Assimilation of nitrate and ammonium by the Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedling under conditions of high nitrogen supply. *Physiologia Plantarum* 84: 568–576.
- Forkner RE, Marquis RJ, Lill JT 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 29: 174-187.
- Formánek P, Vranová V 2002. A contribution to the effect of liming on forest soils: review of literature. *Journal of Forest Science* 48: 182–190.
- Fransen JJ 2013. Leidraad Beheersing Eikenprocessierups Update 2013. Expertgroep Eikenprocessierups. NVWA - Alterra, 51 pp.
- Friemann A, Lange M, Hachtel W, Brinkmann K 1992. Induction of Nitrate Assimilatory Enzymes in the Tree *Betula pendula*. *Plant Physiol.* 99: 837-842.
- Fujihara S, Kasuga A, Aoyagi Y 2001. Nitrogen-to-protein conversion factors for common vegetables in Japan. *Journal of Food Science* 66: 412-415.
- Galloway JN 1995. Acid deposition: perspectives in time and space. *Water, Air and Soil Pollution* 85: 15-24.
- Gerdes S, Lerma-Ortiz C, Frelin O, Seaver SMD, Henry CS, De Crécy-Lagard V, Hanson AD 2012. Plant B Vitamin Pathways and their Compartmentation: a Guide for the Perplexed. *J. Exp. Bot.* 63: 5379-5395.
- Godo GH, Reisenauer HM 1980. Plant Effects on Soil Manganese Availability. *Soil Science Society of America Journal* 44: 993-995.
- Gradowski T, Thomas SC 2008. Responses of *Acer saccharum* canopy trees and saplings to P, K and lime additions under high N deposition. *Tree Physiol.* 28:173-85.
- Graveland J, Van Gijzen T 1994. Arthropods and seeds are not sufficient as calcium resources for shell formation and skeletal growth in passerines. *Ardea* 82; 299-314.
- Graveland J, Van der Wal R, Van Balen JH, Van Noordwijk AJ 1994. Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446-448.
- Haller H 1996. Der Steinadler in Graubünden; langfristige Untersuchungen zur Populationsökologie von *Aquila chrysaetos* im Zentrum der Alpen. *Der Ornithologische Beobachter*, Beiheft 9.

- Harinder PSM, Dawra RK, Singh B 1988. Changes in tannin content, polymerisation and protein precipitation capacity in oak (*Quercus incana*) leaves with maturity. *Journal of the Science of Food and Agriculture*: 301–307.
- Harinder PSM, Harinder PS, Dawra RK, Singh B 1991. Tannin levels in leaves of some oak species at different stages of maturity. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 54: 513–519.
- Hommel PWF, De Waal RW, Muys B, Den Ouden J, Spek T 2007. Terug naar het lindewoud: strooiselkwaliteit als basis voor ecologisch bosbeheer. KNVV Uitgeverij, Zeist.
- Houston DC, Donnan D, Jones P, Hamilton I, Osborne D 1995. Changes in muscle conditions of female Zebra Finches *Poephila guttata* during egg laying and the role of protein storage in bird skeletal muscle. *Ibis* 137: 322–328.
- Huang T, Jander G, de Vos M. 2011. Non-protein amino acids in plant defense against insect herbivores: representative cases and opportunities for further functional analysis. *Phytochemistry*. 2011 72:1531-7
- Ismande J, Touraine B 1994 N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiol*. 105: 3-7.
- Johnson DW, Swank WT, Vpse JM 1995. Effects of liming on soils and streamwaters in a deciduous forest: comparison of field results and simulations. *Journal of Environmental Quality* 24: 1105-1117
- Karowe DN, Martin MM 1989. The effects of quantity and quality of diet nitrogen on the growth, efficiency of food utilization, nitrogen budget, and metabolic rate of fifth instar *Spodoptera eridania* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol*. 35: 699-108.
- Kenniscentrum InfoMil. Recentste resultaten zware metalen in totale depositie.
- Kenward R 2006. *The Goshawk*. T & A.D. Poyser London (p. 50).
- Kemmers RH 2012. Zijn bodemorganismen van belang voor het herstel van verzuurde bossen? *De Levende Natuur* 113: 24-28.
- Kemmers RH, Dirkse GM, Hille M, Mekking P 2005. Effecten van brand op bodem en vegetatie in dennenbossen van voedselarme zandgronden bij Kootwijk. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1028.
- Kemmers R, Van Dobben H, Wamelink W, Jansen A 2007. Effecten van het generieke milieubeleid op het terugdringen van de verzuring en op het herstel van natuurwaarden in multifunctionele bossen op arme zandgronden. Alterra-rapport 1531, Alterra, Wageningen, 2007.
- Kennedy CEJ, Southwood TRE 1984. The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. *Journal of Animal Ecology* 53, 455–478.
- Kerslake JE, Woodin SJ, Hartley SE 1998. Effects of carbon dioxide and nitrogen enrichment on a plant–insect interaction: the quality of *Calluna vulgaris* as a host for *Operophtera brumata*. *New Phytologist* 140: 43–53.

Kjøller R, Clemmensen KE 2008. The impact of liming on ectomycorrhizal fungal communities in coniferous forests in Southern Sweden. Skogsstyrelsen, Rapport 4.2008.

Kleinhofs A, Warner RL, Melzer JM 1989. Genetics and molecular biology of higher plant nitrate reductases. In (JE Poulton, JT Romeo, EE Conn eds) "Plant Nitrogen Metabolism", Recent Advances in Phytochemistry, Vol 23, Plenum Press, New York, pp. 117-155.

Koenig WD 1982. Ecological and social factors affecting hatchability of eggs. Auk 99: 526-536.

Kristensen I, Larsen PO, Sorensen H 1974. Free amino acids and γ -glutamyl peptides in seeds of *Fagus silvatica*. Phytochemistry 13: 2803-2811

Kros J, de Haan BJ, Bobbink R, Van Jaarsveld JA, Roelofs JGM, de Vries W 2008. Effecten van ammoniak op de Nederlandse natuur. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1698.

Leeson S, Summers JD 2001. Scott's nutrition of the chicken. University Books, Guelph, Ontario, Canada.

Levey DJ, Bissel HA, O'Keefe SF 2000. Conversion of nitrogen to protein and amino acids in wild fruits. Journal of Chemical Ecology 26: 1749-1763.,

Lundberg A, Alatalo RV 1992. The Pied Flycatcher. T & AD Poyser, London.

Malagoli M, Bottacin A 1999. Response of Scots Pine and European Larch Seedlings to Nitrogen and Sulphur Shortage. Phytion 39 (special issue 'Eurosilva'): 123-130.

Manger R, Schouten AJ 1989. Onderzoek naar de effecten van bekalking op de nematodenfauna van drie bosopstanden in boswachterij St. Anthonis (Peel-regio). RIVM rapport 718823001, Bilthoven.

McDonald P, Edwards RA, Greenhalgh JFD, Morgan CA 1995. Animal Nutrition (5th ed.) Pearson Education Limited, Harlow.

Mennen MG, Van Pul WAJ, Nguyen PL, Hogendoorn EA, Van Putten EM, Boshuis-Hilverdink ME, De Groot GM 2010. Emissies en verspreiding van zware metalen. RIVM Rapport 609100004/2010.

Mersi, W. V., R. Kuhnert-Finkernagel & F. Schinner. 1992. The influence of rock powders on microbial activity of three forest soils. Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde 155:29-33.

Millaleo R, Reyes-Díaz M, Ivanov AG, Mora ML, Alberdi M 2010. manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms. J. Soil Sci. Plant Nutr. 10: 476 – 494.

Mohamed AA, El-Sokkary IH, Tucker TC 1987. Growth and chlorophyll, mineral, and total amino acid composition of tomato and wheat plants in relation to nitrogen and iron nutrition II. Chlorophyll content and total amino acid composition. Journal of Plant Nutrition 10: 713-731.

- Moilanen M, Pietiläinen P & Issakainen J 2005. Long-term effects of apatite and biotite on the nutrient status and stand growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) on drained peatlands. *Suo* 56:115-128.
- Mol G, Vriend SP, Van Gaans PFM 2003. Feldspar weathering as the key to understanding soil acidification monitoring data; a study of acid sandy soils in the Netherlands. *Chemical Geology* 202:417-441.
- Moraal LG 2003. Insectenplagen op bomen en klimaatverandering. *De Levende Natuur* 104, 90-93.
- Moraal LG 2006. Insectenplagen op bomen en struiken in 2005. *Vakblad Natuur, Bos en Landschap* 3, 12-15.
- Moraal LG 2010. Landelijke inventarisatie insectenplagen 2009: Eiken hebben het zwaar te verduren. *Tuin en Landschap* 32, 36-39.
- Moraal LG, Jagers op Akkerhuis GAJM 2011. Changing patterns in insect pests on trees in The Netherlands since 1946 in relation to human induced habitat changes and climate factors - an analysis of historical data. *Forest Ecology and Management* 261: 50-61.
- Moraal LG, Jagers op Akkerhuis GAJM 2013. Verschuivingen van insectenplagen op bomen in Nederland sinds 1946 - een analyse van historische gegevens. *Entomologische Berichten* 73, 2-24.
- Moraal LG, Jagers op Akkerhuis GAJM, Siepel H, Schelhaas MJ, Martakis GFP 2004. Verschuivingen van insectenplagen bij bomen sinds 1946 in relatie met klimaatverandering. Met aandacht voor de effecten van stikstofdepositie, vochtstress, bossamenstelling en bosbeheer. Wageningen, Alterra-rapport 856. 52 pp.
- Morecroft MD, Stokes VJ, Morison JIL 2003. Seasonal changes in the photosynthetic capacity of canopy oak (*Quercus robur*) leaves: the impact of slow development on annual carbon uptake. *Int. J. Biometeorol.* 47: 221-226.
- Newton, I 1986. *The Sparrowhawk*. T& A D Poyser, Calton.
- Newton I, Bogan J 1974. Orphanochlorine residues, eggshell thinning and hatching success in British Sparrowhawks. *Nature* 249: 582-583.
- Newton I, Dale L, Little B 1999. Trends in organochlorine and mercurial compounds in the eggs of British Merlins *Falco columbarius*. *Bird Study* 46: 356-362.
- Nijssen M, Riksen M, Sparrius L, Bijlsma R-J, Van den Burg A, Van Dobben H, Jungerius P, Ketner-Oostra R, Kooiman, A, Kuiters L, Van Swaay C, Van Turnhout C, De Waal R 2011. Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden, OBN stuifzandonderzoek 2006-2010. OBN-rapport nr 2011/OBN144-DZ, Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische zaken, Landbouw en Innovatie, Den Haag.
- Nugroho RA, Röling WF, Laverman AM, Verhoef HA 2007. Low nitrification rates in acid Scots pine forest soils are due to pH-related factors. *Microb Ecol.* 53:89-97.

- Nunn PB, Bell EA, Watson AA, Nash RJ. 2010. Toxicity of non-protein amino acids to humans and domestic animals. *Nat. Prod. Commun.* 5:485-504.
- Oaks A 1992. Re-evaluation of nitrogen assimilation in roots. *Bioscience* 42: 103-111.
- Ohki K 1985. Manganese Deficiency and Toxicity Effects on Photosynthesis, Chlorophyll, and Transpiration in Wheat. *Crop Science* 25: 187-191.
- Olsthoorn AFM, Van den Berg CA, De Gruijter JJ 2006. Evaluatie van bemesting en bekalking in bossen en de ontwikkeling in onbehandelde bossen. Wageningen, Alterra, Alterrapport 1337.1.
- Ozinga WA, Arnolds E, Keizer P-J, Kuyper TW 2013. Paddenstoelen in het natuurbeheer, Preadvies paddenstoelen. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken, Den Haag, OBN-rapport 2013/... (concept-versie).
- Paauw JGM 2002. Het belang van magnesium-, mangaan- en zwavelbemesting in de akkerbouw en vollegrondsgroententeelt. PPO rapport 1125238.
- Pabian SE, Rummel SM, Sharpe WE, Brittingham MC 2012. Terrestrial liming as a restoration technique for acidified forest ecosystems. *International Journal of Forestry Research*, Volume 2012, Article ID 976809.
- PBL-website www.pbl.nl
- PBL, CBS, Wageningen UR 2012. Grondwaterkwaliteit onder bossen, 1990 en 2000.
- Pérez-Soba M 1995 Physiological modulation of the vitality of Scots pine trees by atmospheric ammonia deposition. PhD thesis, Dept. of Biology, University of Groningen, The Netherlands.
- Posta K, Marschner H, Römheld V 1994 Manganese reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Mycorrhiza* 5:119-124.
- Ramsay SL, Houston DC 1998. The effect of dietary protein quality on egg production in Blue Tits. *Proc. Roy. Soc. B* 265: 1401-1405.
- Renard JJ, Calidonna SE, Henley MV 2004. Fate of ammonia in the atmosphere—a review for applicability to hazardous releases. *Journal of Hazardous Materials* B108: 29-60.
- Romanoff AL 1972. Pathogenesis of the avian embryo. Wiley inter-science, New York.
- Romanoff AL, Bauernfeind JC 1942. Influence of riboflavin-deficiency in eggs on embryonic development (*Gallus domesticus*). *Anatomical record* 82: 11-23.
- Rosenthal GA 1981. A mechanism of L-canaline toxicity. *Eur. J. Biochem.* 114: 301-304.
- Rosenthal GA 1997. L-canaline: a potent antimetabolite and anti-cancer agent from leguminous plants. *Life Sci.* 60: 1635-1641.

- Rosenthal GA, Dahlman DL 1990. Interaction of L-canaline with ornithine aminotransferase of the tobacco hornworm, *Manduca sexta* (Sphingidae). *J. Biol. Chem.* 265: 868-873.
- Salminen J-H, Roslin T, Karonen M, Sinkkonen J, Pihlaja K, Pulkkinen P 2004. Seasonal variation in the content of hydrolyzable tannins, flavonoid glycosides, and proanthocyanidins in oak Leaves. *Journal of Chemical Ecology* 30: 1693-1711.
- Sardans J, Peñuelas J 2007. Drought changes the dynamics of trace element accumulation in a Mediterranean *Quercus ilex* forest *Environmental Pollution* 147: 567-583.
- Scalbert A, Monties B, Favre J-M 1988. Polyphenols of *Quercus robur*: Adult tree and in vitro grown calli and shoots. *Phytochemistry* 27: 3483-3488.
- Selman RG, Houston DC 1996. The effect of pre-breeding diet on reproductive investment in birds. *Proc. Roy. Soc. B* 263: 1585-1588.
- Siepel H, Siebel H, Verstrael T, Van den Burg A, Vogels J, 2009. Herstel van langetermijneffecten van verzuring en vermesting in het droog zandlandschap. *De Levende Natuur* 110, blz. 124-129.
- Sims JT 1986. Soil pH Effects on the distribution and plant availability of manganese, copper, and zinc. *Soil Science Society of America Journal* 50: 367-373.
- Smith FA, Raven JA 1979 Intracellular pH and its regulation. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 30: 289-311.
- Smith SE, Read DJ 2000. *Mycorrhizal symbiosis*, sec. ed. Academic Press, London.
- Southwood TRE 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30, 1-8.
- Southwood TRE, Wint GRW, Kennedy CEJ, Greenwood SR 2004. Seasonality, abundance, species richness and specificity of the phytophagous guild of insects on oak (*Quercus*) canopies. *European Journal of Entomology* 101, 43-50.
- SOVON 1987. Atlas van de Nederlandse vogels. SOVON.
- SOVON 2002. Atlas van de Nederlandse broedvogels. KNNV Uitgeverij.
- Spijker JH, De Jong JJ 2012. Biomassa oogsten: effecten op het bos. *Vakblad voor Natuur, Bos en Landschap*, april 2012: 26-28.
- Stiles W 1961. *Trace elements in plants*. Cambridge University Press.
- Swain T 1977. Secondary compounds as protective agents. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28: 479-501.
- Tews JK, Harper AE 1983. Atypical amino acids inhibit histidine, valine, or lysine transport into rat brain. *Am J Physiol.* 245: 556-563.

Thomas FM, Hilker C 2000. Nitrate reduction in leaves and roots of young pedunculate oaks (*Quercus robur*) growing on different nitrate concentrations. *Environmental and Experimental Botany* 43: 19–32.

Thompson JF, Morris CJ, Gering RK. 1960. The effect of mineral supply on the amino acid composition of plants. *Plant Foods for Human Nutrition* 6: 261-275.

Ulrich B 1986. Natural and anthropogenic components of soil acidification. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 149: 702–717.

Van den Burg AB 2000. The causes of egg hatching failures in wild birds. PhD thesis University of Nottingham.

Van den Burg AB 2002. De achteruitgang van de Sperwer *Accipiter nisus* op de ZW-Veluwe; veroorzaakt door predatie of voedseltekort? *Limosa* 75: 159-168.

Van den Burg AB 2006. The abundance of essential vitamins in food chains and its impact on avian reproduction. *Acta Zoologica Sinica* 52 (suppl): 276-279.

Van den Burg AB 2009. Limitations of owl reproduction in the wild: is there a role for food quality besides quantity? *Ardea* 97: 609-614.

Van den Burg AB 2010. Hoe komt het dat Bosuilen de neerwaartse trend van dagroofvogels op de ZW-Veluwe niet gevolgd hebben? *Uilen* 1: 76-78.

Van den Burg AB, Van Geneijgen P 2006. Roofvogels in de bos- en natuurterreinen van de Gemeente Ede in 2006. Onderzoeksverslag in opdracht van Gemeente Ede.

Van den Burg J, Schaap W 1995. Richtlijnen voor mineralentoediening en bekalking als effectgerichte maatregelen in bossen. Rapport IKC Natuurbeheer nr. 16. Wageningen.

Van de Staaij J, Van der Linden J 2012. Toestand van de Brabantse natuur 2012. Provincie Noord-Brabant.

Van Duinen G, Van Kleef H, De Vries MW, Van den Burg A 2011. Herstel van biodiversiteit en landschapsecologische relaties in het natte zandlandschap, betekenis van milieugradienten en waardplantenkwaliteit voor herstel van de fauna van het natte zandlandschap, Eindrapport deel 4. OBN-rapport nr 2011/OBN147-4-NZ, Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische zaken, Landbouw en Innovatie.

Van Goor CP 1952. Strooiselroof bedreigt opnieuw onze bossen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 25.

Van Zanden JL, Verstegen SW 1993. Groene geschiedenis van Nederland. Uitgeverij Het Spectrum, Utrecht.

Vlindernet.nl <http://www.vlindernet.nl/>

Vogels J, Van den Burg A, Remke E, Siepel H 2011. Eindrapportage: Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen. OBN-Boschap. De Haag.

White HB 1991. Maternal diet, maternal proteins and egg quality. In: Deeming, D.C., M.J.W. Ferguson (eds): Incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge.

Velišek J, Kubec R, Cejpec K 2006. Biosynthesis of food constituents: amino acids: 4. Non-protein amino acids – a Review. Czech J. Food Sci. Vol. 24: 93–109.

Vizoso S, Gerant D, Guehl JM, Joffre R, Chalot M, Gross P, Maillard P 2008. Do elevation of CO₂ concentration and nitrogen fertilization alter storage and remobilization of carbon and nitrogen in pedunculate oak saplings? Tree Physiol. 28:1729-1739.

Wallander H, Nylund J-E 1992. Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. New Phytol. 120: 495-503.

Waring P, Townsend M 2006. Nachtvinders, veldgids met alle in Nederland en België voorkomende soorten. Vertaling: Groenendijk D, Groenendijk MM, van der Meulen J. Tirion Uitgevers, Baarn.

Welch RC 1981. Insects on exotic broadleaved trees of the Fagaceae, namely *Quercus borealis* and species of *Nothofagus*. In: Last, F.T.; Gardiner, A.S., (eds.) Forest and woodland ecology: an account of research being done in ITE. Cambridge, NERC/Institute of Terrestrial Ecology, 110-115. (ITE Symposium, 8).

Wilkinson RE, Ohki K 1988. Influence of manganese deficiency and toxicity on isoprenoid syntheses. Plant Physiol. 87: 841-846.

Wink M 1988. Plant breeding: importance of plant secondary metabolites for protection against pathogens and herbivores. Theor. Appl. Genet. 75: 225-233.

Wolf RJAM, Dimmers WJ, Hommel PWF, Jagers op Akkerhuis GAJ, Vrieling JG, De Waal RW 2006. Bekalking en toevoegen van nutriënten. Evaluatie van de effecten op het bosecosysteem - een veldonderzoek naar vegetatie, humus en bodemfauna. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1337.5.

Yeoh H-H, Y-C Wee, Watson S 1992. Leaf protein contents and amino acid patterns of dicotyledonous plants. *Biochemical Systematics and Ecology* 20: 657-663.

Yeoh H-H, Wee Y-C 1994. Leaf protein contents and nitrogen to protein conversion factors for 90 plant species. Food Chemistry: 245-250.

13 Appendices: Achterliggende datasets

13.1 Sperwers op de Zuidwest-Veluwe

13.1.1 Inventarisatie en populatie-index

Vanaf 1973 is er in een continue reeks van jaren naar Sperwers gezocht op de Zuidwest-Veluwe. Tot 1991 is dit werk gedaan door Rob Bijlsma (bijv. Bijlsma 1993) en hierna door Van den Burg (bijv. Van den Burg 2002, 2006). Doordat in het verloop van de tijd de precieze ligging en omvang van het studiegebied aan verandering onderhevig zijn geweest, wordt in dit rapport de populatietrend vanaf 1991 gepresenteerd als populatie-index. Vanaf 1996 is het onderzoeksgebied uitgebreid met een veel groter oppervlak stuwwalbossen, waardoor de populatie-index voor de stuwwalbossen berekend is vanaf dit jaar (en vanaf 1991 voor de stuifzand- en heidebebossingen). Om een indruk te krijgen van reële aantallen: de laatste 10 jaar is de index berekend over gemiddeld 8.1 broedgevallen (een broedgeval is een paar met een nest waarin tenminste 1 ei gelegd is) per jaar (range 4-15, op ongeveer 12 km² aaneengesloten bos) in de stuwwalbossen en gemiddeld 2.1 paar in heide- en stuifzandbossen (range 0-5, op ongeveer 11 km² aaneengesloten bos).

Territoria van Sperwers zijn goed vanaf half maart te vinden. Dan bezetten de wijfjes vaak vaste slaapplekken in het toekomstige broedbos en kan aan de hand van de poep vastgesteld worden of er Sperwers in een bosvak aanwezig zijn. In voedselarme bossen kunnen slaapbomen pas in de eerste helft van mei bezet worden, dus herhaalde bezoeken zijn noodzakelijk. In de jaren 1990 kwam het veel voor dat plekken bezet werden zonder dat dit tot eileg leidde. Deze zijn niet meegerekend in de populatietrend. Het gaat dus om echte broedparen en niet territoria. Ook nu komt het nog voor dat bezette plekken geen legsel opleveren (vooral in jaren met een lage voedselbeschikbaarheid, zoals 2013), maar minder extreem in vergelijking met de jaren 1990 (zie ook Van den Burg 2002).

13.1.2 Opvolgen broedgevallen en bepaling legselgrootte

Gedurende de waarnemingsperiode vanaf 1991 is er met wisselende intensiteit aan de Sperwers gewerkt, afhankelijk van specifieke projecten met specifieke vraagstellingen. In sommige jaren zijn bijvoorbeeld de oudervogels al voor de eilegperiode gevangen met klapkooitjes of is de eilegvolgorde bij een groot aantal nesten bijgehouden, maar dit waren geen standaard handelingen.

In de regel werden nesten herhaaldelijk gecontroleerd in de ei- en jongenfase door de nestboom te beklimmen. In jaren dat de legvolgorde werd bijgehouden is de legselgrootte heel precies bekend, terwijl in andere jaren gedeeltelijke predatie van het legsel plaatsgevonden kan hebben zonder dat dit werd opgemerkt (Van den Burg, 2000). Met name gaaïen, kraaien en Eekhoorns zijn belangrijke ei-rovers van Sperwers. Het is bijna nooit voorgekomen dat het aantal eieren op basis van het aantal jongen moest

worden ingeschat (nesten werden in overgrote meerderheid voor of tijdens de eiperiode gevonden). Vaak werden de sperwerwijfjes in de eifase van de broedpoging met een strikkenval op het nest gevangen om de broedconditie na de eileg vast te stellen (hierom was het nodig nesten voor de jongenfase opgespoord te hebben).

13.1.3 Eikwaliteit

Het komt met enige regelmaat voor dat eieren van Sperwers niet uitkomen. Dit kan een ruim scala aan oorzaken hebben. Het is zinvol hier meer inzicht in te krijgen, omdat knelpunten in de reproductie via afwijkingen in de eieren duidelijk kunnen worden. Dit geldt ook als de incidentie van niet uitgekomen eieren niet extreem hoog is (<15%), terwijl er ook veel paren zijn die helemaal niet tot broeden komen, zoals bij de Sperwers in de jaren 1990 heel veel voorkwam. Een deel van de mogelijke problemen die leiden tot het niet uitkomen van eieren zullen namelijk in veel gevallen ertoe leiden dat er helemaal geen eieren geproduceerd worden. Dit kunnen voedingsfactoren zijn, maar bijvoorbeeld ook sociale stress door voortdurende ruzies over het eigendom van een territorium (bijvoorbeeld Koenig 1982, Haller 1996).

Embryonale afwijkingen

Sterfte van embryo's en afwijkingen daaraan zijn in de regel zeer informatief om het scala van mogelijke oorzaken in te perken. We werken aan een uitgave over het niet uitkomen van eieren bij wilde vogels. Voor dit onderzoek zijn vooral referenties gebruikt vanuit de pluimveepraktijk (goede ingangen zijn Romanoff 1972 en Fabri & Kühne 1988), omdat het onderwerp bij wilde vogels relatief weinig bestudeerd is. Bij Sperwers lijkt de meest voorkomende embryonale afwijking op een gebrek aan vitamine B2, zoals beschreven door Romanoff & Bauernfeind (1942). Metingen hebben duidelijk gemaakt dat sperwereieren inderdaad lage gehalten vitamine B2 bevatten, maar dat dit net *per se* tot problemen hoeft te leiden. Ook afwijkingen als gevolg van aminozuurgebreken komen voor (op basis van vergelijkende diagnostiek met de pluimvee-literatuur), zoals bijvoorbeeld open ruggetje, open buikwand, gedraaide ruggengraat en oogafwijkingen (Van den Burg 2000). De verschijnselen van vitamine B2 gebrek worden waarschijnlijk veroorzaakt door een gecombineerd effect van lage vitamine B2 beschikbaarheid en lage beschikbaarheid van receptoreiwitten, waardoor het vitamine minder efficiënt gebruikt kan worden. Omdat vitamine B2 gebrek eerder in de embryonale ontwikkeling sterfte geeft dan aminozuurgebreken, overheersen de symptomen van vitamine B2 gebrek.

Aminozuren

Om de investeringen van aminozuren in sperwereieren te onderzoeken zijn 30 (2002: n = 12, 2003: n = 18) eieren uit 30 verschillende nesten vers verzameld en ingevroren (-20 °C). De eieren hadden een bekende plek in de legvolgorde (meestal ei 3). Eieren werden gemeten en gewogen en hun inhoud gehomogeniseerd. De inhoud werd commercieel geanalyseerd op aminozuursamenstelling door TNO, Zeist. Als voorbereiding op de meting werden de eiwitten gehydrolyseerd, zodat ook alle aminozuren uit eiwitten gemeten werden. De opgaven van de aminozuren die door TNO werden aangeleverd zijn met behulp van een principale componenten analyse geanalyseerd. Hierbij was met name de eerste principale as verklarend en alle aminozuren hadden een hoge co-variantie met deze as in dezelfde richting. De eerste principale component uit deze analyse geeft vooral de variantie aan in het totaal aminozuurgehalte. Deze as correleerde met de uitkomstkans van de overgebleven eieren van het legsel.

Bijvoerexperiment met vitamine B2

Het bijvoerexperiment werd uitgevoerd in 2004. Prooien (stukje duif of eendagskuiken) werden in de directe omgeving van het nest aangeboden. Er werd gewerkt met kleine stukjes om de totale inname van voedsel van de sperwerwijfjes zo min mogelijk te beïnvloeden. Iedere prooi werd ingespoten met 290 µg extra vitamine B2, terwijl sperwereieren gemiddeld 200 µg vitamine B2 bevatten. Het voedsel werd dagelijks gecontroleerd en waar het verdwenen was, werd nieuw voedsel aangeboden. Om er zeker van te zijn dat Sperwers het voedsel aten, werden de Sperwers bij het voedsel geobserveerd en werd gezocht naar braakballetjes met de veerresten van de eendagskuikens. Op 7 plekken werd het voedsel door de sperwerwijfjes geaccepteerd. Op 9 plekken werd er slechts een enkele keer of helemaal niet van het aangeboden voedsel gegeten.

Eieren werden verzameld en de inhoud gehomogeniseerd. Vogels kunnen zowel vitamine B2 in het eiwit hebben als in de dooier. In het mengsel werd de concentratie vitamine B2 gemeten. Het vitamine B2 werd gemeten met een spectrofotometer (Lamda 25, Perkin Elmer), na het scheiden van het wateroplosbare gele pigment (vitamine B2) van de vetoplosbare gele pigmenten (carotenoïden) door monsters uit te schudden tegen chloroform. Concentraties werden bepaald aan de hand van een ijklijn van oplossingen van vitamine B2 in vitamine B2-vrij ei-eiwit. Interferentie aan de UV-kant van het spectrum van gelei-achtig eiwit wat uitzakt in de cuvet werd indien nodig geëlimineerd door het monster te verdunnen, waardoor de eiwitten beter in oplossing gingen en de interferentie sterk verminderde.

De wijfjes die het voedsel aten, waren gemiddeld lichter dan de sperwerwijfjes die niet van het aangeboden voedsel gebruik maakten, maar dit was niet statistisch significant (Tab. 14.1). Er was geen verschil tussen de groepen in het gehalte vitamine B2 van de eieren (Tab. 14.2).

Tab. 14.1: Conditie van sperwerwijfjes na de eileg (in lichaamsgewicht en borstspierconditie) die wel of geen gebruik maakten van het bijgevoerde voedsel. Er is een tendens dat bijgevoerde dieren lichter zijn van gewicht (de hoeveelheid bijgevoerd voedsel was dus ontoereikend om een hoog gewicht te bereiken), maar dit was niet statistisch significant (Wilcoxon, $p = 0.1$). (SD = Standaarddeviatie).

Tab. 14.1: Body condition of Sparrowhawk females after egg laying (in body mass and breast muscle condition), which did or did not take supplementary food. There is tendency of hens taking the food having a lower body mass (so, the amount of supplementary food has been insufficient to acquire high body mass), but this was not statistically significant (Wilcoxon, $p = 0.1$). (SD = standard deviation).

Gebruik van het voedsel	N	Gemiddeld gewicht (g)	SD	Gemiddelde borstspierconditie (mm)	SD
Ja	7	299	12.4	6.7	0.8
Nee	7	315	20.6	7.2	1.1

Tab. 14.2: Het effect van het bijvoeren van vitamine B2 van sperwerwijfjes op de vitamine B2 investeringen in de eieren. Er was geen behandelingseffect. (SD = Standaarddeviatie).

Tab. 14.2: Effect of supplementary feeding of Sparrowhawk hens with vitamin B2 on vitamin B2 investments in eggs. There was no treatment effect. (SD = standard deviation).

Gebruik van het voedsel	N	B2 (µg / ml)	SD
Ja	7	8.9	1.90
Nee	9	9.0	1.43

13.1.4 Het volgen van het lichaamsgewicht en de borstspier van Sperwerwifjes

Vanaf 2000 zijn van alle gevangen Sperwers naast gewichten, bepaald met een veerunster, ook borstspiercondities gemeten. Dit werd gedaan door een heel dun koperdraadje dwars over de borstbeenkam te leggen en aan te drukken (*cf.* Bolton *et al.* 1991). De vorm van de grote vliegspieren komt hierdoor in het draadje te staan. Na het profiel overgetekend te hebben, werd de breedte van het profiel 3 mm onder de borstbeenkam gemeten.

De omvang van de borstspier is bij broedende sperwerwifjes (maar niet bij verhongeringslachtoffers) een conditiemaat die onafhankelijk is van het lichaamsgewicht (Fig. 14.1). De conditiemaat van de borstspieren die via het koperdraadje wordt verkregen hangt nauw samen met het gewicht van de borstspieren, zoals gemeten is aan verkeer- en raamslachtoffers (Fig. 14.2). Dit verband geeft aan dat de spierconditiemaat als schatter voor de grootte van de borstspieren gebruikt kan worden.

Door sperwerwifjes zowel voor als na de eileg te vangen, kan vastgesteld worden hoeveel eiwit er vanuit de borstspier onttrokken voor de eileg. Het gewicht van het sperwerwifje is een schatter voor de totale voedselbeschikbaarheid. In de periode van voor de eileg tot na de eileg stijgt het gewicht van de wifjes meestal (Fig. 4.4; Newton 1986), doordat ze door de mannetjes gevoerd worden en zelf weinig actief zijn. Sperwers die in deze periode een dalende trend in gewicht laten zien, hebben meestal een voedseltekort opgelopen, wat vaak ook tot uiting komt in een lager uitkomstsucces van de eieren (Van den Burg 2000). De toename in gewicht is ondanks een afname in de borstspieromvang. Andere organen zoals de lever en darmstelsel nemen sterk in omvang toe om te kunnen voorzien in de hogere snelheid van het metabolisme welke nodig is om de eiproductie mogelijk te maken (Van den Burg 2000). Een daling in lichaamsgewicht over de eilegperiode reflecteert een daling in de omvang van organen die cruciaal zijn voor de eivorming. Slechts een klein deel van het gewichtsverlies in de periode van pal voor tot na de eileg komt voor rekening van in de eieren geïnvesteerde voedingstoffen en de zich ontwikkelende follikels aan de eierstokken. In de broedperiode blijft het gewicht van de sperwerwifjes nagenoeg constant tot het moment dat de eieren uitkomen en al het voedsel naar de jongen wordt doorgesluisd (Newton 1986). In de jongenperiode valt het wifje af tot haar normale gewicht.

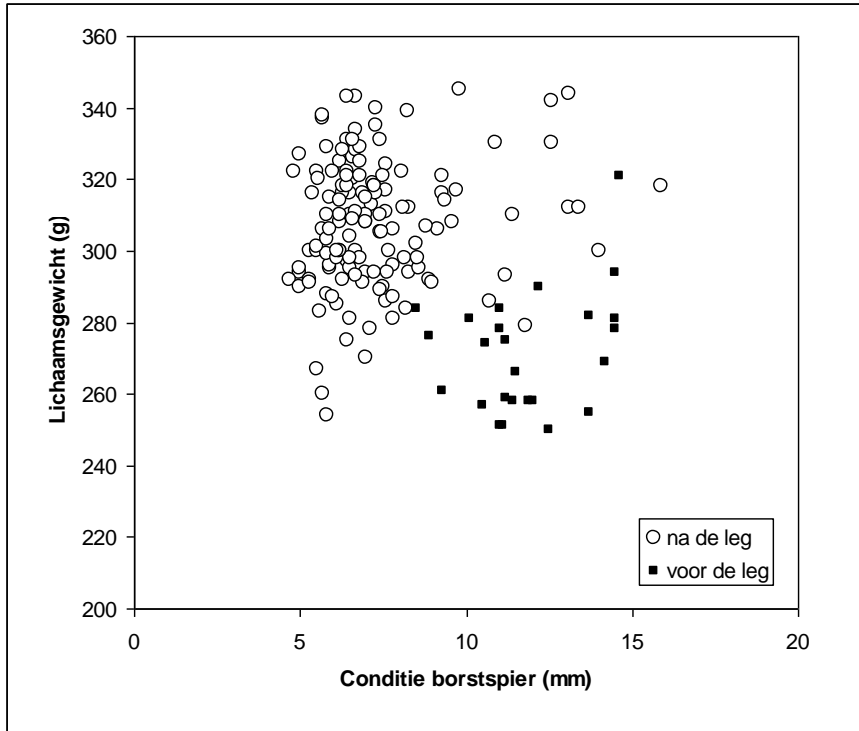


Fig. 14.1: De conditie van de borstspier laat geen verband zien met het lichaamsgewicht, waardoor de twee variabelen als onafhankelijke conditiematen beschouwd kunnen worden.

Fig. 14.1: Breast muscle condition is not related to body mass, and, as such, both parameters can be regarded as independent measurements of body condition.

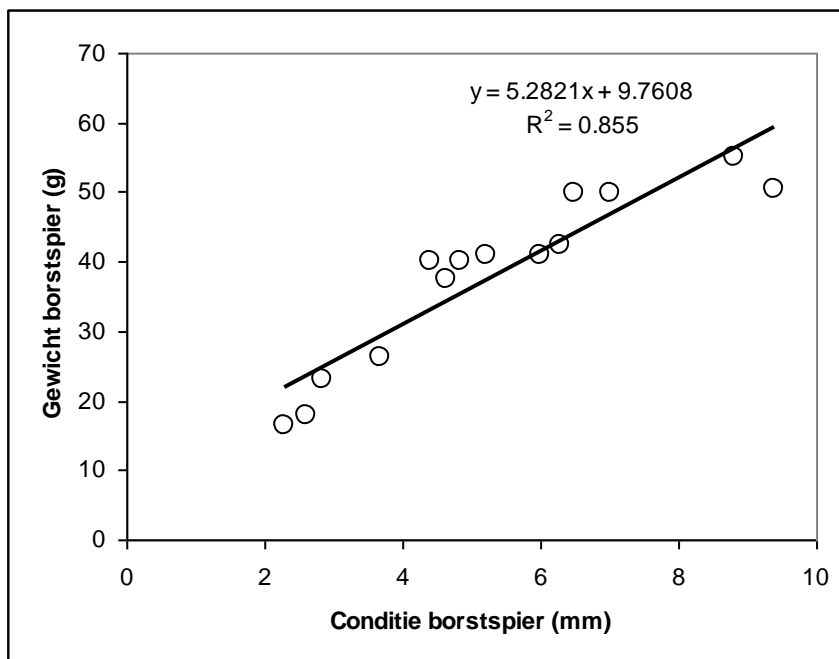


Fig. 14.2: De conditie van de borstspier laat een duidelijk verband zien met de grootte van de borstspier gemeten in grammen.

Fig. 14.2: Breast muscle condition is strongly correlated to breast muscle mass.

13.2 Bonte Vliegenvangers en Koolmezen

Het studiegebied voor het onderzoek aan Koolmezen en Bonte Vliegenvangers was de Noord-Ginkel op de Zuidwest-Veluwe. In 2002-2003 werden gegevens verzameld zonder experimentele manipulatie en in 2004 werd een bijvoerexperiment uitgevoerd met vitamine B2. De vogels broedden in nestkasten die deel uitmaken van een lange termijn populatiestudie (uitgevoerd door J. van Laar). 200 nestkasten werden bij de studie betrokken. De nestkasten werden eens in de 4 dagen bezocht, maar als bleek dat de nestkast bezet werd, vonden de inspecties dagelijks plaats om de eilegvolgorde te kunnen bijhouden. Nadat de legsels voltallig waren, werden het derde en laatste ei uit het legsel verzameld en de inhoud gehomogeniseerd en ingevroren voor latere vitamine B2 metingen. Voor methode van vitamine B2 metingen zie 14.1.3. De verdunningen van het eimonster werden doorgevoerd zover als nodig om eiwitinterferentie tegen te gaan. De mate van de toegepaste verdunning is dus een grove maat voor de eiwitconcentratie van het ei.

Het bijvoeren verliep via kleine plastic bakjes die voorafgaand aan het broedseizoen aan de binnenzijde van de nestkasten waren opgehangen. Vanaf het moment dat het nest af leek, werden dagelijks 5 meelwormen, verrijkt met vitamine B2 in dit bakje geplaatst. Elke meelworm had ongeveer net zoveel vitamine B2 als nodig is voor één gemiddeld koolmeesei. Het opvolgen van de nesten, verzamelen en doormeten van de eieren was zoals hierboven is beschreven. Een aantal nesten ontving geen extra voedsel; deze nesten dienden als controle. Omdat de doelstelling van het experiment alleen was om te zien of het mogelijk was de concentratie vitamine B2 in de eieren te verhogen door extra vitamine B2 bij te voeren, was er geen controlegroep waarin uitsluitend het extra effect van de meelworm werd getest.

Het bijvoerexperiment liet slechts een geringe toename zien van het gemiddelde vitamine B2 gehalte bij Koolmezen en Bonte Vliegenvangers (Tab. 14.3). We noemen de toename gering omdat het in het niet valt bij de verwachte spreiding (bijv. Fig. 14.3) en niet significant is. De waarden voor Bonte vliegenvangers liggen aanmerkelijk hoger dan voor koolmezen, overeenkomstig de resultaten van Fig. 14.3.

Tab. 14.3: De vitamine B2 investeringen van Koolmezen en Bonte vliegenvangers in het bijvoerexperiment en van controledieren.

Tab. 14.3: Vitamin B2 investments in eggs of Great tit and Pied flycatcher in a vitamin B2 supplementary feeding experiment and control animals.

		B2 gem. ($\mu\text{g/ml}$)
Koolmees	controle	19.7
	bijvoer B2	25.6
Bonte vliegenvanger	controle	30.3
	bijvoer B2	33.8

Bij het meten van de vitamine B2 concentraties is de gebruikte verdunningfactor van het eiwit een grove maat voor de eiwitinvesteringen in het ei. Er lijkt een positief verband tussen de eiwitconcentratie en het vitamine B2 gehalte te bestaan in de eieren van Bonte vliegenvangers (zeker als de verdunningsfactor '2' wordt vergeleken met de hogere verdunningsfactoren) (Fig. 14.3).

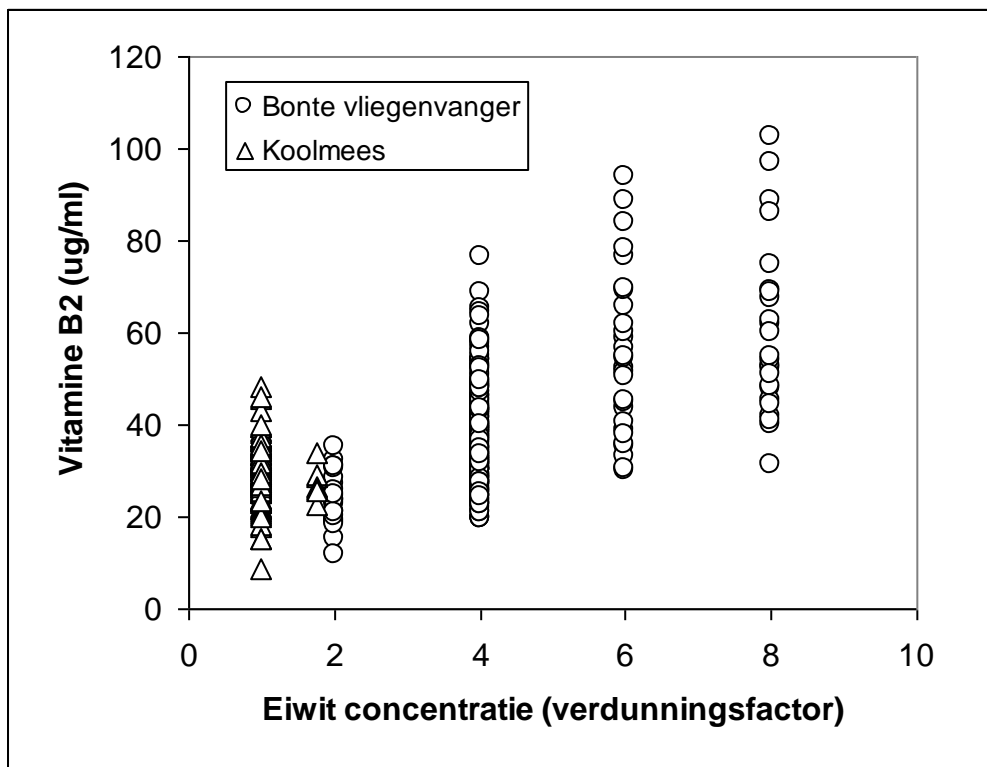


Fig. 14.3: Relatie tussen de verdunningsfactoren (als grove maat voor eiwitinvesteringen) en het vitamine B2 gehalte in eieren van de Bonte Vliegenvanger en Koolmees.

Fig. 14.3: Relationship between dilution factors (as crude measure of protein concentration) and vitamin B2 measurements in eggs of Great tits and Pied flycatchers.

13.3 De eerste onderzoeken aan insecten: populaties en overleving

13.3.1 Methoden

Insectenaantallen en monsternamen

Vegetatie- en insectenmonsters werden verzameld in 2002 in twee bosgebieden op de Zuidwest-Veluwe: het Bennekomse bos (stuwwalbos) en de Noord-Ginkel, een bos op voormalig stuifzand. In april, mei en augustus werden takken van ongeveer 70 cm lengte verzameld van Grove Den *Pinus sylvestris*, Amerikaanse eik *Quercus rubra*, Zomereik *Quercus robur* en Berk *Betula pubescens*. Per studiegebied, boomsoort en tijdstip werden 20 bomen bemonsterd. De takken werden geschud boven een laken om de fauna te tellen. Ook werden de takken nauwkeurig geïnspecteerd op resterende fauna dat zich niet van de tak liet schudden. De fauna werd in grove categorieën (meestal orde) ingedeeld en per categorie geteld. Blad- en faunamonsters werden verzameld en ingevroren bij -20°C voor nader onderzoek (par. A14.4).

Overleving van rupsen van de Kleine wintervlinder

Om te onderzoeken of het grote verschil in het voorkomen van vlinderrupsen tussen beide bosgebieden veroorzaakt wordt door een verschil in overleving van de rupsen, werden rupsen in het veld verzameld. Er werden rupsen verzameld op Zomereik en Amerikaanse eik uit het stuwwalbos. De overleving werd getest op Zomereik uit het stuwwalbos en het stuifzandbos. De rupsen werden half-volgroeid in het veld verzameld; in 2002 waren 11 dagen bij kamertemperatuur nodig om de meerderheid van de rupsen in het pre-pop stadium te krijgen en in 2003 waren dit 6 dagen. Bij de Kleine wintervlinder vervellen de rupsen in de bodem naar een pre-pop stadium, waarin ze niet meer eten, waarna ze tot het pop stadium vervellen. Het aantal rupsen per groep varieerde van 28 tot 37. In totaal werd het experiment in 3-voud uitgevoerd, met meerdere rupsen per bak. Om de dag werd het bladmateriaal vers verzameld en ververst in de kweekbakken.

13.3.2 Resultaten

Aantallen insecten

De aantallen invertebraten varieerden sterk tussen boomsoorten, maanden en bosgebieden. In april waren berk en grove den in het stuwwalbos al veel insectenrijker dan het stuifzandbos (χ^2_2 ; Grove den $p = 0.002$; Berk $p = 0.011$). Spinnen waren het meest algemeen op de dennenbomen, terwijl op Berk rupsen het meest talrijk waren. In mei waren rupsen talrijk, met name op Zomereik in het stuwwalbos. In het stuifzandbos werden nauwelijks rupsen gevonden (χ^2_2 ; stuwwal vs. stuifzand, $p = 0.0001$). Dit verschil trad niet op bij de Amerikaanse eik, waar rupsen ook talrijk waren. In augustus werden gebiedsverschillen gevonden in de grove den en Amerikaanse eik, waarbij de insectendichtheden in het stuwwalbos steeds hoger waren (Grove den; stuwwal vs. stuifzand, χ^2_2 , spinnen $p < 0.0001$, ongewervelden totaal $p = 0.002$; Amerikaanse eik stuwwal vs. stuifzand, χ^2_2 , ongewervelden totaal $p < 0.027$).

Overleving van rupsen

Rupsen die opgroeiden op Zomereikblad uit het stuwwalbos hadden een aanmerkelijk hogere overleving in vergelijking met rupsen die opgroeiden op

eikenblad uit het stuifzandbos, onafhankelijk van de oorsprong van de rupsen (van Zomereik of Amerikaanse eik) (χ^2_2 ; oorsprong rupsen: Amerikaanse eik (2003) $p = 0.0012$, (2002) $p < 0.0001$, oorsprong rupsen: Zomereik (2002) $p = 0.016$; Fig. 14.4). De poppen van rupsen die het popstadium haalden verschilden niet in gewicht tussen bladeren uit de verschillende bosgebieden, wat aangeeft dat er geen significant verschil was in totale voedselopname. De popgewichten waren 36.3 mg +/- 7.0 (SD).

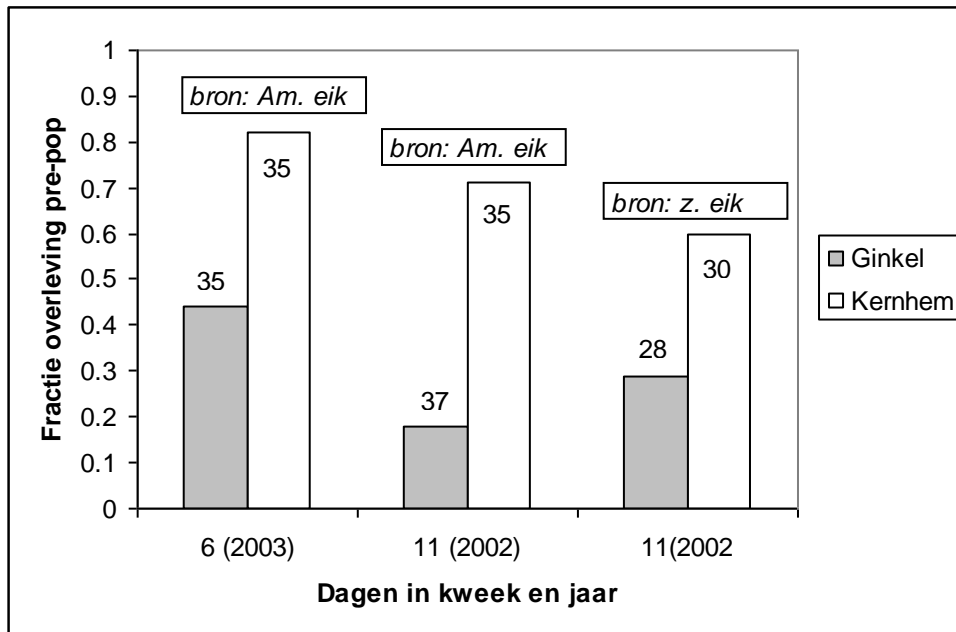


Fig. 14.4: Overleving van pre-poppen van de Kleine wintervlinder op Zomereik uit stuifzandbos Ginkel en stuwwalbos Kernhem. In de figuur staan de aantallen rupsen aangegeven en de boomsoort waarvan de rupsen werden verzameld (Am. Eik = Amerikaanse eik, z. eik = Zomereik). De experimenten werden uitgevoerd met halfwas tot bijna volwassen rupsen, die 11 (2002) resp. 6 (2003) dagen blad aten voordat ze van rups overgingen tot het pre-pop stadium.

Fig. 14.4: Survival of pre-pupae of Wintermoths on English oak from Ginkel (low feeding damage) and Kernhem (high feeding damage). Numbers in the graph depict the number of caterpillars used and the tree species names indicate from where the caterpillars originated (Am. Eik = Red oak, z. eik = English oak). The experiments were conducted with almost full-grown caterpillars which were in the experiment for 11 (2002) resp. 6 (2003) days, before moulting to the pre-pupal stage.

13.4 Vitamine B2 in bladeren en insecten

13.4.1 Methoden

De methode van monsterverzameling is uitgewerkt in paragraaf 14.3.1. De monsters werden ontdooid en handmatig vermalen, met toevoeging van 0.5 ml gedemineraliseerd water. Om de vitamine B2 concentratie te bepalen werd een aangepast protocol gevolgd naar Leeson & Summers 2001. De waterfase werd twee keer uitgeschud tegen chloroform. Aan 250 µl van de waterlaag, werd 75 µl 6M HCl toegevoegd en het mengsel werd 75 min gekookt op een warmteblok. Hierna werd het sample gecentrifugeerd en het supernatant werd gewogen. Een hooggeconcentreerde KMnO₄ oplossing werd toegevoegd in wisselende hoeveelheid (enkele microliters), maar precies zo dat het monsters niet paars gekleurd werd door het permanganaat. Hierna werd het monster direct ingevroren voor de vitamine B2 meting. Het vitamine werd gemeten op een fluorimeter (Perkin Elmer). De monsters werden 2000 keer verdund en een interne standaard (2 x 5 µl B2, 0.2mg/l) werd gebruikt om te corrigeren voor monsterspecifieke variatie in 'quenching'. Het excitatiefilter stond op 460 nm, de emissie werd gemeten bij 530 nm. De metingen werden 5 keer herhaald en de blanco's (metingen in gedemineraliseerd water) werden van alle metingen afgetrokken. Monsters waarbij toevoeging van de interne standaard geen lineaire toename van het signaal te zien gaf, werden uit de dataset verwijderd.

13.4.2 Resultaten

Vitamine B2 gehalten in de vegetatie

Vitamine B2 gehalte in bladeren varieerden tussen 0.02 and 17.6 µg/g droog gewicht met een gemiddelde van 2.3 µg/g. Jong blad bevatte in de regel meer vitamine B2 dan oud blad, behalve bij beide eikensoorten uit het stuwwalbos (tekentoets op basis van individuele bomen: stuwwalbos: Amerikaanse eik p = 0.160, Berk p = 0.012, Zomereik p = 0.225; stuifzandbos: Amerikaanse eik p = 0.003, Berk p = 0.007, Zomereik p = 0.001). Jonge naalden van Grove den werden niet bemonsterd, omdat deze zich ontwikkelden na de bemonsteringsperiode in mei en in augustus al volgroeid waren. De vitamine B2 gehalten in mei waren over het algemeen hoger in het stuifzandbos in vergelijking met het stuwwalbos in alle boomsoorten (Fig. 5.1, 14.5). Dit zou kunnen wijzen op een hogere mate van stikstofassimilatie in het blad in het stuifzandbos, onder invloed van een lagere ammonium - nitraat ratio in de bodem.

Vitamine B2 accumulatie in insecten?

In insecten waren de vitamine B2 gehalten significant hoger dan die van het bladmateriaal waarop de insecten waren verzameld. Bij spinnen waren er geen verschillen in het gehalte vitamine B2 tussen de gebieden (Fig. 14.6). Bij rupsen was dit wel het geval, met lagere waarden voor het stuifzandbos (cf. Fig. 4.8). Dit verschil komt volledig op conto van verschillen in vitamine B2 concentratie in rupsen die werden verzameld op zomereiken, want bij de Amerikaanse eik waren de vitamine B2 gehalten van de rupsen gelijk tussen beide gebieden. Hoewel de zomereik van het stuifzandbos dus hogere gehalten van vitamine B2 in het blad had, zien we bij de rupsen een lagere accumulatie van dit vitamine in vergelijking met het stuwwalbos.

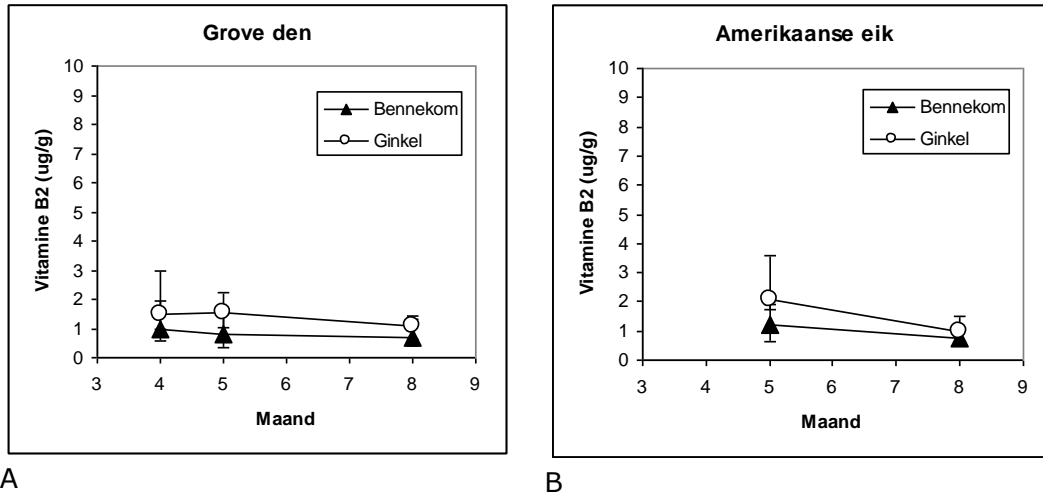


Fig. 14.5: Vitamine B2 gehalten in naalden van de Grove den en bladmateriaal van de Amerikaanse eik in een stuwwalbos (Bennekom) en stuifzandbos (Ginkel). Berk en Zomereik, zie Fig. 5.1.

Fig. 14.5: Vitamin B2 levels in the needles of Scotch pine and leaves of Red oak in a forest on an ice pushed ridge (Bennekom) and forest on former drift sand (Ginkel). Results for Birch and English oak are given in fig. 5.1.

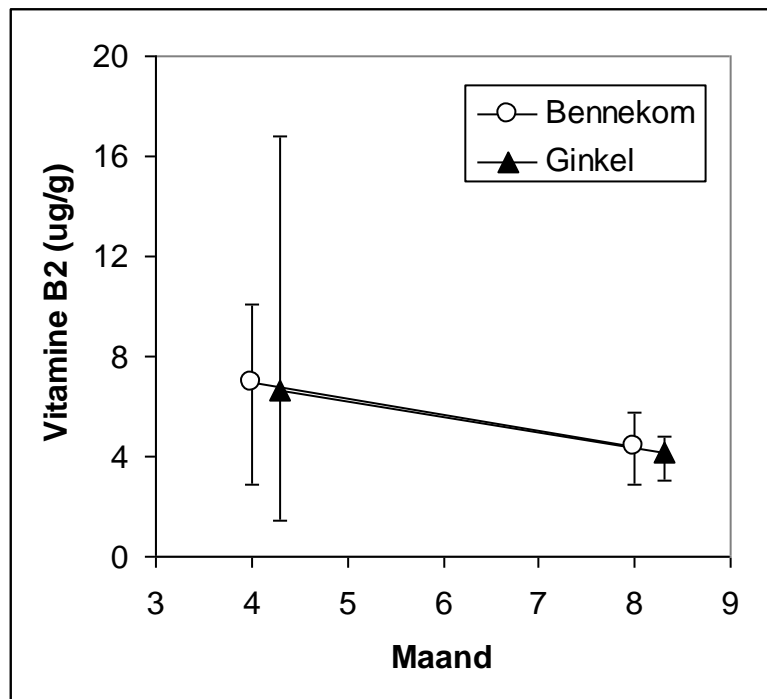


Fig. 14.6: Vitamine B2 gehalten in spinnen in een stuwwalbos (Bennekom) en stuifzandbos (Ginkel). Zelfde figuur voor vlinderrupsen, zie Fig. 4.8.

Fig. 14.6: Vitamin B2 levels in the spiders in a forest on an ice pushed ridge (Bennekom) and forest on former drift sand (Ginkel). Results for moth caterpillars are given in Fig. 4.8.

13.5 Rupsenvraat: scores en soorten

13.5.1 Het meten van de bladvraat

Het scoren van vraat aan Zomereiken op de bezochte locaties is in 2011 uitgevoerd door medewerkers van De Vlinderstichting en Stichting Bargerveen. Het veldwerk is uitgevoerd volgens het gezamenlijk opgestelde veldprotocol (bijlage 1). Dit protocol is ook gezamenlijk uitgetest op maandag 9 mei 2011 op de Ginkel bij Ede. Het veldwerk is in nauw overleg tussen De Vlinderstichting en Stichting Bargerveen uitgevoerd tussen 10 mei en 17 juni. In totaal zijn 177 plots bemonsterd. In 2012 en 2013 is door de Vlinderstichting het veldwerk op 21 plots voortgezet, om ook de jaarlijkse variatie te kunnen meten.

Inventarisatie van rupsen en bladwesplarven

Er zijn drie van vijf zomereiken in 21 bospercelen geïnventariseerd op bladete rupsen van macronachtvlinders en micronachtvlinders, en daarnaast op larven van bladwespen. Deze insecten zijn in 2011 (van 10/5 t/m 17/6), 2012 (van 22/5 t/m 14/6) en 2013 (van 28/5 t/m 13/6) met hulp van een stok van ongeveer 1,5 m lang van relatief laaghangende takken met blad op een wit laken (3x2 m) geklopt. Het laken lag onder die takken op de grond. Er dus alleen het deel van de larven bemonsterd dat laag in de boom zat. Veruit het grootste deel van de insecten zijn ter plekke gedetermineerd. Af en toe zijn rupsen in geval van twijfel meegenomen voor verdere soortdeterminatie. De rupsen van macronachtvlinders en de eikenpage zijn tot op soortniveau gedetermineerd. De rupsen van micronachtvlinders zijn niet tot op familieniveau of verder gedetermineerd. Zij onderscheiden zich van rupsen van macronachtvlinders vanwege het feit dat ze wild in kronkels achteruit kunnen bewegen. De larven van bladwespen zijn ook niet verder gedetermineerd. Deze larven zijn van rupsen van vlinders te onderscheiden doordat ze na de drie paar borstpoten slechts één achterlijfsegment zonder potenpaar hebben, en daarna een onafgebroken rij schijnpoten op de buik. Bladwesplarven hebben daarnaast geen schijnpoot op het laatste segment van het achterlijf (de naschuiver) die wel kenmerkend is voor rupsen.

Het aantal rupsen dat in de inventarisatie op een boom is gevonden is sterk afhankelijk van het aantal laaghangende takken dat kon worden geschud. Ondanks dat er in dit onderzoek zoveel mogelijk bomen met laaghangende takken waren geselecteerd, was dit aantal takken lang niet voor alle bomen gelijk. Ook de grootte en het bijbehorende bladoppervlak verschilde enorm tussen bomen. Het was daarom onmogelijk om de methode voor elke boom te standaardiseren en het aantal rupsen op bomen met elkaar te vergelijken.

Protocol scoren bladvraat en verzamelen blad voor bossenproject 2011-2013

Algemeen: het protocol wordt voorafgaande aan het veldwerk uitgeprobeerd in overleg met Arnold van den Burg (Stichting Bargerveen) en Dick Groenendijk (De Vlinderstichting) en de betrokken veldmedewerkers van De Vlinderstichting.

- Te noteren algemene gegevens: naam onderzoeker; datum; perceelnummer; GPS-punt perceel op 100 meter; globale samenstelling boomsoorten.

- De veldwerktijd ligt globaal tussen 10 mei en 25 juni 2011.
- Per perceel worden vijf zomereiken (met een stam dikker dan 15 centimeter) in het centrum van het perceel bemonsterd op vraat. Elke boom wordt gemarkeerd met een punaise op ooghoogte aan de oostkant van de boom en zo nauwkeurig mogelijk ingemeten met de GPS. En voorzien van touwtje.
- Per boom worden de volgende algemene gegevens genoteerd: GPS-punt; omtrek op ooghoogte in centimeters; aanwezige soorten rupsen aan de onderste takken .
- Per boom wordt gescoord op vraatschade op drie hoogtes. Hierbij wordt gebruik gemaakt van een verrekijker. De vraatklassen worden in 10-tallen procenten ingeschat:

Naast bladvraat worden ook bladeren verzameld voor analyse. Hiervoor gelden de volgende voorwaarden:

- Verzamel van iedere boom waaraan vraat wordt gemeten een sample van verse bladeren.
- De verzamelde bladeren dienen een steekproef te zijn. In veel gevallen zijn de bladeren in de kroon niet bereikbaar; neem dan een steekproef van bereikbare bladeren van dezelfde boom of anders van een boom in hetzelfde vak en met hetzelfde vraatbeeld en vermeldt dit dan op het zakje en/of je veldformulier.
- Voor de beoogde chemische analyses aan eikenblad moet per sample tenminste 5 gram (versgewicht) schoon blad verzameld worden.
- Verzamel de bladeren compleet, dus met steel.
- Verzamel de bladeren in een goed afsluitbaar plastic zakje (zip-loc zeer geschikt).
- Vergeet niet de zakjes in het veld al te coderen met: datum, locatie, perceel, evt. nummering binnen perceel en indien relevant of de bladeren van een andere boom komen dan de vraat-score.
- NB: zwarte stift is meest geschikt, maar kan afgeven als het nog nat is en slijten bij transport. Papieren plakkertjes laten vaak los in de vriezer.
- Het verzamelde blad dient zo snel mogelijk, maar ten minste dezelfde dag, ingevroren te worden. Houdt het verzamelde blad zo veel mogelijk koel en donker (Let op: in een rugzak kan de temperatuur flink oplopen!).
- Bij het verzamelen komt onvermijdelijk ook bladbewonende fauna mee. Dit is geen probleem, maar zorg er om vervuiling te voorkomen voor dat deze beestjes tijdens verzamelen, transport of opslag niet kapot gedrukt worden.
- Door het invriezen wordt het blad intern beschadigd, waardoor het na ontdooien veel gevoeliger is voor bacterie- en schimmelgroei. Het transport van reeds ingevroren bladmateriaal moet daarom in ingevroren toestand gebeuren!

13.5.2 Resultaten en discussie

De Kleine wintervlinder maakt een belangrijk deel uit van de rupsensamenstelling op zomereiken in het voorjaar en heeft als modelsoort in dit onderzoek een speciale plaats gekregen, mede ook omdat er meer voorafgaand onderzoek naar deze soort is gedaan (artikelen van Leen Moraal en Both et al. 2010). Van alle aangetroffen rupsen maakte deze soort in 2011 10,7% van alle rupsen uit (tab. 14.4). Hierbij moet wel worden aangetekend dat de soortensamenstelling gedurende het seizoen verandert, van plaats tot plaats en ook van jaar op jaar verschilt.

Naast deze soort, en de eerder genoemde dominante soorten macronachtvlinders (par. 5.2), zijn de volgende soorten af en toe op zomereik gevonden: de donsvlinder (*Euproctis similis*), gewone spikkelspanner (*Ectropis crepuscularia*), plakker (*Lymantria dispar*), wachtervlinder (*Eupsilia transversa*), hyena (*Cosmia trapezina*), groenige orvlinder (*Polyploca ridens*), vroege spanner (*Biston strataria*), kromzitter (*Asteroscopus sphinx*), piramidevlinder (*Amphipyra pyramidea*) en schijnpiramidevlinder (*Amphipyra berbera*) (Tabel 14.4). De plakker wordt nog wel eens als plaagsoort in bossen aangeduid, maar in deze studie zijn op zomereik in totaal slechts 4 rupsen gevonden, namelijk 3 in 2011 en 1 in 2013. De eikenpage is de enige gedetermineerde dagvlindersoort die af en toe op zomereik is waargenomen.

Een aantal soorten macronachtvlinders die vrij algemeen zijn in Nederland, en waarvan bekend is dat ze op zomereik voor kunnen komen, zijn helemaal niet in het huidige onderzoek gevonden. Dit gaat om de nunvlinder (*Orthosia gothica*), nonvlinder (*Lymantria monacha*), zwarte herfstspinner (*Poecilocampa populi*), kleine zomervlinder (*Hemithea aestivaria*), bosbesbruintje (*Macaria brunneata*) en eikentandvlinder (*Peridea anceps*). Het is aannemelijk dat een belangrijk deel van de micronachtvlinderrupsen in het huidige onderzoek behoren tot de groene eikenbladroller. Dit is een zeer algemene micronachtvlinder die verspreid over het hele land voorkomt (www.microlepidoptera.nl). In de langjarige monitoring van insecten op bomen in Nederland sinds 1946 is deze soort de meeste voorkomende micronachtvlinder in bossen (Moraal et al., 2004; Moraal, 2006, 2010; Moraal & Jagers op Akkerhuis, 2013). In een andere, en grootste, database met waarnemingen van nachtvlinders in Nederland, genaamd 'Noctua', is de groene eikenbladroller tegenwoordig landelijk gezien ook één van de meest talrijke soorten micronachtvlinders.

In het veld werden percentages weggevreten blad van respectievelijk de onderste, de midden- en de kroonlaag geschat. Het is de verwachting dat wanneer er nauwelijks vraat optreedt in een perceel de reproduceerbaarheid van de inschatting van de vraat groot is (wat ook blijkt uit Fig. 14.7). Evenzo geldt dit wanneer alle bomen nagenoeg kaalgevreten zijn. In het tussenliggende gebied van vraatscores is de variatie naar verwachting groter; dit kan veroorzaakt worden door een grotere variatie in de schatting van de vraatscore, maar kan ook voortvloeien uit de stochasticiteit van de verspreiding van de rupsen in het perceel.

Rond begin juni lopen de eiken opnieuw uit (Sint Janslot), waardoor de hoeveelheid weggevreten blad niet meer betrouwbaar is in te schatten. Het is daarom van belang dat de vraatscores zoveel mogelijk na de piek van rupsenvraat, maar nog vóór het uitlopen van het Sint Janslot worden bepaald. In 2011 en 2012 werd met het veldwerk begonnen na de piek van aanwezigheid van rupsen. Tijdens het veldwerk werden nog rupsen aangetroffen, maar gedurende de bemonsteringsperiode liep dit snel terug (zie figuur 14.8 voor 2011).

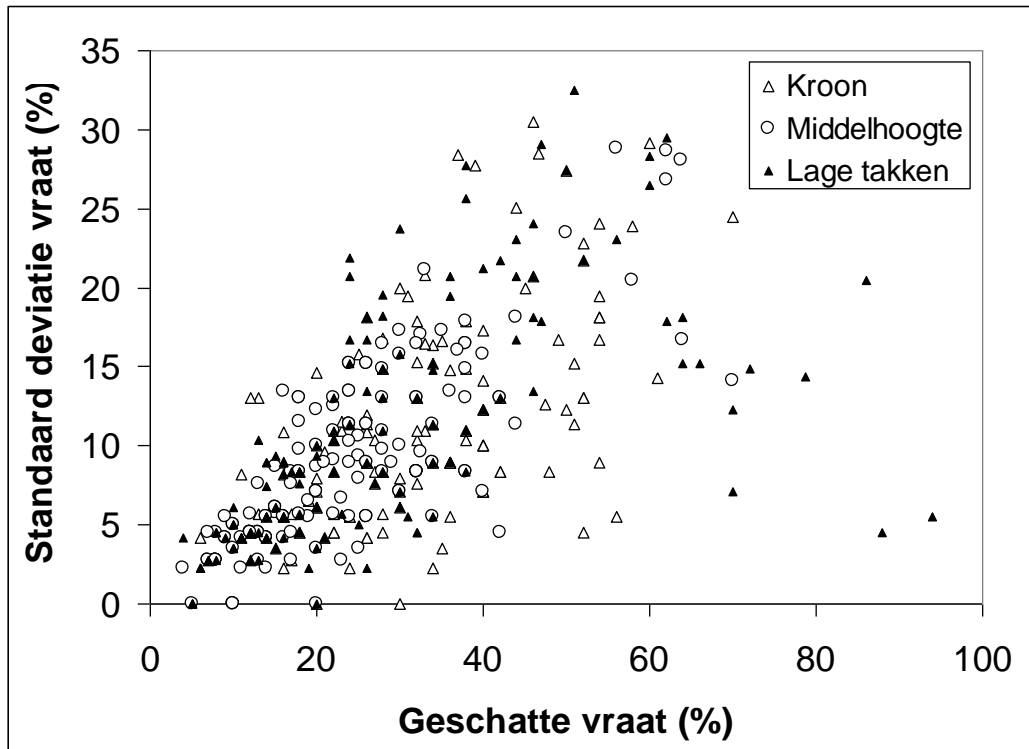


Fig. 14.7: Standaarddeviatie van de vraat aan de kroonlaag, middelste takken en lage takken van vijf bomen per monsterpunt uitgezet tegen het gemiddelde van de vraat aan deze vijf bomen (data 2011).

Fig. 14.7: Relationship between feeding damage and the standard deviation in feeding damage of 5 trees per data point for different tree levels (crown, middle, and lower branches; data from 2011).

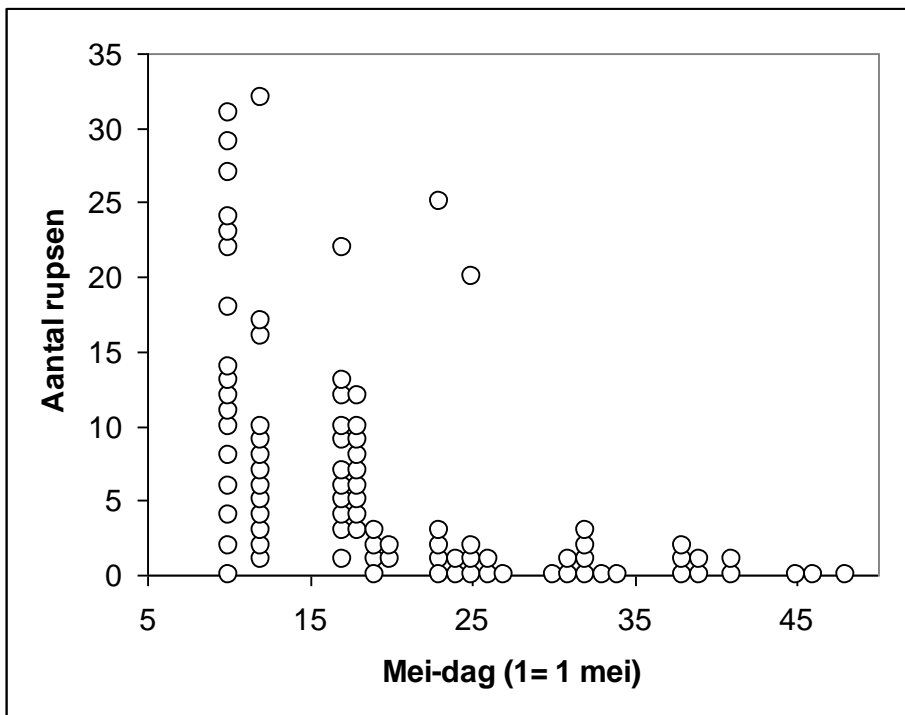


Fig. 14.8: Aantal per boom aangetroffen rupsen en bladwesplarven uitgezet tegen de datum waarop de bemonstering plaatsvond (data 2011).

Fig. 14.8: Relationship between number of caterpillars and sawfly larvae and sampling date (data van 2011).

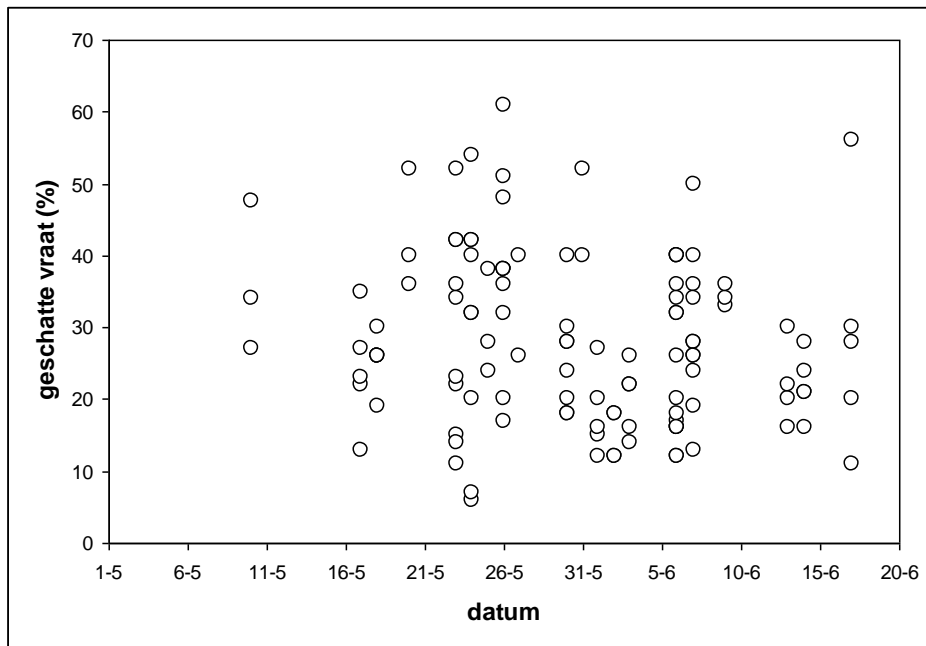


Fig. 14.9: Over de periode waarin de vraatscores in 2011 werden gemeten is er geen trend in vraatscore met de observatiedatum. Naar mate het seizoen vordert, is er meer vraat, maar dit wordt teniet gedaan door de toenemende strekking van het blad.

Fig. 14.9: For the sampling period in 2011, there was no trend in feeding damage score over time. As time progresses, there is more feeding damage, but the leaves also expand.

Tab. 14.4: Overzicht van de soortensamenstelling op zomereik in 2011, 2012 en 2013 in 21 bospercelen.

Tab. 14.4: Caterpillar species composition in 2011 -2013 at 21 sites.

Nederlandse naam	2011			2012			2013		
	N	%	SE	N	%	SE	N	%	S
Kleine voorjaarsspanner	30	16,04	1,23	62	25,31	5,26	105	19,37	2,93
Bladwesp	17	9,09	4,77	12	4,90	1,41	134	24,72	3,54
Micronachtvlinder	5	2,67	2,41	35	14,29	2,55	98	18,08	3,11
Grote voorjaarsspanner	10	5,35	1,52	22	8,98	3,49	57	10,52	1,93
Kleine voorjaarsuil	16	8,56	0,90	21	8,57	6,69	40	7,38	2,03
Kleine wintervlinder	20	10,70	0,83	15	6,12	1,91	32	5,90	1,88
Najaarsspanner	21	11,23	0,85	28	11,43	2,24	3	0,55	0,37
Tweestreepvoorjaarsuil	14	7,49	5,85	9	3,67	2,81	11	2,03	1,52
Voorjaarsspanner	8	4,28	1,70	12	4,90	2,53	9	1,66	0,61
Eikenprocessierups	25	13,37	0,0	0	0	0	0	0	0
Grote wintervlinder	6	3,21	0,25	4	1,63	0,86	13	2,40	0,66
Ongedetermineerd	0	0,0	0,0	12	4,90	1,66	5	0,92	0,74
Voorjaarsboomspanner	1	0,53	0,25	4	1,63	0,39	7	1,29	0,49
Donsvlinder	2	1,07	4,76	0	0	0	9	1,66	0,89
Voorjaarsdwergspanner	1	0,53	0,34	2	0,82	1,07	3	0,55	0,21
Perentak	1	0,53	0,04	2	0,82	0,60	2	0,37	0,38
Gewone spikkelspanner	1	0,53	1,19	0	0	0	4	0,74	0,62
Plakker	3	1,60	5,21	0	0	0	1	0,18	0,06
Wachtervlinder	0			0	0	0	4	0,74	0,44
Zakdrager (micronachtvlinder)	2	1,07	0,08	1	0,41	0,13	0	0	0
Hyena	2	1,07	0,41	0	0	0	1	0,18	0,40
Eikenpage	1	0,53	0,04	1	0,41	0,68	0		
Groenige orvlinder	1	0,53	0,25	0	0	0	1	0,18	0,08
Aurelia (dagvlinder)	0	0,0	0,0	2	0,82	1,06	0	0	0
Vroege spanner	0	0,0	0,0	1	0,41	1,59	0	0	0
Kromzitter	0	0,0	0,0	0	0	0	1	0,18	0,40
Piramidevlinder	0	0,0	0,0	0	0	0	1	0,18	0,53
Schijn-piramidevlinder	0	0,0	0,0	0	0	0	1	0,18	0,12

Tab. 14.5: Informatie over het waardplantgebruik, trend, zeldzaamheidsklasse en voorlopige Rode Lijst-status van de soorten macronachtvlinders die in het huidige onderzoek zijn gevonden. Voor classificaties in de laatste drie kolommen zie Ellis et al. (2013). 0/+ = geen afname; t = lichte afname; tt = matige afname; Zeldzaamheid (Z): a = vrij algemeen, z = vrij zeldzaam, zz = zeldzaam.

Tab. 14.5: Summarised information on host plants, habitat, trend, rarity and red-list status of macrolepidopterans observed in this project. Classification in the last three columns see Ellis et al. (2003). 0/+ = no decline; t = slight decline; tt = moderate decline; Rarity (Z): a = rather common, z = scarce, zz = rare.

Nederlandse naam	Waardplanten	trend	Z	Rode Lijst
Kleine voorjaarsspanner	Eik	0/+	a	niet bedreigd
Grote voorjaarsspanner	Loofbomen	0/+	a	niet bedreigd
Kleine voorjaarsuil	loofbomen, voorkeur eik	0/+	a	niet bedreigd
Kleine wintervlinder	loofbomen en struiken	0/+	a	niet bedreigd
Najaarsspanner	loofbomen, voorkeur eik en berk	0/+	a	niet bedreigd
Tweestreepvoorjaarsuil	Loofbomen	t	a	niet bedreigd
Voorjaarsspanner	loofbomen, voorkeur eik	0/+	z	niet bedreigd
Eikenprocessierups	Eik	0/+	a	niet bedreigd
Grote wintervlinder	loofbomen, voorkeur eik	0/+	a	niet bedreigd
Voorjaarsboomspanner	loofbomen en struiken	0/+	a	niet bedreigd
Donsvlinder	loofbomen en struiken	tt	a	gevoelig niet bedreigd
Voorjaarsdwergspanner	Zomereik	0/+	a	niet bedreigd
Perentak	loofbomen, voorkeur eik	0/+	a	niet bedreigd
Gewone spikkelspanner	Loofbomen	0/+	a	niet bedreigd
Plakker	loof- en naaldbomen	0/+	a	niet bedreigd
Wachtervlinder	loofbomen en struiken	0/+	a	niet bedreigd
Hyena	loofbomen en struiken	0/+	a	niet bedreigd
Groenige orvlinder	Eik	0/+	zz	bedreigd
Vroege spanner	loofbomen, voorkeur eik	tt	z	kwetsbaar niet bedreigd
Kromzitter	loofbomen en struiken	0/+	a	niet bedreigd
Piramidevlinder	loofbomen en struiken	0/+	a	niet bedreigd
Schijn-piramidevlinder	loofbomen en struiken	0/+	z	bedreigd

13.6 Bodemtypologie en rupsenvraat

13.6.1 Inleiding

De onderzoekers van Alterra hebben hun overzicht van alle bossen in Nederland gebruikt om een selectie te maken van bemonsteringsplekken die nodig is om de geografische verspreiding van rupsenvraat over de bossen van Oost-Nederland vast te stellen. Vervolgens worden de bodemprofielen op deze locaties bepaald. De Vlinderstichting heeft de bladvraat op de door Alterra aangeleverde monsterpunten bepaald, aangevuld met waarnemingen van Stichting Bargerveen. We hebben, anders dan in het oorspronkelijke plan stond, op 177 locaties de vraatscore vastgesteld, zodat we vergelijkingen kunnen maken zonder te corrigeren voor jaareffecten. In het oorspronkelijke plan was namelijk voorzien om het aantal onderzochte locaties jaarlijks uit te breiden. De scores van de bladvraat zijn reeds aanwezig, maar de bodemprofielen en monsters die de verklarende variabelen leveren zijn nog niet geanalyseerd. Tijdens de analyse en het interpreteren van de correlatieve data van de verspreiding van de rupsenvraat, zal gelijktijdig een literatuuronderzoek plaatsvinden ter ondersteuning van de interpretatie.

13.6.2 Materiaal en methoden

Selectie monsterpunten

Het steekproefschema omvatte ruim 200 punten (Fig. 14.10), ruimtelijk verdeeld over de volgende combinaties van factoren:

1) N-depositie.

Als basisbestand is de PBL-kaart voor totale N-depositie 2009 gebruikt (PBL-website). Er zijn grofweg 3 primaire regio's onderscheiden: Zuid- en Zuidwest-Drenthe (1100-2000 mol N/ha/jr), Midden-Nederland (Veluwe en Utrechtse heuvelrug; 1500-2500 mol N/ha/jr) en Oost-Brabant/Midden-Limburg (2000-4000 mol N/ha/jr), ieder met 50-60 punten. Verder zijn (clusters van) steekproefpunten aangewezen in Midden- en West-Brabant, Twente en het Rijk van Nijmegen.

2) Eikenopstanden op arme en rijke bodem.

Als basisbestand is de 4de bosstatistiek gebruikt (Clement, 2001). Hoewel samengesteld uit opstandskaarten tussen 1980 en 1983, is dit het enige landsdekkende bestand met opstandsgegevens. De opstanden met hoofdboomsoort zomereik binnen de fysisch-geografische regio hogere zandgronden (Bal & Looise 1997-2001) is in ArcGIS overlegd met de bodemkaart 1:50,000 (De Vries *et al.* 2003). De bodemcodes zijn vervolgens toegekend aan de categorieën arm en rijk, ieder in 3 categorieën volgens Bijlsma *et al.* 2010 (paragraaf 2.3) opgesteld voor het opsporen van potentiële groeiplaatsen van de Natura 2000-habitattypen Beuken-eikenbossen met hulst (9120) en Oude eikenbossen (9190). In grote lijnen worden vaaggronden en leemarme humuspodzolen beschouwd als arm (potentiëel H9190) en leemgronden, moderpodzolen, eerdgronden en lemige humuspodzolen als rijk (potentiëel H9120).

Op grond van de kaart met aan bodems gekoppelde eikenopstanden, zijn binnen de genoemde regio's opstanden geselecteerd met de volgende aanvullende criteria:

1) Binnen regio's zijn steekproefpunten geclusterd in Natura 2000-gebieden of daarbuiten, bij voorkeur in SBB-terreinen. Voor Drenthe, de Utrechts heuvelrug en de Veluwe hebben de SBB regio-ecologen Ronald Sinke, Hans Wondergem resp. Douwe Joustra aangegeven voor welke boswachterijen tenminste 2 SYHI-opnamen van de bosstructuur beschikbaar zijn en door SOVON tenminste 2 broedvogelinventarisaties zijn uitgevoerd, wat aanvullende analyses van eventuele verbanden tussen rupsenvraat en bijvoorbeeld broedvogels mogelijk maakt.

2) De steekproefpunten mogen niet te ver van wegen of doorgaande paden liggen, dit om de reis- en zoektijd zoveel mogelijk te bekorten.

Per regio of zoekgebied zijn luchtfoto's uit 2008 afgedrukt waarop de topografie, de steekproefpunten en alle bodemgecodeerde eikenopstanden als overlay zijn toegevoegd. De Amersfoort-coördinaten van de punten zijn als bestand meegeleverd voor gebruik met GPS.

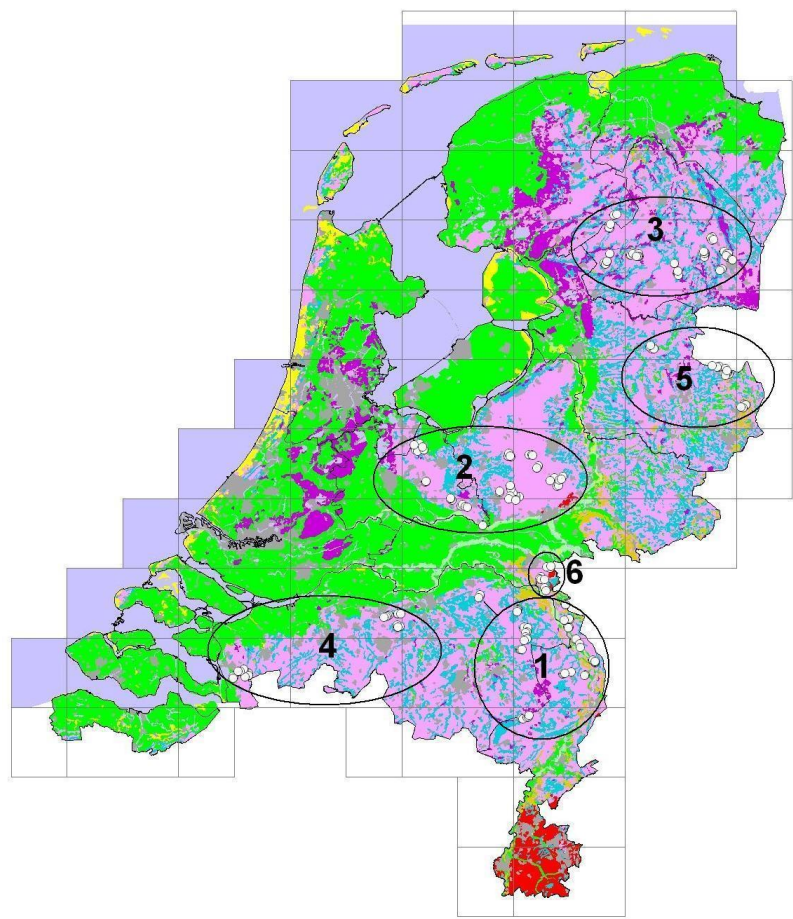


Fig. 14.10: Verdeling van steekproefpunten van het correlatief onderzoeksdeel over Nederland met de hierin onderscheiden regio's: 1. Oost-Brabant/Midden-Limburg, 2. Veluwe en Utrechtse Heuvelrug, 3. Zuid- en Zuidwest-Drenthe, 4. Midden- en West-Brabant, 5. Twente en 6. Rijk van Nijmegen. Op de achtergrond zijn de globale bodemtypen weergegeven.

Fig. 14.10: Regional distribution of sites across the Netherlands.

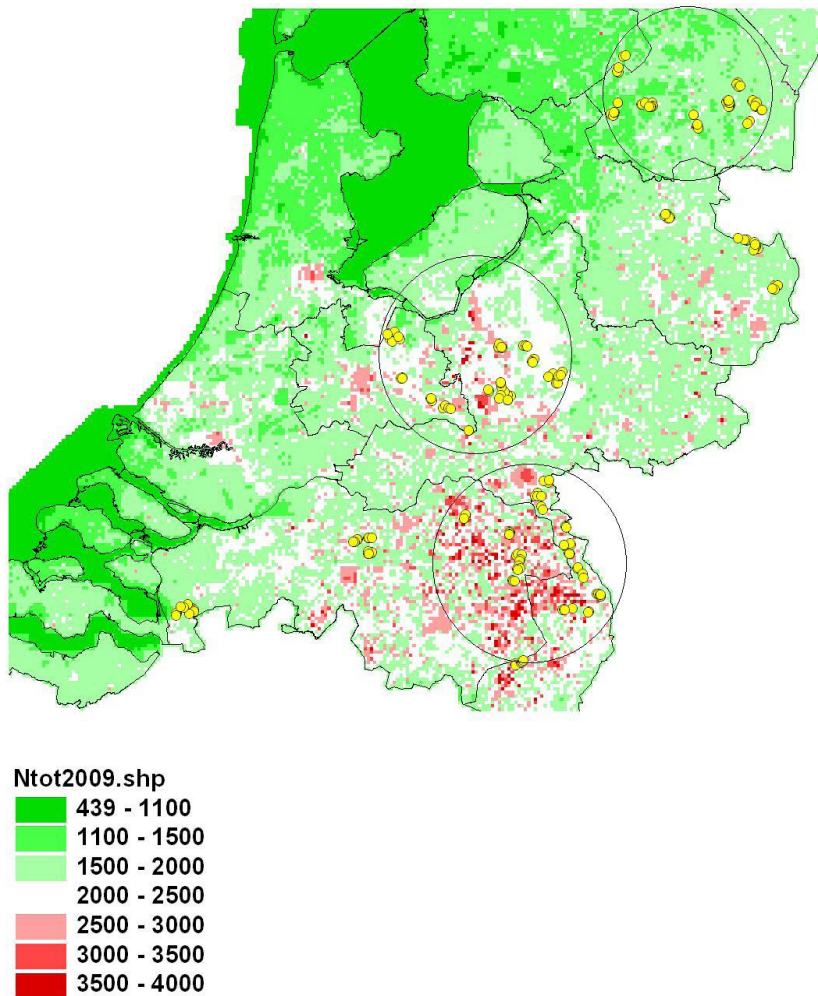


Fig. 14.11: Verdeling van steekproefpunten van het correlatief onderzoeksdeel over Nederland met op de achtergrond de gemodelleerde stikstofdepositie.

Fig. 14.11: Distribution of sites plotted on a background giving modelled values for nitrogen deposition.

13.6.3 Bodem- en humusprofielbeschrijvingen voor (een selectie) van steekproefpunten

De steekproefpunten zijn gestratificeerd naar bodem volgens de bodemkaart 1:50.000. In feite is deze kaart niet geschikt voor het beschrijven van bodems op perceelniveau. Daarom zijn 12 dagen veldwerk gebruikt voor het globaal beschrijven van de bodemopbouw (1 boring met Edelmanboor bij het steekproefpunt: dikte van horizonten, schattingen van leemgehalte en organische stofgehalte; geen Munsell-kleurcodes), tenminste in de 3 regio's Drenthe, Midden-Nederland en Oost-Brabant/Midden-Limburg. Ook het humusprofiel is globaal beschreven (dikte van F- en H-laag) op 3 plekken bij het opnamepunt. Bij het veld werk is uitgegaan van de eerder in 2011 door medewerkers van De Vlinderstichting gemarkeerde en met GPS ingemeten locaties die lokaal enigszins kunnen verschillen van het oorspronkelijke steekproefschema.

13.7 Bodemchemie en rupsenvraat

13.7.1 Case-study en correlatieve studie

Om een tot selectie van te meten variabelen te komen heeft er uitgebreid onderzoek plaatsgevonden tussen twee naburige bosgebieden die sterk verschillen in rupsenvraat ('case study'). Ook werd alleen in de case study onderzocht hoe bladchemische parameters zich ontwikkelen gedurende de bladmaturing.

Er werden voor de case study twee bosgebieden op de Zuidwest-Veluwe vergeleken, waarvan bekend is dat ze ieder jaar een groot verschil in rupsenvraat laten zien: Kernhem (veel rupsenvraat) en zes km verderop de Noord-Ginkel (weinig rupsenvraat). Kernhem is een landgoedbos op een oude bosgroeiplaats de grens tussen de Veluwe en de Gelderse Vallei, aan de voet van de stuwwal. De Noord-Ginkel ligt in de smeltwater sandr van de Zuidwest-Veluwe en de ondergrond bestaat primair uit verspoeld stuwwalmateriaal met aanvulling van dekzand. Dit gebied werd voorheen gedomineerd door heide- en stuifzanden.

In de Noord-Ginkel, waar de vraat op zomereiken laag is, worden Amerikaanse eiken wel veel door rupsen gegeten. Idealiter zouden verschillen in de bladchemie tussen de zomereiken van de Noord-Ginkel en Kernhem ook terug te vinden zijn in de vergelijking tussen de Zomereiken en Amerikaanse eiken van de Noord-Ginkel. In Kernhem is er geen verschil in bladvraat tussen Zomereiken en Amerikaanse eiken.

Op drie momenten zijn in 2011 bladmonsters genomen: juist ontluikend blad, halfweg de bladmaturing en kort voor het uitlopen van het St. Janslot (de tweede periode van het uitlopen van knoppen). Per gebied, per tijdstip, per bodemlaag en per boomsoort werd in 10-voud de bodem bemonsterd. Ook bladmonsters werden in 10-voud verzameld.

Uit alle andere locaties (zie 14.6.2) zijn er 19 gekozen waarvan ook bodem- en bladchemie zijn bepaald. De keuze van de locaties waar we bodem- en plantchemisch onderzoek hebben uitgevoerd was gebaseerd op de volgende criteria:

- 1) Verdeling over verschillende regio's in Nederland
- 2) Per regio locaties waarvan is vastgesteld dat ze een groot verschil hebben in bladvraat
- 3) Geen uitzonderlijke situaties wat betreft de bodemgesteldheid (zoals bijvoorbeeld lössbodems).

Deze dataset vormt de basis van de 'correlatieve studie'. Bodemchemie is bepaald op basis van een mengmonster van 4 deelmonsters per gebied per bodemlaag. Bladchemie is in de correlatieve studie aan de hand van 5 deelmonsters per gebied bepaald.

13.7.2 Bodemchemie

Bodemmonsters zijn verzameld van de organische laag (na verwijderen van het nog niet gefragmenteerde strooisel), de minerale grond 0-10 cm onder de organische laag en het moedermateriaal 80-100 cm onder de organische laag. Bodemmonsters werden gekoeld vervoerd en bewaard in een vriezer voor chemische analyse.

Het gehalte aan organisch bodemmateriaal werd bepaald door middel van gloeiverlies: Gehomogeniseerde grond werd in een aluminium bakje gedroogd gedurende 24 uur bij 105 °C en gewogen. Het bakje met gedroogd monster werd vervolgens verbrand bij 550 °C gedurende 4 uur in een Nabertherm verassingsoven. Gewichtsverschil na verbranding werd gebruikt als maat voor de organische inhoud (LOI).

De concentratie organische zuren werd bepaald door middel van water extractie van de bodem. 17,5 gram van gehomogeniseerde verse grond werd gemengd met 50 ml gedemineraliseerd water (MilliQ) en geschud gedurende een uur op een schudder bij 100 rpm. Bodem extracten werden verkregen met een Rhizon bodemwater sampler van 10 cm met een poriëndiameter van 0,15 µm (Rhizon SMS, Eijkelkamp, Giesbeek, Nederland) in de fles met aardemengsel en verbonden met een vacuüm glazen infuusfles. Na 12 uur werd 10 ml extract overgebracht in een 10 ml buis en opgeslagen bij 4 °C voor latere analyse van organische zuren. Organische zuren werd gemeten door de extinctie van licht bij 450 nm van het bodemwater-extract met behulp van een Perkin-Elmer spectrofotometer.

Bodem uitwisselbare voedingsstoffen en ionen werden bepaald door middel van natriumchloride extractie. 17,5 gram van de gehomogeniseerde verse grond werd gemengd met 50 ml 0,2 M NaCl oplossing en op een schudder bij 100 rpm geplaatst. Na een uur werd de pH van de oplossing gemeten met een gecombineerde pH elektrode met een Ag / AgCl interne referentie (Orion Research, Beverly, CA, USA) en een TIM800 pH meter. Bodemextracten werden verkregen met een Rhizon bodemwater sampler van 10 cm met een poriëndiameter van 0,15 µm (Rhizon SMS, Eijkelkamp, Giesbeek, Nederland) in de fles met aardemengsel en verbonden met een vacuüm glazen infuusfles. Na 12 uur werd 10 ml extract overgebracht in een 10 ml buis en na toevoeging van 0,1 ml HNO₃ (65%) ter voorkoming van metaalprecipitatie, bewaard bij 4 °C voor latere analyse van opgeloste ionen. 20 ml extract werd overgebracht in een 20 ml HDPE fles en bewaard bij -20°C voor latere analyse van NO₃, NH₄ en K.

Concentraties Ca, P, S, Li, Mg, Al, K, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Se, Sr, Cd, Sn, Ba, Pb, B, Ga, In en Tl in de water- en de zoutextracten werden gemeten door inductief gekoppelde plasma-emissiespectrometrie (IRIS Intrepid II XDL, Thermo Electron Corporation, Franklin, USA).

De concentraties van NO₃⁻ en NH₄⁺ werden bepaald met een Auto Analyser III (Bran & Luebbe, Norderstedt, Duitsland), met hydrazinesulfaat (Kamphake *et al.*, 1967) en salicylaat (Grasshoff en Johannsen 1972) respectievelijk. K werd bepaald door een Technicon Vlamfotometer (Technicon Autoanalyser Methodologie: N20b, 1966).

C- en N-gehalte werden afzonderlijk bepaald. 2 mg fijngemalen droog bodemmateriaal werd afgewogen in een tinnen cup en geanalyseerd op een CNS Elemental Analyzer, Model EA NA1500 (Carlo Erba - Thermo Fisher Scientific).

Op basis van de case-study in Kernhem en de Ginkel, is voor de overige bosgebieden uit de correlatieve studie afgezien van metingen aan fenolen en spore-elementen.

13.8 Bladchemie en rupsenvraat

Bladmonsters werden gekoeld vervoerd en bewaard in een vriezer voorafgaand aan verdere verwerking. Bladmonsters werden gedroogd bij 60 °C gedurende 48 uur, fijngemalen en droog opgeslagen voor latere analyse. Chemische samenstelling van elk monster werd bepaald door chemische destructie: 200 mg gemalen plantenmateriaal werd gedestruëerd in Teflon buizen in een Milestone magnetron, type MLS 1200 Mega na toevoeging van 4 ml HNO₃ oplossing (65%) en 1 ml H₂O₂-oplossing (30%). De resulterende oplossing werd bewaard bij 4 °C voor latere analyse. Elementsamenstelling van het destruaat werd gemeten door inductief gekoppelde plasma-emissiespectrometrie (IRIS Intrepid II XDL, Thermo Electron Corporation, Franklin, USA).

C- en N-gehalte werden afzonderlijk bepaald. 2 mg fijngemalen droog plantmateriaal werd afgewogen in een tinnen cup en geanalyseerd op een CNS Elemental Analyzer, Model EA NA1500 (Carlo Erba - Thermo Fisher Scientific).

Fenolen

Eikenbladeren werden in het veld geplukt en gekoeld (<10 °C) vervoerd en ingevroren bij -20 °C. Het bladmateriaal werd gevriesdroogd en tot analyse opgeslagen bij -20 °C. Het materiaal werd vermalen en 10 mg werd afgewogen en aan 5 ml 80% methanol in een reageerbuis toegevoegd. Het mengsel werd gehomogeniseerd m.b.v. een staafhomogenisator. De reageerbuizen werden 10 minuten geïncubeerd in een waterbad van 80 °C. De buizen werden 10 minuten gecentrifugeerd bij 5000 rpm. Van het supernatant werd 1 ml toegevoegd aan een oplossing van 2 ml natriumdodecylsulfaat (SDS) en tri-ethanolamine en 1 ml FeCl₃ in HCl-oplossing. Het mengsel werd gemengd met een vortex. De absorptie werd gemeten bij 510 nm op een spectrofotometer. Tannine (Sigma) werd gebruikt als standaard.

Bij het analyseren van de bladchemie in deze dataset is gezocht naar eigenschappen (chemische verbindingen) die geen of slechts zeer weinig overlap vertonen tussen de Zomereiken van Kernhem en de Noord-Ginkel. Omdat het verschil in vraat groot is, verwachtten we ook een groot verschil in chemische samenstelling van het blad, wat gereflecteerd moet worden door de potentiële verklarende factoren.

13.9 Veldexperimenten met minerale aanrijking van de bodem

13.9.1 Bemestingsexperiment

In verschillende regio's in Nederland werden drie locaties geselecteerd die in bodem en vegetatie zoveel mogelijk overeenkomen. Alle drie locaties worden gekenmerkt door een droge bodem van verstoven stuwwalmateriaal en dekzand. Op alle drie locaties is zomereik een belangrijke soort in de opstand, in het Mantingerzand zelfs de dominante boomsoort. Locatie Huis ter heide (figuren 1 en 2) is gelegen in het bosgebied Huis ter Heide (gemeente Loon op Zand, ten Noorden van Tilburg). Locatie Mantingerzand (figuren 3 en 4) is gelegen in het oude eikenbos op de stuifduinen ten Noorden van het stuifzandje bij Mantinge in Drenthe. Locatie Roekel (figuren 5 en 6) is gelegen in het Roekelse bos bij Otterlo op de ZW-Veluwe. De gevolgde methodologie bij de experimenten volgen de BACI-opzet (Before-After-Control-Impact) wat betreft de bodemchemie. Voor de bladchemie zijn alleen controleplots voorhanden, omdat het moment waarop het blad verzameld wordt, doorslaggevend is voor het resultaat van de uiteindelijke evaluatie.

Op zo kort mogelijke afstand van elkaar werden op iedere locatie drie proefvlakken van 20 bij 20 meter uitgezet (zie figuren 2, 4, 5 en tab. 1). Op Locatie Roekel hebben de proefvlakken afwijkende (grotere) maten, zie hiervoor figuur 6. Per locatie en proefvlak bevonden zich tenminste 10 eikenbomen. Elk proefvlak Voorafgaand aan de bekalking werden binnen ieder proefvlak op vijf plaatsen (zie figuur 7 voor Huis ter heide en Mantinge en figuur 8 voor Roekel) bodemmonsters genomen van twee of drie bodemlagen:

- (1) de FH laag kwantitatief met een bodemring, waarbij het aantal steken dat nodig was om voldoende materiaal te krijgen in het veld werd bepaald aan de hand van de dikte van FH laag (Huis ter Heide tab. 2, Mantinge op alle plekken 1 steek),
- (2) de minerale bodem op 0-10 cm onder de FH-laag d.m.v. bodemring,
- (3) en de minerale bodem op 80-100 cm diepte d.m.v. een grondboor.

Alleen op locatie Huis ter Heide is de bodem op 80-100 cm diepte niet bemonsterd i.v.m. een te losse zandlaag; dieper dan 60 cm was niet bereikbaar met grondboor. Op locaties Mantinge en Roekel is de bodem op 80-100 cm diepte bemonsterd op 3 van de 5 monsterpunten per proefvlak, in verband met de geringe variatie tussen monsters op deze diepte in eerder onderzoek. Op locatie Roekel is de FH-laag alleen kwalitatief bemonsterd. Locatie Huis ter Heide werd gedaan in oktober 2012, locatie Mantingerzand in november 2012 en locatie Roekel in mei/juni 2012. De genomen bodemmonsters liggen bij -20°C opgeslagen bij Stichting Bargerveen in Nijmegen (voor de gebruikte codes zie tab. 3).

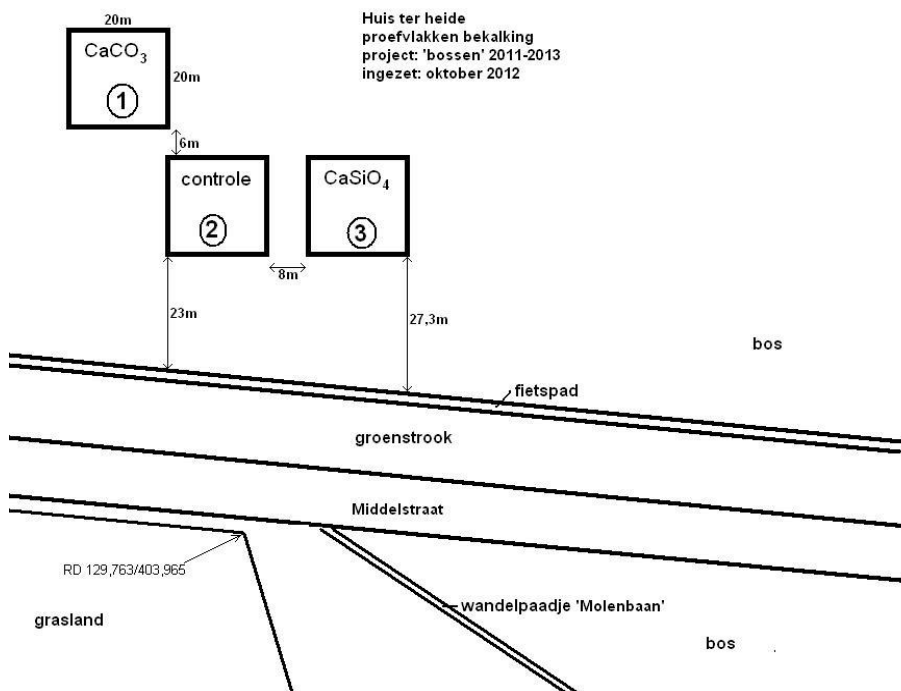
Per gebied dient één proefvlak als controle. Eén proefvlak werd bekalkt met CaCO_3 ofwel kalk ('Emkal', poeder, leverancier: Sibelco/Ankerpoort) en één proefvlak werd bekalkt met CaSiO_4 ofwel Wollastoniet ('Calciflux', poeder, leverancier: Sibelco/Ankerpoort) om het effect van calcium te kunnen scheiden van het pH effect wat optreedt bij bemesting met CaCO_3 . CaCO_3

werd op de bodem van het proefvlak handmatig uitgestrooid met een dichtheid van 300 gram per m² (3 ton / ha). CaSiO₄ werd op gelijke wijze aangebracht in een dichtheid van 352 gram per m², (het molair equivalent voor Ca). Zodoende is op beide behandelde proefvlakken dezelfde hoeveelheid Calcium aangebracht.

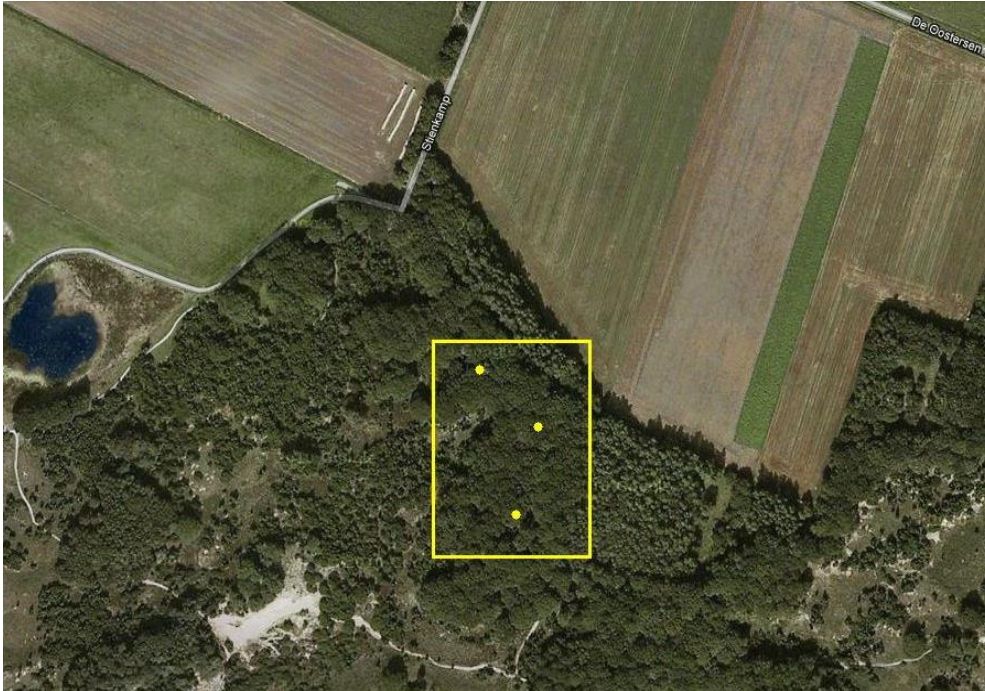
De proefvlakken werden op de vier hoekpunten gemarkeerd d.m.v. een rondhouten paal (diameter 6 cm), die tot ongeveer 30 cm boven de bodem werd geplaatst.



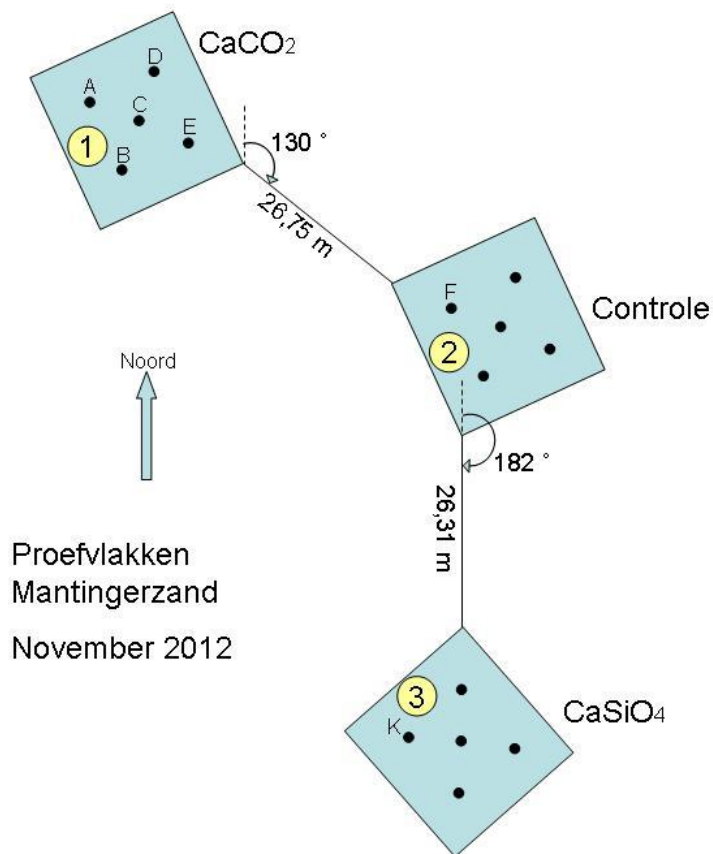
Figuur 1. Locatie Huis ter Heide, luchtfoto.



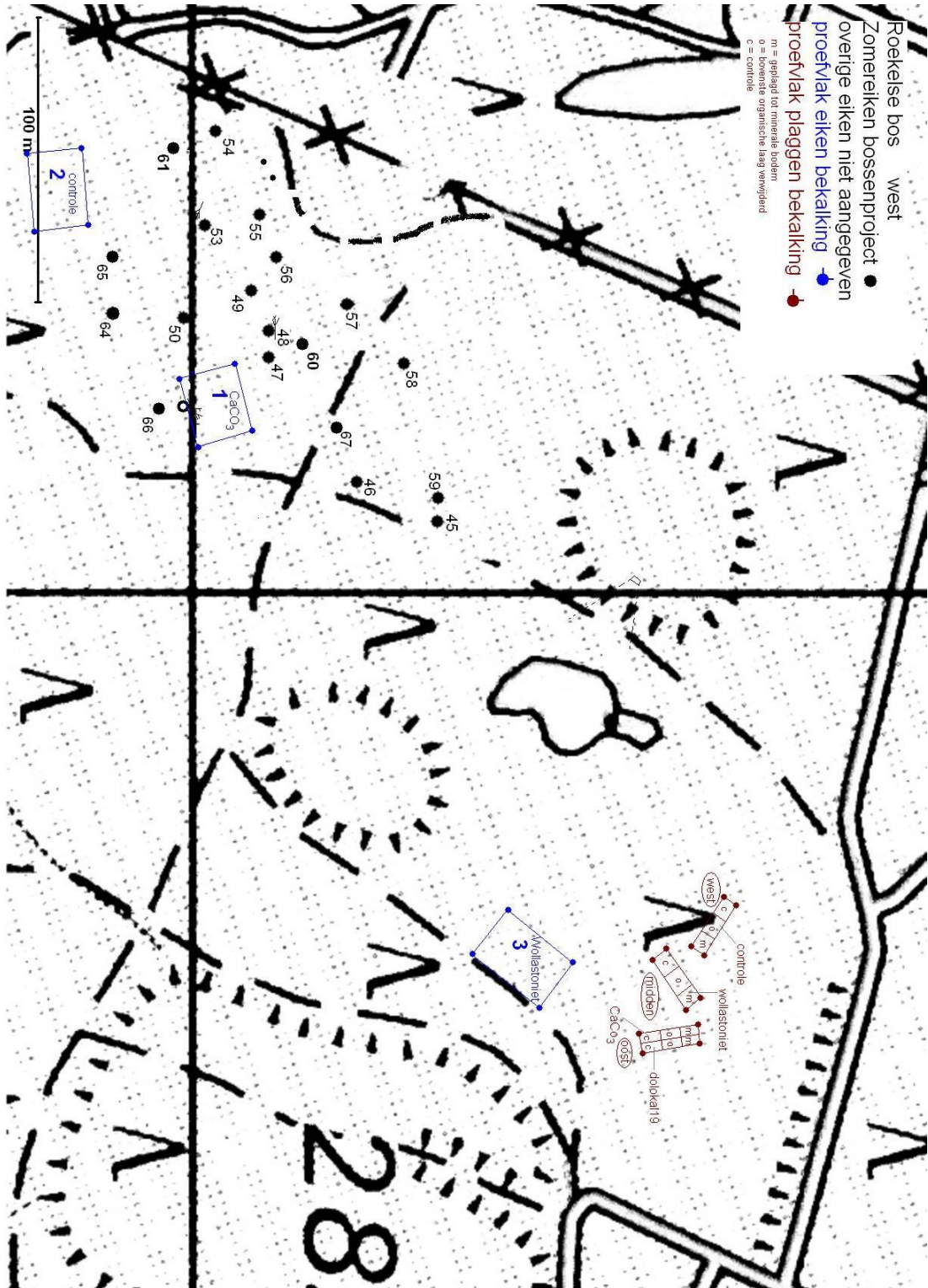
Figuur 2. Locatie Huis ter Heide, veldschets, corresponderend met markering in figuur 1.



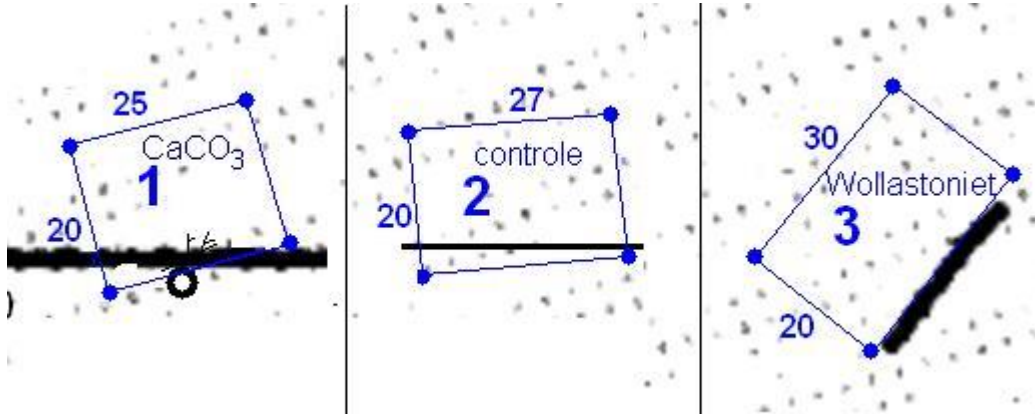
Figuur 3. Locatie Mantingerzand, luchtfoto.



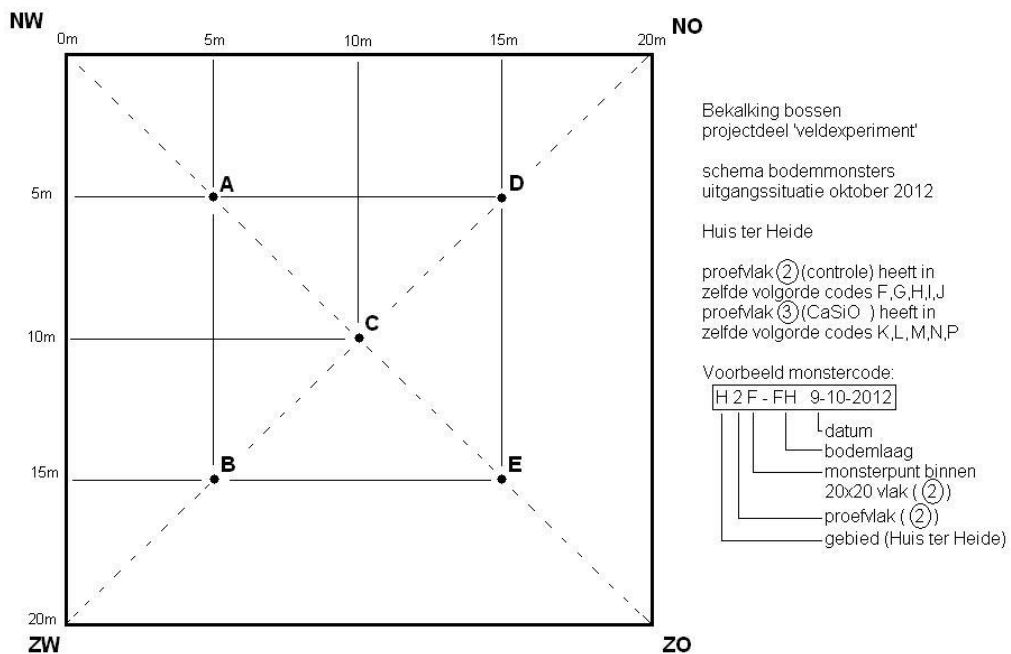
Figuur 4. Locatie Mantingerzand, veldschets, overeenkomend met markering in figuur 3.



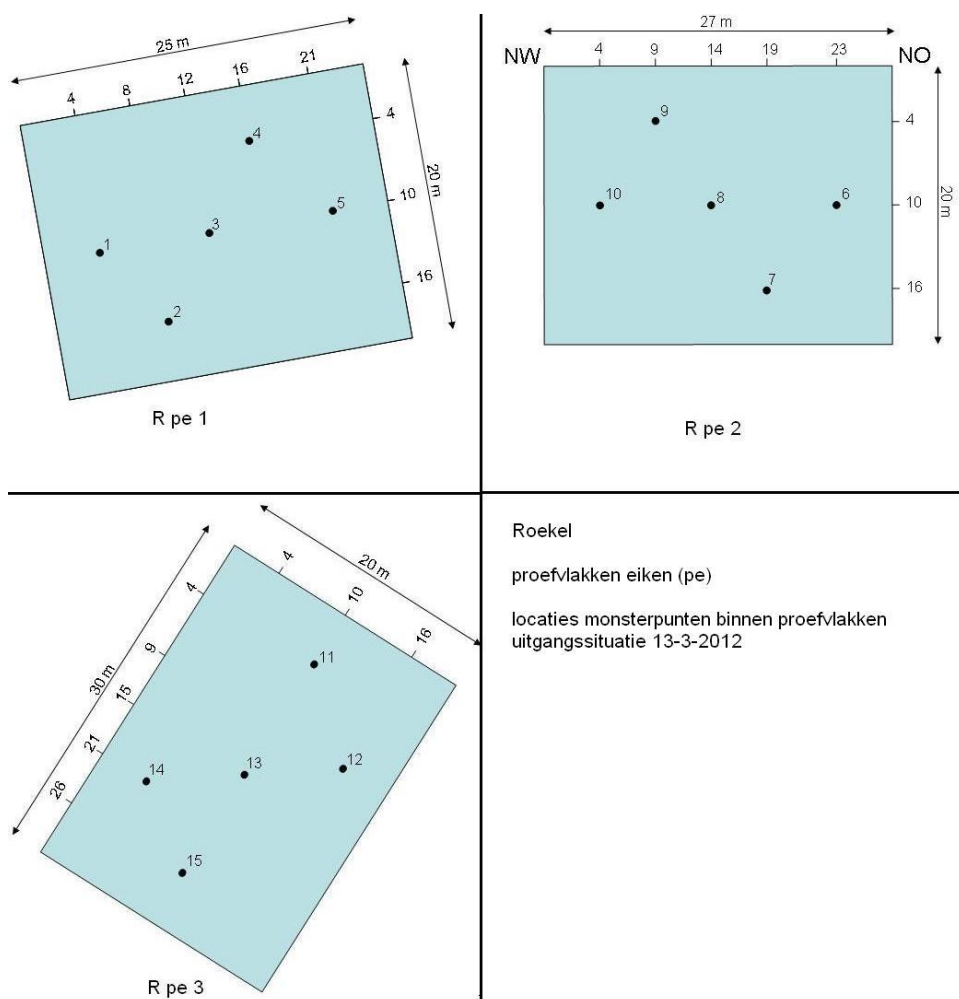
Figuur 5. Locatie Roekel, deel van stafkaart. Het kruispunt van kilometerhokken betreft 179 / 455.



Figuur 6. Locatie Roekel, uitsnedes stafkaart.



Figuur 7. Bemonsteringsschema proefvlakken veldexperiment, locaties Huis ter Heide en Mantinge.



Figuur 8. Bemonsteringsschema proefvlakken veldexperiment, locatie Roekel.
 Afwijkingen: (1) R pe 2 6 op coördinaat 11-23 (i.p.v. 10-23 i.v.m. boom-
 kluit); (2) R pe 2 8 op coördinaat 11-13 (i.p.v. 10-14 i.v.m. kuil achter boom-
 kluit).

Tabel 1. Amersfoort-coördinaten op centrum van proefvlak; gemeten met GPS (nauwkeurigheid ongeveer 10 meter).

Proefvlak Mantingerzand 1: 237,771 / 534,441
 Proefvlak Mantingerzand 2: 237,816 / 534,407
 Proefvlak Mantingerzand 3: 237,800 / 534,356
 Proefvlak Roekel pe 1: 178,980 / 455,011
 Proefvlak Roekel pe 2: 178,860 / 454,951
 Proefvlak Roekel pe 3: 179,127 / 455,110
 Proefvlak Huis ter Heide 1: 129,716 / 404,043
 Proefvlak Huis ter Heide 2: 129,740 / 404,020
 Proefvlak Huis ter Heide 3: 129,767 / 404,024

Tabel 2. Aantal steken met bodemring per monsterpunt van de FH-laag, locatie Huis ter Heide.

Monsterpunt	Aantal steken	Monsterpunt	Aantal steken	Monsterpunt	Aantal steken
A	2	F	2	K	3
B	2	G	1	L	4
C	2	H	2	M	2
D	2	I	3	N	3
E	3	J	2	P	2

Tabel 3. Codes bodemmonsters in opslag

Voorbeeld: R pe 3 14 org

R = Roekelse bos

pe = proefvlak eiken

3 = nummer proefvlak

14 = nummer monsterpunt

org = organische laag

13.9.2 Bemestingsexperiment in combinatie met plaggen

Eind maart – begin april 2011 werden drie proefvlakken uitgezet in het Roekelse Bos bij Otterlo op de ZW-Veluwe, in kilometerhok 179-455 (zie figuur 5). De proefvlakken zijn gelegen in een perceel met voornamelijk ruim 100 jaar oude grove dennen, die hun oorsprong hebben in spontane opslag op een stuifzandvlakte. De eiken zijn onderstandig aan de dennen en zijn ook het resultaat van spontane opslag. De vegetatie op de bosbodem bestaat uit een afwisselend patroon van blauwe bosbes en bochtige smele. Binnen de proefvlakken bevinden zich geen bomen of struiken.

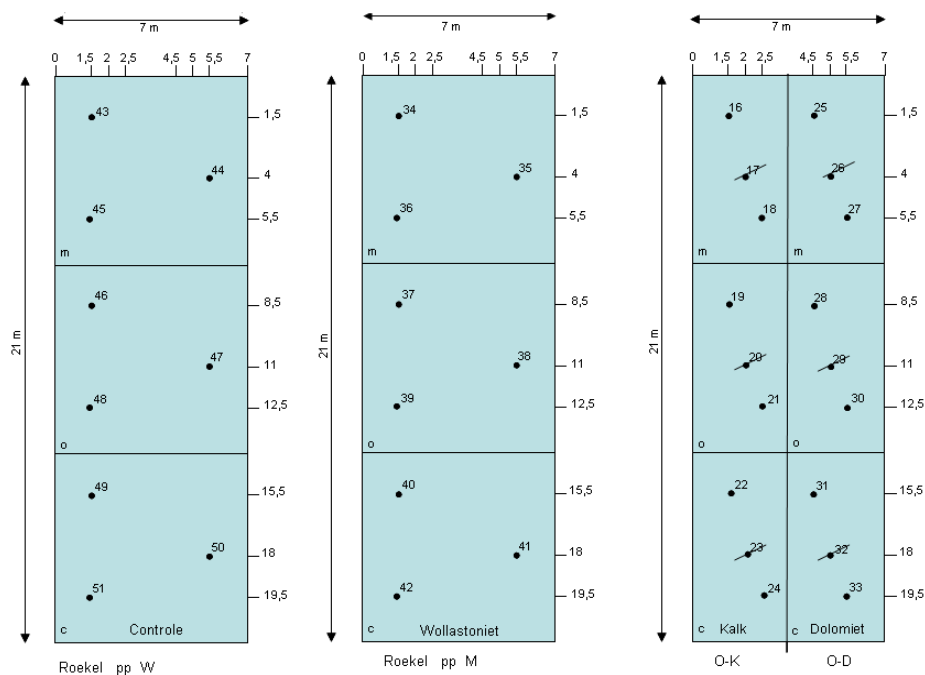
De drie proefvlakken zijn genoemd 'oost', 'midden' en 'west' (zie figuur 5). De afmetingen zijn voor ieder proefvlak 21 bij 7 meter. De drie proefvlakken zijn op de vier hoekpunten gemarkeerd d.m.v. rondhouten palen (diameter 6 cm). Ieder proefvlak is verdeeld in drie delen 'controle' (c), 'organisch' (o) en 'mineraal' (m) (figuur 9). Op het controle-deel zijn geen plagwerkzaamheden uitgevoerd. Van het proefvlak-deel 'organisch' is de vegetatielaag met oppervlakkige wortels en de F-laag verwijderd. De meer amorfe humuslaag hieronder, de H-laag, is niet verwijderd. De hoeveelheid verwijderd en gedroogd bodemmateriaal bedroeg gemiddeld 5,14 kg/m² (n=3, SD=2,60 kg/m²).

Van het proefvlak-deel 'mineraal' is de vegetatie en de gehele FH-laag tot op de grens met de minerale bodem verwijderd. De hoeveelheid verwijderd en gedroogd bodemmateriaal bedroeg gemiddeld 23,4 kg/m² (n=3, SD=12,0 kg/m²).

Proefvlak 'oost' werd verdeeld in een oostelijke helft en een westelijke helft (zie figuur 9); deze onderverdeling is in het veld niet gemarkeerd.

Voorafgaand aan de bekalking werden binnen ieder proefvlak op 9 ('oost' en 'midden') of 12 ('west') plaatsen (zie figuur 9 en tabel 4) bodemmonsters genomen van de FH-laag en de minerale ondergrond op 0-10 cm onder de FH-laag. De FH-laag werd kwantitatief bemonsterd d.m.v. een bekend aantal steken (zie tabel 4) met een bodemring met een inwendige diameter van 56 mm (waarbij de gehele FH-laag van bodemoppervlak tot aan de grens met de minerale ondergrond evenredig is bemonsterd. De minerale bodem op 0-10 cm onder de FH-laag werd bemonsterd d.m.v. een bodemring, waarbij eveneens de gehele kolom materiaal van 0 tot 10 cm diepte onder de FH-laag werd verzameld. De monsters in proefvlak 'oost' zijn niet verzameld met een bodemring, maar met een profielsteker; hierdoor zijn de bodemmonsters van proefvlak 'oost' niet te herleiden naar oppervlak bodem. Alle monsters zijn ingevroren bij Stichting Bargerveen bij -20 gr C. Een voorbeeld van de gebruikte codes is gegeven in tabel 5.

In mei/juni 2012 werden op de proefvlakken 'oost' en 'midden' verschillende kalk-producten aangebracht. Proefvlak 'west' dient als controle (en alléén plaggen). De westelijke helft van proefvlak 'oost' werd bekalkt met CaCO₃ ofwel kalk ('Emkal', poeder, leverancier: Sibelco/Ankerpoort) en de oostelijke helft van proefvlak 'oost' werd bekalkt met dolomiet ('Dolokal Supra', poeder, leverancier: Sibelco/Ankerpoort) 300 gram/m². Proefvlak 'midden' werd bekalkt met CaSiO₄ ofwel Wollastoniet ('Calciflux', poeder, leverancier: Sibelco/Ankerpoort) 352 gram per m², (het molair equivalent van Emkal voor het element Ca). Alle producten werden handmatig in het veld verspreid.



Figuur 9. Verdeling van de punten voor grondmonsters over de proefvlakken. Van onder naar boven: geplagd tot op minerale bodem, toplaag verwijderd en controle.

Tabel 4. Aantal steken per monsterpunt FH laag. Streepjes geven aan dat de monsternamen niet mogelijk was (er was geplagd tot op de minerale laag en de gehele FH laag was dus verwijderd). De vraagtekens wijzen op monsters die semi-kwantitatief met een humushapper zijn genomen.

Monsterpunt	Aantal steken	Monsterpunt	Aantal steken	Monsterpunt	Aantal steken	Monsterpunt	Aantal steken
16	-	25	-	34	-	43	-
18	-	27	-	35	-	44	-
19	?	28	?	36	-	45	-
21	?	30	?	37	4	46	5
22	?	31	?	38	4	47	6
24	?	33	?	39	4	48	6
				40	2	49	3
				41	2	50	2
				42	2	51	2

Tabel 5. Codering van de bodemonsters in de opslag.

Codes bodemonsters

Voorbeeld: R pp O-D o 28 org

R = Roekelse bos

pp = proefvlak plaggen

O-D = proefvlak Oost – Dolomiet

o = proefvlak-deel waarvan bovenste organische laag verwijderd is

28 = nummer monsterpunt

org = organische laag