

# Bladluizen in granen

*Ir. R. Rabbinge – Vakgroep theoretische teeltkunde van de Landbouw-Hogeschool te Wageningen*

Gedurende de laatste 10 jaar zijn bladluizen in granen telkenmale de oorzaak geweest van behoorlijke oogstdaling en komt bestrijding van deze schadeverwekkers steeds veelvuldiger voor. In dit artikel willen we ingaan op de populatiedynamica van de belangrijkste soorten en willen we de relatie van de luizen met hun gastheer en natuurlijke vijanden beschrijven om ten slotte enige aanwijzingen te geven voor bestrijding van deze schadeverwekker.

In West-Europa komen gewoonlijk drie soorten bladluizen in granen en grassen voor. In afnemende orde van belangrijkheid zijn dit de grote graanluis (*Sitobion avenae* (F.)), de roosgrasluis (*Metopolophium dirhodum* (Walk)) en de vogelkersluis (*Rhopalosiphum padi* (L.)). Drie andere soorten komen veelvuldig voor, vooral in grassen: *Sitobion fragariae* (Wlk.), *Metopolophium festucea* (Theob.) en *Rhopalosiphum insertum* (Wlk.). Deze luizen komen in alle granen voor en hebben met name in tarwe aanleiding gegeven tot bestrijdingsmaatregelen. De relatieve veelvuldigheid van de soorten is in diverse delen van de wereld verschillend. Zo is de grote graanluis in West-Europa gedurende de laatste jaren de belangrijkste plaag in wintertarwe geweest, maar was in Zuid-Amerika de roosgrasluis de belangrijkste dierlijke schadeveroorzaker in granen terwijl de vogelkersluis in Finland in granen domineert. Ook mais wordt door de laatstgenoemde soort veelvuldig bezocht en kan aanleiding geven tot schade hoewel *Rhopalosiphum maidis* op dit gewas een belangrijker schadeverwekker is. Van de andere op granen voorkomende bladluizen moet ook *Schizaphis graminum* genoemd worden. Deze soort komt in vele landen voor en is waarschijnlijk één van de belangrijkste en meest verspreide graanluizen. De bovengenoemde graanluizen zijn eigenlijk pas sedert kort echt belangrijk geworden. Wel duiken in literatuur aanduidingen van hoge luizendichtheden op in 1797 en 1845 (Curtis, 1845), maar bladluizen in granen worden pas vanaf 1950 een plaag genoemd. In de vijftiger jaren wordt het belang van luizen als overdrager van virussen gesignaleerd en wordt het gerste-vergelingsvirus onderkend. Tot 1968 werden zeer weinig studies over aantallen luizen in granen verricht, alleen in Finland worden hoge aantallen vogelkersluis (*Rhopalosiphum padi*) in tarwe genoemd, (Rautapää 1977). Sedertdien zijn bladluizen vrijwel steeds op één of meerdere plaatsen in West-Europa belangrijke plaagverwekkers in granen geweest. In Nederland zijn graanluizen (grote graanluis en roosgrasluis) gedurende de laatste 3 jaren de belangrijkste oorzaak van oogstderving in de tarweteelt geweest.

Deze landelijke en internationale toenemende betekenis heeft, zoals bijna vanzelf spreekt, aanleiding gegeven tot de veronderstelling dat de veranderingen in

de tarweteelt gedurende de laatste 10 jaar daarvoor de belangrijkste oorzaak zijn. Hoewel een sluitend bewijs daarover ontbreekt bestaan er aanwijzingen in India (Chadhorry, 1968) en Engeland en West-Duitsland (Kolbe, 1973 en Potts en Vickerman, 1974) dat de toename van het aantal luizen mede wordt veroorzaakt door de toename van bespuiten tegen graanziekten en de op grote schaal toegepaste chemische onkruidverdelging.

De variatie in jaarlijkse aantallen en de wisselende dominantie van de verschillende soorten hebben aanleiding gegeven tot uitgebreide speculaties. Sommige auteurs (Vickerman 1977, Robert en Dedrijver 1977) wijten dit verschijnsel aan het weer. Een zacht voorjaar zou roofvijanden grotere ontwikkelingsmogelijkheden bieden en daarmee de kans op explosie van de luizenpopulatie verminderen. Het speculatieve karakter van deze beschouwingen blijkt bij een analyse van de feitelijke cijfers; in minder dan 50 % van de gevallen komt deze uitspraak uit.

## Biologie van graanluizen

### Levenscyclus en overwintering

Ten einde de omvang van dit artikel te beperken zullen alleen de grote graanluis, de roosgrasluis en de vogelkersluis worden besproken. De levenscyclus van deze luizen en hun waardplant-voorkeur kan erg sterk verschillen. De roosgrasluis en de vogelkersluis wisselen van waardplant, de grote graanluis (*S. avenae*) daarentegen brengt het hele jaar door op grassen of granen (zie fig. 1).

Vrijwel alle luizen vertonen een voorkeur voor een bepaald deel van de waardplant. Zo heeft de grote graanluis een duidelijke voorkeur voor de aar van grassen en granen, maar zijn er andere luizen die de voorkeur geven aan de wortel, de stengel of andere plantedelen. De verschillende vormen waarin de grote graanluis zich voordoet zijn allen te vinden op de bladeren, de stengel en de aar van grassen en granen. De overwintering vindt plaats als ei, waaruit in het voorjaar via 4 larvale stadia de fundatrices of stammoeders ontstaan. Na één generatie ontstaan gevleugelde emigranten, die andere grassen of eventueel granen bezetten. Daar ontwikkelen zich één of meerdere vleugelloze generaties die na verloop van tijd overgaan, eind zomer of najaar, in gevleugelden welke wederom emigreren en op de volgende waardplant (wederom grassen of granen) sexuele nakomelingen produceren. Deze sexuele generatie van mannetjes en vrouwtjes produceren de

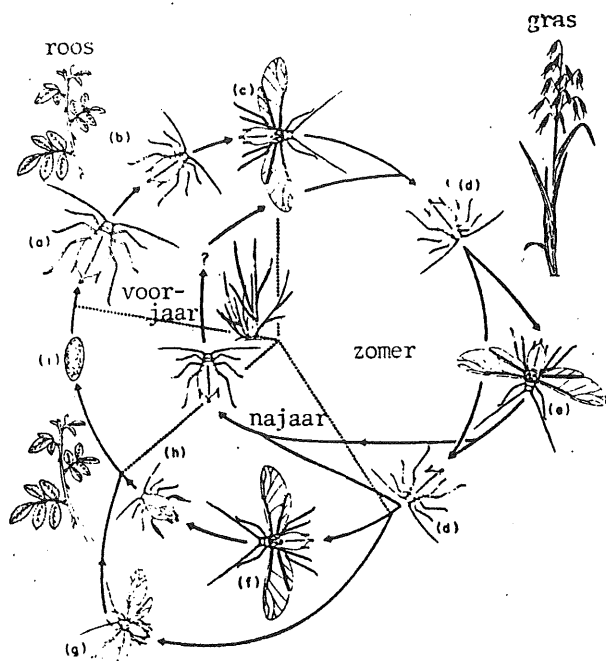


Fig. 1 Levenscyclus van de roosgrasluis, *Metopolophium dirhodum*. (a, stammoeder (fundatrix); b, vleugelloze luizen op roos; c, emigrant; d, vleugelloze ♀♀; e, gevleugelde ♀♀; f, vrouwtje dat naar winterwaard emigreert; g, vrouwtje; h, mannetje en i, ei)

overwinterende eieren. Slechts één van de vele generaties, juist voor de winter, omvat mannetjes, het overige deel van de hele cyclus is een volledige vrouwelijke aangelegenheid.

Bij de roosgrasluis vindt wel waardplantwisseling plaats (zie fig. 2). De overwintering als ei vindt plaats op roos of als volwassene op gras. In het voorjaar ontstaan de fundatrices waaruit na 2 generaties weer gevleugelde emigranten ontstaan die naar grassen en granen vliegen. In de zomerperiode worden meerdere generaties op grassen en granen gevonden, vrijwel uitsluitend op de bladeren, waarna in de herfst de seksuele vormen ontstaan die hun eieren afzetten op de rozen.

De vogelkersluis heeft eenzelfde cyclus, maar heeft een andere winterwaard, de vogelkers. De overwintering vindt zowel als ei op vogelkers (*Prunus padus*), als aparte seksuele vorm op grassen, plaats. Deze luizen worden zowel op het blad, de stengel als de aar aangetroffen (zie fig. 3).

De verschillende wijzen van overwintering, de vele verschijningsvormen van de luizen en de talloze wisselingen van waardplant maken een kwantitatieve beschrijving van de totale levenscyclus onmogelijk. Landbouwkundigen concentreren zich daarom volledig op de fase waarin de luizen voor de graangewassen van belang zijn.

De effecten van daglengte en temperatuur op het ontstaan van seksuele vormen en op de vleugelvorming zijn veel onderzocht. Ook het effect van voedselconditie op deze processen werd door velen bestudeerd, maar sluitende verklaringen voor het optreden van seksuele vormen en vleugelvorming ontbreken. Bij de grote graanluis komen ook nog kleurvariëteiten voor en dit is van grote betekenis, daar de neiging om tot vleugelvorming over te gaan bij de diverse kleurvarië-

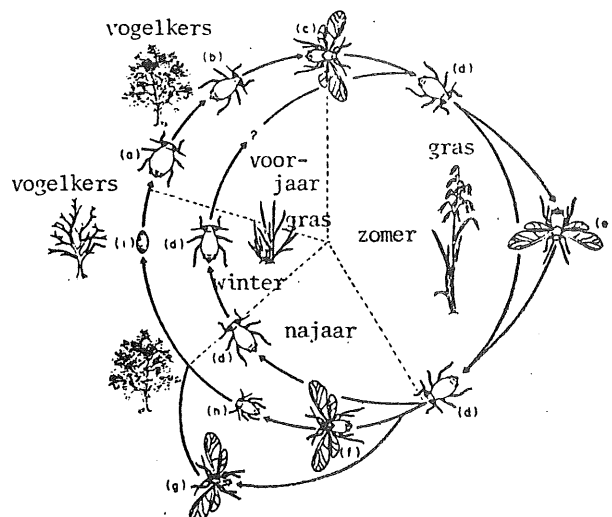


Fig. 2 Levenscyclus van de vogelkersluis, *Rhopalosiphum padi*. (a, stammoeder (fundatrix); b, vleugelloze luizen op roos; c, emigrant; d, vleugelloze ♀♀; e, gevleugelde ♀♀; f, vrouwtje dat naar winterwaard emigreert; g, vrouwtje; h, mannetje en i, ei)

teiten verschilt (Ankersmit et al. in prep.). De eigenschappen van de verschillende stadia en vormen zijn sterk verschillend. Zo is de reproductie van de seksuele vormen aanmerkelijk lager dan van de niet-seksuele vormen en is de temperatuurgevoeligheid van de verschillende vormen ook sterk verschillend.

#### Kolonisatie van de granen

Hoewel er veel bekend is over de veranderingen in de tijd van aantal luizen in de lucht door intensieve waarnemingen met zuigevallen en gele vangbakken, is er minder bekend van de trek (migratie) van graanluizen. Als gevolg van de relatieve onaantrekkelijkheid van de gele vangbakken voor graanluizen en de grote aantallen verschillende typen andere vallen (zuigevallen, kleefvallen, vangbakken) is er vrijwel niets te zeggen over de omvang van de luizenvluchten. Nog moeilijker is het, iets te zeggen over de herkomst van rondtrekkende luizen, zelfs als een uitgebreid net van zuigevallen wordt gebruikt. Zo is het in Noord-Amerika niet duidelijk of uitbarstingen van luizenpopulaties worden veroorzaakt door lokaal ontwikkelde luizen of door luizen die uit het zuiden komen vliegen (Kierchhefer et al. 1974). Er is aangetoond dat luizen, en ook graanluizen, gebruik kunnen maken van dunne stromen van snelbewegende lucht (jet-streams) om zich vele honderden kilometers te verplaatsen. Ook in Europa zijn deze lange afstandstransporten van bladluizen aangetoond. In hoeverre deze migranten een belangrijke rol spelen bij de kolonisatie van de granen is ook in West-Europa een open vraag. De rol die de plaatselijk ontwikkelde luizen hierbij spelen is eveneens onduidelijk. De enige betrouwbare methode om het begin van de opbloei van de luizenpopulatie in de graanvelden na te gaan is het waarnemen van luizen in de betrokken velden. Wellicht biedt het zuigevallen-onderzoek in de nabije toekomst perspectief voor het aangeven van het moment waarop met waarnemen moet worden begonnen. Volledige vervanging van veldwaarnemingen lijkt evenwel onmogelijk.

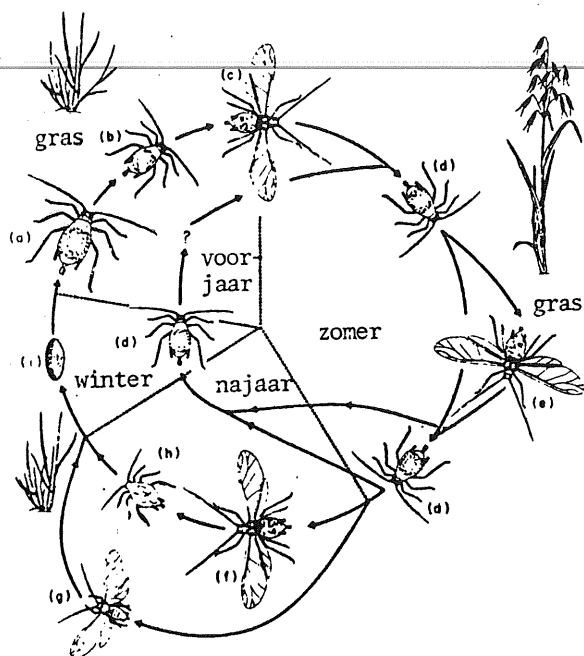


Fig. 3 Levenscyclus van de grote graanluis, *Sitobion avenae*. (a, stammoeder (fundatrix); b, vleugelloze luizen op roos; c, emigrant; d, vleugelloze ♀♀; e, gevleugelde ♀♀; f, vrouwtje dat naar winterwaard emigreert; g, vrouwtje; h, mannetje en i, ei)

#### Het weer

Temperatuur heeft een duidelijk effect op de toename van graanluizen. Bij temperaturen tussen 10 en 20°C neemt de reproductie van de grote graanluis, de roosgrasluis en de vogelkersluis toe (Dean, 1974). De optimale temperatuur voor reproductie en ontwikkeling ligt bij de grote graanluis en de roosgrasluis bij 20°C; bijgevolg is ook de populatiegroei bij die temperatuur het hoogst. De vogelkersluis heeft een optimale temperatuur voor de populatie-ontwikkeling van 25°C. Bij hogere temperaturen neemt de reproductie af en neemt de sterfte sterk toe. Toch is het niet zo dat de luizen als gevolg van hoge temperaturen plotseling verdwijnen. De warme zomer van 1976 toonde wel aan dat graanluizen deze bijzonder hete condities kunnen verdragen. Aangezien ook de waardplant en de natuurlijke vijanden door de temperatuurcondities worden beïnvloed is het onmogelijk om conclusies te trekken over de aard en mate waarin graanluizenpopulaties zich zullen ontwikkelen als alleen de temperatuursomstandigheden bekend zijn. Het effect van lage temperaturen op de luizen is ook onduidelijk. Lage temperaturen kunnen de ontwikkeling vertragen en de sterfte gedurende de ontwikkeling vergroten waardoor er aan het begin van het seizoen zeer geringe aantallen volwassen luizen voorkomen. Een ander effect van lage temperatuur is de rem die wordt gezet op vertrek van gevleugelde volwassenen. Lage temperaturen in de periode waarin emigratie gaat optreden beletten de vlucht en maken dat de volwassenen toch nog een extra generatie afzetten.

#### Waardplanten

Het ras en de soort plant waar de graanluizen hun ont-

wikkeling op doormaken lijkt beslissend voor de vruchtbaarheid van de volwassenen (Lowe, 1978). Deze in het laboratorium verzamelde gegevens lijken in strijd met de gegevens die uit het veld afkomstig zijn. Zo blijkt de grote graanluis in het laboratorium veel reproductiever op gerst dan op tarwe, maar is ze in het veld veel algemener op wintertarwe. Rasverschillen in wintertarwe werden aangetoond door Lowe (1978) en Latteur (1976) en hoewel deze verschillen zich voordeden bij lage aantallen luizen en daarmee hun waarde wat vermindert, is er toch voldoende aanleiding om daaraan in veredelingsprogramma's enige aandacht te schenken.

#### Cultuur- en teeltmaatregelen

Gedurende de afgelopen jaren heeft een drastische wijziging plaatsgevonden van de teelt van granen. Grotere kennis over zaaibed-bereiding en zaaitijdstippen hebben het de teler mogelijk gemaakt tijdig en op juiste wijze het zaaibed klaar te maken en het zaaien, van een op de grondsoort afgestemde hoeveelheid zaaizaad zo vroeg mogelijk te doen. Deze vroege zaai heeft een duidelijke invloed op de virusoverdracht in granen (Plumb, 1971). Na de winter vindt de stikstofgift doorgaans in twee keer en soms in drie keer plaats. Vooral de laatste gift (rond de bloei) zal invloed hebben op de aantrekkelijkheid van het gewas voor luizen, daar vleugelvorming bij voldoende stikstof in het phloëmsap wordt onderdrukt en reproductie en ontwikkelingssnelheid worden gestimuleerd (Vereijken 1979, Watt 1979).

De laatste jaren worden onkruidverdelgers, groeiregulatoren en fungiciden steeds algemener in de tarweteelt. Sommige onkruidverdelgers zoals 2.4 D hebben een negatief effect op de roofvijanden en bevorderen levensduur en vruchtbaarheid van de luizen. Een langjarig onderzoek naar de aanwezigheid van polyfage roofvijanden op tarwevelden toont aan dat er een duidelijke vermindering van deze roofvijanden plaatsvindt op velden die regelmatig met onkruidverdelgers en fungiciden worden behandeld (Vickerman, 1974). Over de gevolgen voor de luizenpopulatie kan men slechts gissen.

#### Populatiedynamica van de graanluizen

Voor het bestuderen van het aantalsverloop van graanluizen in het veld is een goede bemonsterings- en waarnemingstechniek een eerste vereiste. De meest gehanteerde waarnemingsmethoden zijn: rijtellingen (30 cm per rij), (Dean, 1973), kooien waarin populaties worden gevolgd (Jones, 1972), halmtellingen, (Rabbinge et al. 1979) en zuigapparaten (Potts en Vickerman, 1974). De betrouwbaarheid van de vangmethoden is twijfelachtig en daarom dient voor goede kwalitatieve beschouwingen de voorkeur te worden gegeven aan de tijdrovende tellingen. Bij deze tellingen kan een zogenaamd sequentieel schema worden gehanteerd, waarbij doorgedaan wordt met waarnemen tot het moment waarop een betrouwbaarheid van 10% van het gemiddelde is bereikt. In het begin van het seizoen moeten dan veelal meer dan 1000 halmen per veld worden bekeken.

De aantallen luizen verschillen van jaar tot jaar aanzienlijk. Ook de dominantie van de verschillende soorten kan van jaar tot jaar en van veld tot veld verschillen. Toch is de grote graanluis gedurende de afgelopen jaren in Nederland steeds het talrijkst geweest. Alleen in 1979 werd deze dominantie doorbroken door de roosgrasluis. Met name in het westen van het land werden toen zeer grote aantallen roosgrasluizen in de wintergranen aangetroffen, de grote graanluis bereikte in dat jaar niet zulke hoge aantallen. De eerste luizen worden in wintertarwe gewoonlijk in mei gevonden en een gestage opbouw van de populatie kan vanaf dat ogenblik plaatsvinden. Eerst rond de bloei worden doorgaans aanmerkelijke aantallen gevonden en vanaf dat moment vindt een bijzonder snelle toename van de bladluizen-aantallen plaats. Een lang en koel groeiseizoen schept de mogelijkheid voor de luizen om grote populatiedichtheden te ontwikkelen. Tot het laatst toe geschikte gewascondities kunnen dit effect nog vergroten. Warme jaren, zoals in 1976, geven een zeer snelle toename van de luizen-aantallen te zien, die qua niveau niet of nauwelijks verschilt van de jaren 1979 en 1978. Ook het gewas versnelt z'n ontwikkeling in warme jaren, zodat in vrijwel alle van de tot nu toe bestudeerde seizoenen de top van de luizenpopulatie in laat-melkrijp viel. De verschillen tussen individuele velden kunnen erg groot zijn, hetgeen verklaard kan worden door de effecten van natuurlijke vijanden, plantconditie en beginsituatie.

## Natuurlijke vijanden

### Roofvijanden

Bij de roofvijanden van luizen moet een onderscheid worden gemaakt tussen de polyfage roofvijanden en de roofvijanden die een duidelijke voorkeur vertonen voor luizen.

Tot de luisspecifieke roofvijanden behoren de lieveheersbeestjes (*Coccinellidae*), de zweefvliegen (*Syrphidae*) en de gaasvliegen (*Chrysopidae*). Voor ieder van deze groepen zijn alleen de familienamen gegeven. Er zijn verschillende soorten die aan dit predatieproces deelnemen. Tot de niet luisspecifieke roofvijanden horen vooral loopkevers en in uitzonderlijke gevallen roofwantsen. Aan deze polyfage roofvijanden is in het verleden weinig aandacht geschonken, maar de laatste jaren wordt vooral in Engeland een grote betekenis toegekend aan deze weinig specifieke rovers.

### De soortspecifieke roofvijanden

In vrijwel heel Europa wordt van de soortspecifieke roofvijanden het lieveheersbeestje algemeen als belangrijkste rover onderkend. Vele miljoenen lieveheersbeestjes kunnen onder gunstige omstandigheden zich in tarwevelden ontwikkelen en zich na deze periode concentreren in kuststreken (McLean, 1980). De volwassenen komen in het vroege voorjaar in de tarwevelden, waar ze, afhankelijk van de voedselsituatie, snel of langzaam de vruchtbare leeftijd bereiken. De eieren die in pakketjes van 40-50 worden gelegd worden geproduceerd met een gemiddelde efficiency

voor graanluizen van 0,3 ei per mg vers gewicht van geconsumeerde luizen. De consumptie door de volwassen lieveheersbeestjes is niet gering, maar ook de larven leveren een behoorlijke bijdrage. De larven consumeren ongeveer 300 derde-larve-stadia van de grote graanluis om hun ontwikkeling van ei tot pop te volbrengen. Doorgaans zijn een 4-tal soorten lieveheersbeestjes in onze tarwe-akkers te vinden, veelal pas in het naseizoen. Bij simulatiestudies blijken deze rovers vooral tijdens de neergang van de luizenpopulatie een belangrijke rol te spelen.

De zweefvlieglarven die in de tarwevelden worden gevonden zijn in de meeste Europese landen minder frequent aanwezig dan de lieveheersbeestjes. Toch zijn met name in Nederland de larven van zweefvliegen veelvuldig aanwezig. De volwassen exemplaren leven van stuifmeel en nectar en zijn geen luizeneters. De vraatcapaciteit van deze talrijke groep van luizeneters is waarschijnlijk even groot als die van lieveheersbeestjes, maar veel minder goed onderzocht. Op z'n minst 3 soorten komen veelvuldig voor in tarwevelden. De gegevens die over de levenscyclus en de predatieactiviteit worden gegeven zijn summier en niet erg kwantitatief.

Ditzelfde geldt voor de derde groep luizen specifieke predatoren: de gaasvliegen. Uit de als pop in huizen overwinterende roofvijand komen in het voorjaar volwassenen die hun eieren in het tarwegewas afzetten. Uit deze eieren komen larven die uitsluitend bijdragen aan de luizenconsumptie, die in de orde van grootte van 25 luizen per dag ligt bij een temperatuur van 20°C, onder rijke voedselomstandigheden.

### De polyfage predatoren

Hoewel sommige auteurs beweren dat de dood van polyfage predatoren als gevolg van andere teelt en bestrijdingsmethoden erg is toegenomen en daarmee de luizenpopulaties tot explosies zijn gekomen is het aanwezige bewijsmateriaal te summier om daar conclusies aan te verbinden. Uit meerjarige inventarisaties is wel gebleken dat er minder loopkevers voorkomen in tarwevelden, maar bij gebrek aan kennis over de mate waarin deze dieren luizen verorberen en de voorkeur van deze rovers voor graanluizen is het onjuist daarop conclusies te baseren. Loopkevers blijken een bijzonder grote gevoeligheid te vertonen voor de in graanvelden veelvuldig toegepaste bestrijdingsmiddelen (Vickerman, 1974) en dit verklaart waarschijnlijk de teruggang in de aantallen in graanvelden.

### Parasieten

Zo mogelijk is het aantal soorten dat graanluizen kan parasiteren nog groter dan het aantal predatorsoorten dat luizen vreet. Ten minste 23 verschillende soorten parasieten zijn tot nu toe in de 3 meest voorkomende graanluizensoorten waargenomen. Tot nu toe zijn er geen langdurige waarnemingen over parasitering bij graanluizen verricht en daarom is het moeilijk iets over de kwantitatieve betekenis van deze natuurlijke vijanden te zeggen. Evenals bij de roofvijanden is het aantal gedode luizen tijdens de periode van kolonisatie van grote betekenis. In die periode vindt de vestiging van volwassen parasieten plaats en komen de gevleugelde

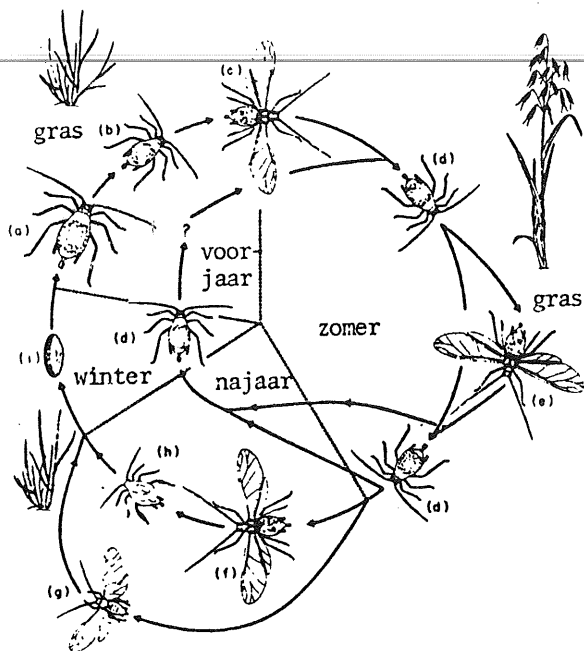


Fig. 3 Levenscyclus van de grote graanluis, *Sitobion avenae*. (a, stammoeder (fundatrix); b, vleugelloze luizen op roos; c, emigrant; d, vleugelloze ♀♀; e, gevleugelde ♀♀; f, vrouwtje dat naar winterwaard emigreert; g, vrouwtje; h, mannetje en i, ei)

#### Het weer

Temperatuur heeft een duidelijk effect op de toename van graanluizen. Bij temperaturen tussen 10 en 20°C neemt de reproductie van de grote graanluis, de roosgrasluis en de vogelkersluis toe (Dean, 1974). De optimale temperatuur voor reproductie en ontwikkeling ligt bij de grote graanluis en de roosgrasluis bij 20°C; bijgevolg is ook de populatiegroei bij die temperatuur het hoogst. De vogelkersluis heeft een optimale temperatuur voor de populatie-ontwikkeling van 25°C. Bij hogere temperaturen neemt de reproductie af en neemt de sterfte sterk toe. Toch is het niet zo dat de luizen als gevolg van hoge temperaturen plotseling verdwijnen. De warme zomer van 1976 toonde wel aan dat graanluizen deze bijzonder hete condities kunnen verdragen. Aangezien ook de waardplant en de natuurlijke vijanden door de temperatuurcondities worden beïnvloed is het onmogelijk om conclusies te trekken over de aard en mate waarin graanluizenpopulaties zich zullen ontwikkelen als alleen de temperatuursomstandigheden bekend zijn. Het effect van lage temperaturen op de luizen is ook onduidelijk. Lage temperaturen kunnen de ontwikkeling vertragen en de sterfte gedurende de ontwikkeling vergroten waardoor er aan het begin van het seizoen zeer geringe aantallen volwassen luizen voorkomen. Een ander effect van lage temperatuur is de rem die wordt gezet op vertrek van gevleugelde volwassenen. Lage temperaturen in de periode waarin emigratie gaat optreden beletten de vlucht en maken dat de volwassenen toch nog een extra generatie afzetten.

#### Waardplanten

Het ras en de soort plant waar de graanluizen hun ont-

wikkeling op doormaken lijkt beslissend voor de vruchtbaarheid van de volwassenen (Lowe, 1978). Deze in het laboratorium verzamelde gegevens lijken in strijd met de gegevens die uit het veld afkomstig zijn. Zo blijkt de grote graanluis in het laboratorium veel reproductiever op gerst dan op tarwe, maar is ze in het veld veel algemener op wintertarwe. Rasverschillen in wintertarwe werden aangetoond door Lowe (1978) en Latteur (1976) en hoewel deze verschillen zich voordeden bij lage aantallen luizen en daarmee hun waarde wat vermindert, is er toch voldoende aanleiding om daaraan in veredelingsprogramma's enige aandacht te schenken.

#### Cultuur- en teeltmaatregelen

Gedurende de afgelopen jaren heeft een drastische wijziging plaatsgevonden van de teelt van granen. Grotere kennis over zaaibed-bereiding en zaaitijdstippen hebben het de teler mogelijk gemaakt tijdig en op juiste wijze het zaaibed klaar te maken en het zaaien, van een op de grondsoort afgestemde hoeveelheid zaaizaad zo vroeg mogelijk te doen. Deze vroege zaai heeft een duidelijke invloed op de virusoverdracht in granen (Plumb, 1971). Na de winter vindt de stikstofgift doorgaans in twee keer en soms in drie keer plaats. Vooral de laatste gift (rond de bloei) zal invloed hebben op de aantrekkelijkheid van het gewas voor luizen, daar vleugelvorming bij voldoende stikstof in het phloëmsap wordt onderdrukt en reproductie en ontwikkelingssnelheid worden gestimuleerd (Vereijken 1979, Watt 1979).

De laatste jaren worden onkruidverdelgers, groeiregulatoren en fungiciden steeds algemener in de tarweteelt. Sommige onkruidverdelgers zoals 2.4 D hebben een negatief effect op de roofvijanden en bevorderen levensduur en vruchtbaarheid van de luizen. Een langjarig onderzoek naar de aanwezigheid van polyfage roofvijanden op tarwefeldten toont aan dat er een duidelijke vermindering van deze roofvijanden plaatsvindt op velden die regelmatig met onkruidverdelgers en fungiciden worden behandeld (Vickerman, 1974). Over de gevolgen voor de luizenpopulatie kan men slechts gissen.

#### Populatiedynamica van de graanluizen

Voor het bestuderen van het aantalsverloop van graanluizen in het veld is een goede bemonsterings- en waarnemingstechniek een eerste vereiste. De meest gehanteerde waarnemingsmethoden zijn: rijtellingen (30 cm per rij), (Dean, 1973), kooien waarin populaties worden gevolgd (Jones, 1972), halmtellingen, (Rabbinge et al. 1979) en zuigapparaten (Potts en Vickerman, 1974). De betrouwbaarheid van de vangmethoden is twijfelachtig en daarom dient voor goede kwalitatieve beschouwingen de voorkeur te worden gegeven aan de tijdrovende tellingen. Bij deze tellingen kan een zogenaamd sequentieel schema worden gehanteerd, waarbij doorgedaan wordt met waarnemen tot het moment waarop een betrouwbaarheid van 10 % van het gemiddelde is bereikt. In het begin van het seizoen moeten dan veelal meer dan 1000 halmen per veld worden bekeken.

De aantallen luizen verschillen van jaar tot jaar aanzienlijk. Ook de dominantie van de verschillende soorten kan van jaar tot jaar en van veld tot veld verschillen. Toch is de grote graanluis gedurende de afgelopen jaren in Nederland steeds het talrijkst geweest. Alleen in 1979 werd deze dominantie doorbroken door de roosgrasluis. Met name in het westen van het land werden toen zeer grote aantallen roosgrasluizen in de wintergranen aangetroffen, de grote graanluis bereikte in dat jaar niet zulke hoge aantallen. De eerste luizen worden in wintertarwe gewoonlijk in mei gevonden en een gestage opbouw van de populatie kan vanaf dat ogenblik plaatsvinden. Eerst rond de bloei worden doorgaans aanmerkelijke aantallen gevonden en vanaf dat moment vindt een bijzonder snelle toename van de bladluizen-aantallen plaats. Een lang en koel groeiseizoen schept de mogelijkheid voor de luizen om grote populatiedichtheden te ontwikkelen. Tot het laatst toe geschikte gewascondities kunnen dit effect nog vergroten. Warme jaren, zoals in 1976, geven een zeer snelle toename van de luizen-aantallen te zien, die qua niveau niet of nauwelijks verschilt van de jaren 1979 en 1978. Ook het gewas versnelt z'n ontwikkeling in warme jaren, zodat in vrijwel alle van de tot nu toe bestudeerde seizoenen de top van de luizenpopulatie in laat-melkrijp viel. De verschillen tussen individuele velden kunnen erg groot zijn, hetgeen verklaard kan worden door de effecten van natuurlijke vijanden, plantconditie en beginsituatie.

## Natuurlijke vijanden

### Roofvijanden

Bij de roofvijanden van luizen moet een onderscheid worden gemaakt tussen de polyfage roofvijanden en de roofvijanden die een duidelijke voorkeur vertonen voor luizen.

Tot de luisspecifieke roofvijanden behoren de lieveheersbeestjes (*Coccinellidae*), de zweefvliegen (*Syrphidae*) en de gaasvliegen (*Chrysopidae*). Voor ieder van deze groepen zijn alleen de familienamen gegeven. Er zijn verschillende soorten die aan dit predatieproces deelnemen. Tot de niet luisspecifieke roofvijanden horen vooral loopkevers en in uitzonderlijke gevallen roofwantsen. Aan deze polyfage roofvijanden is in het verleden weinig aandacht geschonken, maar de laatste jaren wordt vooral in Engeland een grote betekenis toegekend aan deze weinig specifieke rovers.

### De soortspecifieke roofvijanden

In vrijwel heel Europa wordt van de soortspecifieke roofvijanden het lieveheersbeestje algemeen als belangrijkste rover onderkend. Vele miljoenen lieveheersbeestjes kunnen onder gunstige omstandigheden zich in tarwevelden ontwikkelen en zich na deze periode concentreren in kuststreken (McLean, 1980). De volwassenen komen in het vroege voorjaar in de tarwevelden, waar ze, afhankelijk van de voedselsituatie, snel of langzaam de vruchtbare leeftijd bereiken. De eieren die in pakketjes van 40-50 worden gelegd worden geproduceerd met een gemiddelde efficiency

voor graanluizen van 0,3 ei per mg vers gewicht van geconsumeerde luizen. De consumptie door de volwassen lieveheersbeestjes is niet gering, maar ook de larven leveren een behoorlijke bijdrage. De larven consumeren ongeveer 300 derde-larve-stadia van de grote graanluis om hun ontwikkeling van ei tot pop te volbrengen. Doorgaans zijn een 4-tal soorten lieveheersbeestjes in onze tarwe-akkers te vinden, veelal pas in het naseizoen. Bij simulatiestudies blijken deze rovers vooral tijdens de neergang van de luizenpopulatie een belangrijke rol te spelen.

De zweefvlieglarven die in de tarwevelden worden gevonden zijn in de meeste Europese landen minder frequent aanwezig dan de lieveheersbeestjes. Toch zijn met name in Nederland de larven van zweefvliegen veelvuldig aanwezig. De volwassen exemplaren leven van stuifmeel en nectar en zijn geen luizeneters. De vraatcapaciteit van deze talrijke groep van luizeneters is waarschijnlijk even groot als die van lieveheersbeestjes, maar veel minder goed onderzocht. Op z'n minst 3 soorten komen veelvuldig voor in tarwevelden. De gegevens die over de levenscyclus en de predatie-activiteit worden gegeven zijn summier en niet erg kwantitatief.

Ditzelfde geldt voor de derde groep luizen specifieke predatoren: de gaasvliegen. Uit de als pop in huizen overwinterende roofvijand komen in het voorjaar volwassenen die hun eieren in het tarwegewas afzetten. Uit deze eieren komen larven die uitsluitend bijdragen aan de luizenconsumptie, die in de orde van grootte van 25 luizen per dag ligt bij een temperatuur van 20°C, onder rijke voedselomstandigheden.

### De polyfage predatoren

Hoewel sommige auteurs beweren dat de dood van polyfage predatoren als gevolg van andere teelt en bestrijdingsmethoden erg is toegenomen en daarmee de luizenpopulaties tot explosies zijn gekomen is het aanwezige bewijsmateriaal te summier om daar conclusies aan te verbinden. Uit meerjarige inventarisaties is wel gebleken dat er minder loopkevers voorkomen in tarwevelden, maar bij gebrek aan kennis over de mate waarin deze dieren luizen verorberen en de voorkeur van deze rovers voor graanluizen is het onjuist daarop conclusies te baseren. Loopkevers blijken een bijzonder grote gevoeligheid te vertonen voor de in graanvelden veelvuldig toegepaste bestrijdingsmiddelen (Vickerman, 1974) en dit verklaart waarschijnlijk de teruggang in de aantallen in graanvelden.

### Parasieten

Zo mogelijk is het aantal soorten dat graanluizen kan parasiteren nog groter dan het aantal predatorsoorten dat luizen vreet. Ten minste 23 verschillende soorten parasieten zijn tot nu toe in de 3 meest voorkomende graanluizensoorten waargenomen. Tot nu toe zijn er geen langdurige waarnemingen over parasitering bij graanluizen verricht en daarom is het moeilijk iets over de kwantitatieve betekenis van deze natuurlijke vijanden te zeggen. Evenals bij de roofvijanden is het aantal gedode luizen tijdens de periode van kolonisatie van grote betekenis. In die periode vindt de vestiging van volwassen parasieten plaats en komen de gevleugelde

luizen die dragers kunnen zijn van jeugdstadia van de parasieten in het gewas. Over de preferentie en het zoekvermogen van de vele parasietensoorten die op luizen worden waargenomen is weinig bekend. Wel is het duidelijk dat vaak in het begin van het seizoen al behoorlijke parasiteringspercentages kunnen worden bereikt. Bij de bemonstering van luizen worden dikwijls mummies gevonden die vaak worden gebruikt voor het bepalen van parasiteringspercentages. Dit is een bijzonder gevaarlijke werkwijze daar de mummies lange tijd op het blad aanwezig kunnen blijven zodat altijd dient te worden gecontroleerd of ze parasieten bevatten. De enig juiste techniek is het uitkweken van 'at random' gevangen luizen en het tellen van de mummies. Met de volgende formule kan dan het parasiteringspercentage worden vastgesteld:

$$\text{Parasiteringspercentage} = \frac{b + c}{a + b + c} \times 100$$

waarbij:

- a = het aantal levende ongeparasiteerde luizen;
- b = het aantal levende geparasiteerde luizen (tussen eileg en mummificatie);
- c = het aantal dode gemummificeerde luizen dat een parasieten-ei, -larve of -pop bevat.

Van de verschillende parasieten heeft de Braconide Praon Volucre een bijzonder karakteristiek voorkomen, deze mummie zit onder een hechtplaatje aan het blad en heeft een witachtig-rode kleur. Het parasiteringspercentage kan in sommige gevallen erg hoog oplopen. Zo zijn bij de veldwaarnemingen die in Nederland worden verricht verschillende malen percentages hoger dan 60 % aangetroffen en is het parasiteringspercentage in de afgelopen jaren in de onderzochte proefvelden steeds één of tweemaal hoger dan 25 % geweest. In hoeverre deze parasieten bijdragen aan de populatieregulatie van de luizen is nog niet duidelijk. De in het tarweveld aangetroffen parasieten zijn in zeer veel gevallen gehyperparasiteerd en lijken daardoor voor weinig belang voor de nog optredende luizengeneraties. Ten minste 10 verschillende soorten hyperparasieten komen voor. Meer onderzoek naar de mate van voorkomen, het zoekvermogen en de kwantitatieve biologie van deze parasieten lijkt dringend nodig.

#### Schimmels

Vrijwel ieder jaar worden vele luizen gedood door schimmels behorende tot het geslacht Entomophthora. Een goed overzicht van de Entomophthora soorten die op luizen voorkomen wordt gegeven door Zimmermann (1978). De levenscyclus van deze schimmels is gegeven in figuur 4.

Hyphen ontwikkelen zich in de luizen en van daaruit ontstaan rhizoïden waaruit een conidium ontstaat waar zich een secundair conidium uit ontwikkelt dat zich in deze luizen kan ontwikkelen en waaruit de sporen ontstaan die voor verdere verspreiding kunnen zorgen.

Bij veldwaarnemingen doet zich bij het vaststellen van het parasiteringspercentage hetzelfde probleem voor als bij de parasieten. Beschimmelde luizen blijven zitten en geven daardoor een vertekend beeld. Beter is

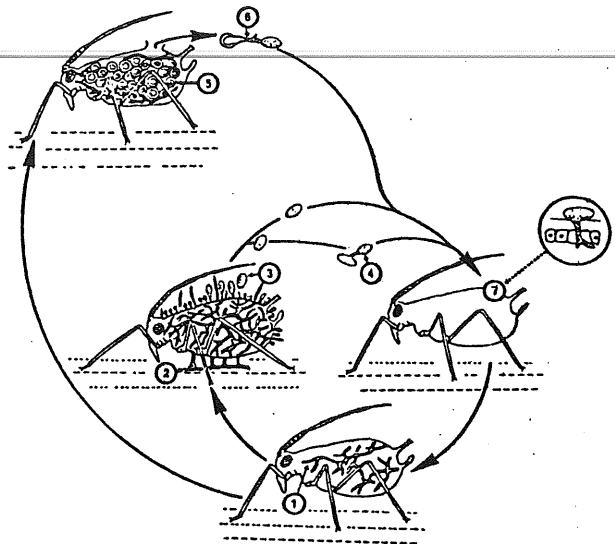


Fig. 4 Levenscyclus van Entomophthora een pathogene schimmel van luizen (1. Hyphae die zich in de luis ontwikkelt, 2. Rhizoïden, 3. Conidium, 4. Conidium die een secundair conidium produceert, 5. Sporen, 6. Sporen die een conidium produceren, 7. Kieming van een conidium en binnendringing van de gastheer

het een monster mee te nemen en dan na 3 dagen vast te stellen of schimmels aanwezig zijn. Langer wachten dan 3 dagen kan aanleiding geven tot secundaire infectie.

#### Oogstverliezen door luizen

Bij het optreden van luizen stelt de teler twee vragen. Ten eerste: zal de luizenpopulatie zich zodanig ontwikkelen dat bestrijding nodig is, en ten tweede: welke bestrijdingsmethode is het meest geschikt?

Op de laatste vraag is op dit moment nog slechts één antwoord mogelijk: selectieve insecticiden. Andere methoden om de luizenpopulatie onder controle te krijgen zijn nog niet praktisch toepasbaar. Op proefveldschaal zijn wel successen geboekt met infectie met entomophthorasoorten maar deze methode staat nog in de kinderschoenen.

Wat betreft de eerste vraag is het antwoord moeilijker. De verliezen als gevolg van bladluizen zijn het produkt van luizendichtheid en tijd van aanwezigheid en worden mede bepaald door de heersende weersomstandigheden. Om de dynamiek van de luizen in rekening te brengen introduceerde Rautapää (1966) de luizenindex waarin tijd van aanwezigheid wordt vermenigvuldigd met de populatiedichtheid. Verfijningen in deze benadering, waarbij de samenstelling van de populatie en de verschillen in gewicht van de luizen in rekening worden gebracht, resulteerden in een goede maat voor de belasting die de luizen op het gewas geven. Toch zegt deze verfijnde luizenindex onvoldoende over de optredende opbrengstverliezen. Ook het gewasontwikkelingsstadium waarin luizen actief zijn en de mate waarin de secundaire oogstverliezen optreden zijn belangrijk. Onder primaire verliezen wordt daarbij verstaan de consumptie van assimilaten door de luizen die daarmee onttrokken worden aan de bladeren en

niet voor de korrelvulling beschikbaar komen. Onder secundaire effecten wordt verstaan het effect van met name de afscheidingsprodukten van de luizen; honingdauw, op de fotosynthetische activiteit van de bladeren, de versnelde veroudering en de bevordering van saprofytische en pathogene schimmels. Het effect van de luizen komt grotendeels in het 1000-korrelgewicht tot uiting, als gevolg van de doorgaans late gewasontwikkelingsfase waarin luizen hun activiteit uitoefenen. (Wratten, 1975; Vereijken 1979). Deze auteurs vinden geen aantasting van het aantal korrels per m<sup>2</sup>. Toch zijn er ook auteurs die wel een sterke aantasting van het aantal korrels per m<sup>2</sup> vinden (Kolbe, 1969 en Anglade, 1969). Dit wordt waarschijnlijk mede veroorzaakt door het oogstniveau waarbij de proeven plaatsvonden. Bij de in de huidige landbouwpraktijk ingang vindende teeltmethoden worden oogstniveaus gehaald van 8000 tot 10000 kg per ha. Bij deze oogstniveaus kan de oogstderving als gevolg van luizen erg groot zijn en komt voornamelijk in het 1000-korrelgewicht tot uiting (Rabbinge et al, 1980). Ook kan het eiwitgehalte van de korrels sterk worden beïnvloed (Wratten and Redhead, 1976), hetgeen het gevolg kan zijn van de wijze waarop de luizen zich over de assimilaten ontfemen.

De aard van de effecten die luizen op de groei van het tarwegewas en de korrelvulling hebben en de combinatie met de wijze waarop de groei verloopt, maken eenduidige conclusies over schadeniveaus onmogelijk. Zo geeft George (1974, 1974) een schadedrempel voor de grote graanluis bij 5 luizen per aar en spreekt Vereijken (1979) over de onmogelijkheid een vaste drempel vast te stellen, terwijl Forbes (1962) concludeerde dat de grote graanluis-populatiedichtheid meer dan 47 luizen per halm moet zijn om economische schade te veroorzaken. Wood (1965) kon geen oogstderving vaststellen bij 10 luizen per halm en Stern (1967) stelt de economische schadedrempel vast bij 25-30 luizen per halm.

Al deze drempelwaarden gaan uit van de maximale luisdichtheid. Dit is waarschijnlijk vooralsnog de beste maat, daar deze het beste gecorreleerd is met de oogstderving. Rabbinge en Mantel (in druk) analyseerden een groot aantal proefgegevens van de afgelopen 7 jaar en kwamen tot de conclusie dat de maximale luisdichtheid de hoogste correlatie-coëfficiënt geeft. Hoger dan de luisindex. Een betere methode om tot schadedrempelbepaling te komen wordt eerst mogelijk als de kwantitatieve betekenis van ieder van de samenstellende schadecomponenten en hun afhankelijkheid van de omgevingsfactor is vastgesteld. In gedetailleerde laboratoriumstudies en veldproeven komen Rabbinge et al. (in druk) wel tot enige conclusies over de aanwezigheid van effecten van luizen op de fotosynthese en de bladveroudering, maar is een exacte definiering van deze schadecomponenten nog onmogelijk. Grofweg 50-60% van de oogstverliezen is het gevolg van directe zuigschade, de andere 40-50% is verdeeld over de verschillende veranderingen in het waardplant-gedrag.

#### **Voorspellen en bestrijden**

Sedert de ernstige luizenplaag in de tweede helft van

de zestiger jaren is er op verschillende plaatsen geprobeerd luizen uitbraken te voorspellen. Noch zuigvalvangsten, noch weersomstandigheden in het voorjaar, noch luizenparasieten-hyperparasieten relaties maken een redelijke voorspelling van de luizenaantallen in de loop van het seizoen mogelijk. De enig betrouwbare methode is het doen van veldwaarnemingen over de immigratie, die bij de vogelkersluis aanmerkelijk korter duurt dan bij de grote graanluis en de roosgrasluis en dus minder lang behoeven te worden voortgezet. De onmogelijkheid met eenvoudige vuistregels te werken heeft de onderzoekers gedwongen tot een nadere analyse met behulp van computersimulatiemodellen. In Engeland en Nederland worden dergelijke modellen ontwikkeld (Carter, 1978 en Rabbinge et al., 1979). De beide modellen zijn alleen voor de grote graanluis ontwikkeld en tonen grote overeenkomst. Ze berekenen op basis van invoergegevens betreffende de immigratie van de luizen het populatieverloop van luizen en natuurlijke vijanden gedurende het seizoen. De modellen bestaan uit drie gedeelten: de luizen, de natuurlijke vijanden en het gewas. Voor het gewas wordt alleen de ontwikkeling bijgehouden door integratie van een temperatuur-afhankelijke ontwikkelingssnelheid. Het ontwikkelingsstadium van de plant heeft invloed op verschillende snelheden in het luizengedeelte van het model. Zo wordt vleugelvorming en reproductiesnelheid beïnvloed door dit gewasontwikkelingsstadium. De groei en ontwikkeling van de grote graanluis en de natuurlijke vijanden worden gesimuleerd door toepassing van een rij van integralen waarbij voor ieder van de levensfasen van de luizen een serie integralen wordt onderscheiden. Sterftesnelheden en ontwikkelingssnelheden en hun afhankelijkheid van abiotische en biotische factoren is geïntroduceerd door tabellen. Met beide modellen kan de populatie-ontwikkeling van de grote graanluis vanaf begin juni tot aan de populatiepiek goed worden gesimuleerd voor verschillende seizoenen en voor verschillende geografische lokaties (zie figuur 5a en 5b).

Ook de samenstelling van de populatie wordt goed gesimuleerd. De teruggang van de populatiedichtheid blijkt moeilijker te voorspellen door het ontbreken van goede kwantitatieve gegevens over de levenscyclus van de natuurlijke vijanden. Op basis van deze simulatiemodellen zijn rekenregels ontwikkeld die kunnen worden gebruikt om de populatie-omvang en het tijdstip van de populatiepiek circa 3 weken van te voren vast te stellen. De berekende piekdichtheid kan dan worden gebruikt om een schatting voor de te verwachten opbrengstderving te maken. Daarvoor wordt gebruik gemaakt van het verband tussen het maximaal waargenomen aantal bladluizen per halm en de opbrengstderving in kg graan per ha (Rabbinge en Mantel, 1980). Deze relatie is gegeven voor het totaal aantal bladluizen per halm (dus grote graanluis, roosgrasluis en vogelkersluis te zamen) (zie figuur 6).

In sommige gevallen domineert de grote graanluis voor meer dan 80%, in andere gevallen de roosgrasluis. De oorzaak van de spreiding in de punten is gelegen in de aard van de aantasting door bladluizen (zie voorgaande). Vooralsnog moet bij gebrek aan een nauwkeuriger schaderelatie met dit verband worden gewerkt. Bij een bezetting van minstens 15 luizen per

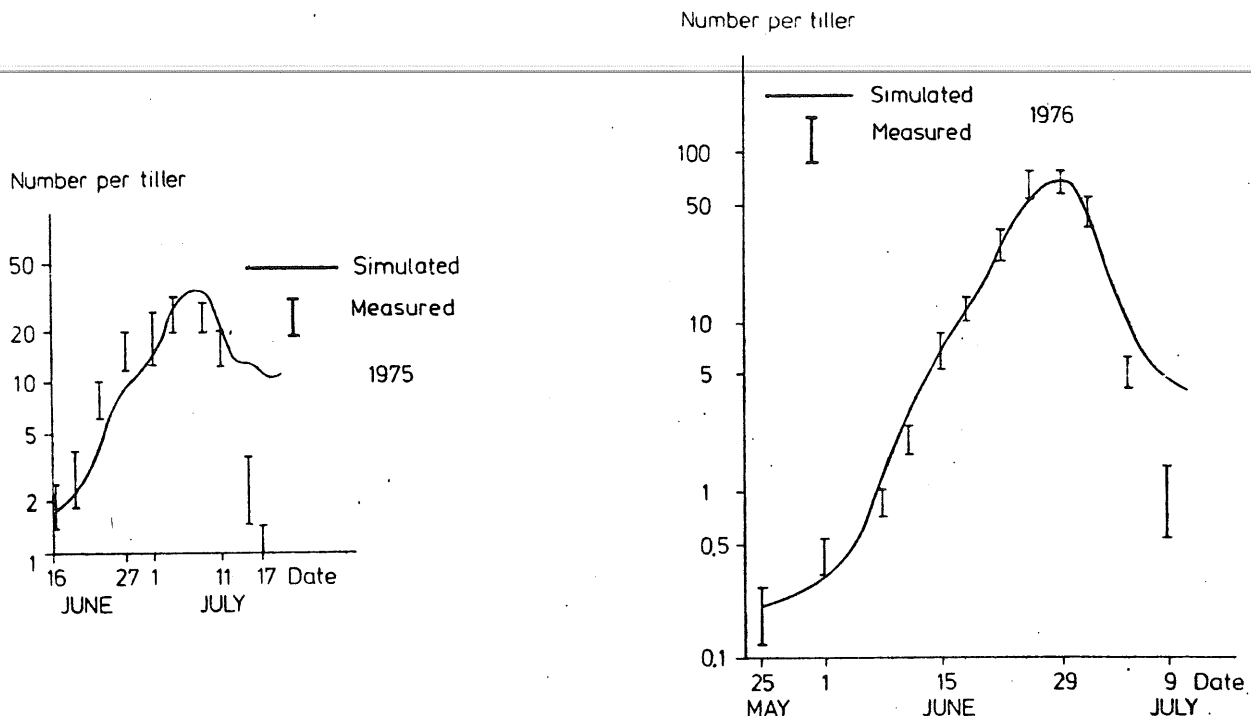


Fig. 5a Gesimuleerd en geteld totaal aantal *S. avenae* in 1975, 1976 en 1977. De getelde aantallen zijn gegeven met 95% betrouwbaarheidsinterval

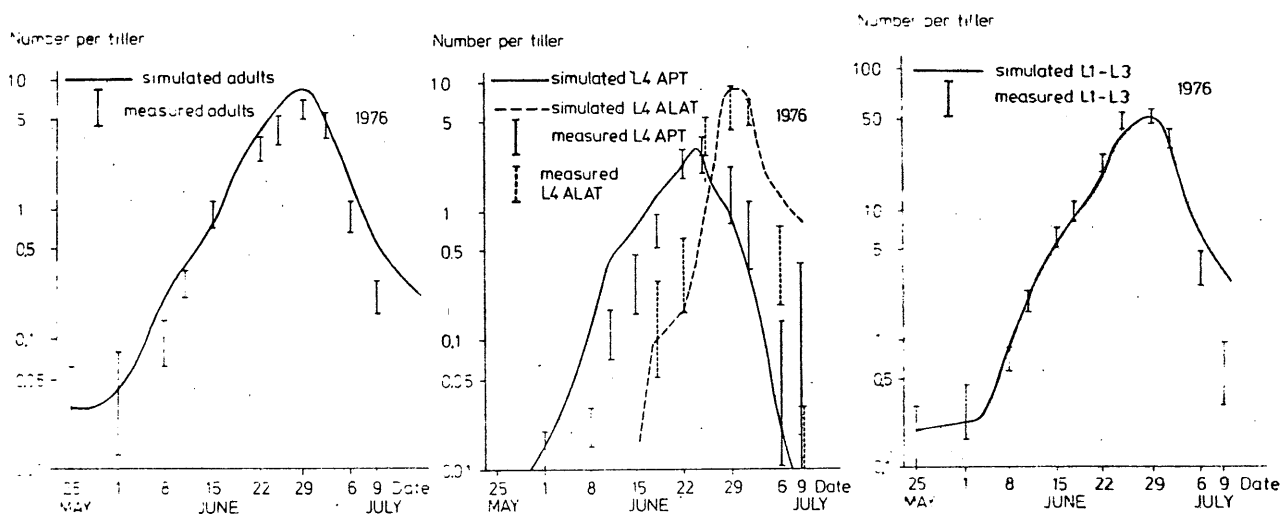


Fig. 5b Gesimuleerd en geteld aantal reproducerende volwassen bladluizen, L4 en L1-L3. De getelde aantallen zijn gegeven met 95% betrouwbaarheidsinterval

halm zal de opbrengstderving ongeveer 420 kg per ha bedragen.

Daar de praktische teler behoefte heeft aan arbeidsexpensive en betrouwbare waarnemingsmethoden is nagegaan of er een relatie bestaat tussen bezettingspercentage en de gemiddelde aantallen luizen per halm, per aar en op de bladeren (Rabbinge en Mantel, 1980). Er blijkt dat de waarschijnlijkheidswaarde van het bezettingspercentage lineair is met de logaritme van het gemiddelde aantal luizen per aar, per halm of op de bladeren. Uitgaande van deze relatie kan nu op grond van het bezettingspercentage het gemiddel-

de aantal luizen per halm worden vastgesteld (zie figuur 7).

Met behulp van de bovengenoemde rekenregels en de schaderelatie kan dan worden vastgesteld welke de te verwachten opbrengstderving is. Op grond van deze analyse wordt door de voorlichtingsdienst een bezettingspercentage van 70 % gehanteerd voordat tot bestrijding moet worden overgegaan. Vanaf de bloei dienen daartoe waarnemingen te worden verricht en met een wekelijkse frequentie te worden herhaald.

In het EIPRE-systeem zijn deze relaties verwerkt en wordt een kosten-batenanalyse uitgevoerd voor tot een bestrijdingsadvies wordt overgegaan.

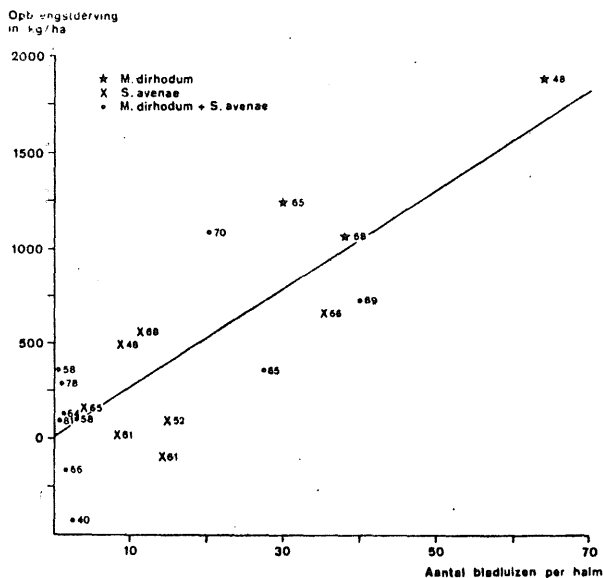


Fig. 6 De relatie tussen het aantal bladluizen per halm en de opbrengstderving in kg per ha

### Conclusies

De door de praktische tarweteler en de voorlichtingsdienst gehanteerde adviesregels zijn waarschijnlijk voldoende betrouwbaar, maar hebben slechts betrekking op de zeer korte periode dat graanluizen in tarwe voorkomen. Om de hele levenscyclus voor de luizen kwantitatief vast te leggen zijn langduriger studies nodig en is behoefte aan meer kennis van:

- de overwinteringsplaatsen van de bladluizen en de factoren die de aantallen luizen, die de tarwevelden infecteren, beïnvloeden;
- het effect van de natuurlijke vijanden op de ontwikkeling van de luizenpopulatie;
- het effect van de waardplant en de omgevingsfactoren op de vleugelvorming bij de bladluizen;
- de wijze waarop de oogstderving precies tot stand komt en de relatieve bijdrage van de verschillende schadecomponenten daarin.

*Dankbetuiging:* In dit artikel is gebruik gemaakt van gegevens en proefresultaten van diverse collega's. Met name dhr. W. P. Mantel van het IPO te Wageningen en dr. G. W. Ankersmit van het laboratorium voor Entomologie van de Landbouwhogeschool worden hartelijk bedankt voor hun medewerking.

### Bezette halmen (%)

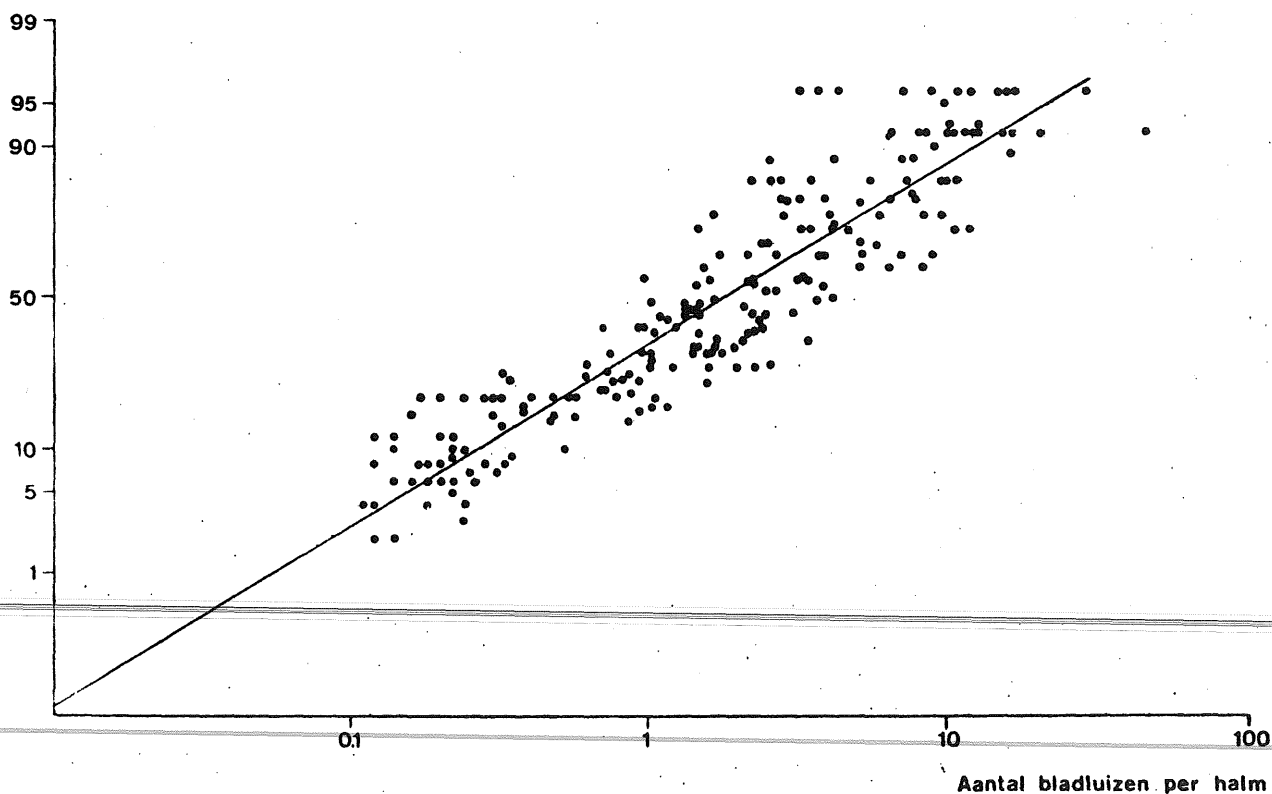


Fig. 7 Het verband tussen het aantal bladluizen per halm en het aantal bezette halmen (in procenten)

---

## Literatuur

---

- Anglade, M. P., 1969. *Rev. Zool. Agric.* 68, 17-25.
- Ankersmit, G. W. et al. in prep.
- Carter, N., 1978. Ph. D thesis Univ. of East Anglia, Norwich, U.K.
- Curtis, J., 1845. *Jl. R. agric. Soc.* 6, 493-518.
- Chaudhary, J. P., Ramzan, M. and Atwal, A. S., 1968. *Indian J. Agric. Sci.* 39, 672-675.
- Dean, G. J. W., 1973. *Ann. Appl. Biol.* 73, 127-135.
- Dean, G. J. W., 1974. *Bull. ent. Res.* 63, 401-422.
- Forbes, A. R., 1962. *Can J. Plant Sci.* 42, 660-666.
- George, K. S., 1974. *Ann. appl. Biol.* 77, 67-74.
- Jones, M. G., 1972. *Anni. Appl. Biol.* 72, 13-25.
- Kieckhefer, R. W., Lytle, W. F. and Spuhler, E., 1974. *Environ. Ent.* 3, 347-350.
- Kolbe, W., 1969. *Pflanzenschutz-Nachrichte Bayer.* 22, 171-204.
- Kolbe, W., 1973. *Pflanzenschutz-Nachrichte Bayer* 26, 418-432.
- Latteur, G., 1976. *Les pucerons des céréales: Biologie nuisance ennemis. Memoire 3 Centres de Recherches Agron. de l'Etat Gembloun.*
- Lowe, H. J. B., 1978. *Ann. appl. Biol.* 88, 401-406.
- McLean, I. F. G., 1980. Ph. D thesis Univ. of East Anglia, Norwich, U. K.
- Plumb, R. T., 1971. *Proc. 6th Brit. Insecticide and Fungicide conf. Part I*, 307-313.
- Potts, G. R. and Vickerman, G. P., 1974. *Adv. Ecol. Res.* 8, 107-197.
- Rabbinge, R., Ankersmit, G. W. and Pak, G., 1979. *Neth. J. P. Path.* 85, 197-220.
- Rabbinge, R., Drees, E. A., de Graaf, M., Verberne, F. C. M. and Wesselo, A., in press. *Damage effects of cereal aphids.*
- Rabbinge, R., and Mantel, W. P., 1980. *Gewasbescherming.*
- Rabbinge, R. and Carter, N., 1980. in press. *Monitoring and forecasting of cereal aphids in the Netherlands; a subsystem of EPIPPE.*
- Rabbinge, R., et al., 1980. *IOBC/WPRS-bulletin III/4. Epidemics and damage effects of cereal aphids in the Netherlands.*
- Rautapää, J., 1966. *Ann. agric. Fenn.* 5, 334-341.
- Rautapää, J. 1845. *Jl. R. agric. Soc.* 6, 493-518.
- Robert, Y. and Dedrijver, C. A., 1977. *Ann. Phytopathol.* 9, 371-376.
- Stern, V. M., 1967. *J. Econ. Ent.* 60, 485-490.
- Vereijken, P. H. 1979. *Agric. Res. Versl. Landbouwk. onderzoek*, 888.
- Vickerman, G. P. and Sunderland, K. D., 1975. *J. Appl. Ecol.* 12, 755-766.
- Vickerman, G. P., 1977. *Proc. 1977 Brit. Crop Protect. Conf. Pests and Diseases.* 227-234.
- Watt, A. D., 1979. Ph. D thesis Univ. of East Anglia, Norwich, U. K.
- Wratten, S. D., 1975. *Ann. appl. Biol.* 79, 27-34
- Wratten, S. D. and Redhead, P. C., 1976. *Ann. appl. Biol.* 84, 437-440.
- Zimmerman, G., 1978. *Zeit ang. Ent.* 85, 241-252.

