

# DE EIK ALS WAARDPLANT VOOR INSEKTEN

De eik wordt belaagd door een schare van plantenetende insecten. Die kunnen echter niet allen als potentieel schadelijk worden aangemerkt. Deze fytofagen bieden op hun beurt een bestaansmogelijkheid voor een nog groter aantal daarop prederende en parasiterende insecten, die de eik een zekere mate van bescherming geven tegen overmatige vraat. Maar de eik verweert zich zelf ook tegen de aantasting door insecten. Deze eigen afweer is mede afhankelijk van de omstandigheden waaronder de boom leeft. Gezien vanuit het natuurbehoud is een eik een waardevolle plant die de basis vormt voor een soortenrijk en complex insectenleven, waarin tal van soorten optreden die het behouden waard zijn. Daarvan worden er twee genoemd die extra aandacht vereisen, de bruine eikepage en het vliegend hert.



De betekenis van de plant voor plantenetende insecten wordt bepaald door de voedingswaarde en de benuttingsmogelijkheden van die plant. Dat is een gegeven, waaraan zowel ruimte- als tijd-aspecten kleven. Deze invalshoek biedt een aanvulling op de gangbare ideeën over aantalsregulatie van potentieel schadelijke insecten in de bosbouw, die zijn gebaseerd op studies naar de invloeden van predatoren, parasieten, pathogenen en weersfactoren. Van de zijde van de plant sturen factoren zoals voedingswaarde, afweer en groeiverloop echter evenzeer in de populatiedynamiek

van insecten. Deze aanvulling kan van praktische betekenis zijn naarmate men in het beheer meer met natuurbehoudsaspecten en met problemen van verstoring in groeiplaatsfactoren geconfronteerd wordt.

## Ruimte en tijd in grote lijn

De benuttingsmogelijkheid van de plant als voedingsbron voor insecten hangt in de eerste plaats af van de hoeveelheid waarin de plant voorkomt (aspect ruimte) en van de tijdsperiode waarin deze in een bepaalde regio reeds voorkomt (aspect tijd). Het veel voorkomen en het groot zijn van de

■ *Vliegend hert; een buitengewone traaggroeiende houtmolmeter, moet de tijd gegund worden*

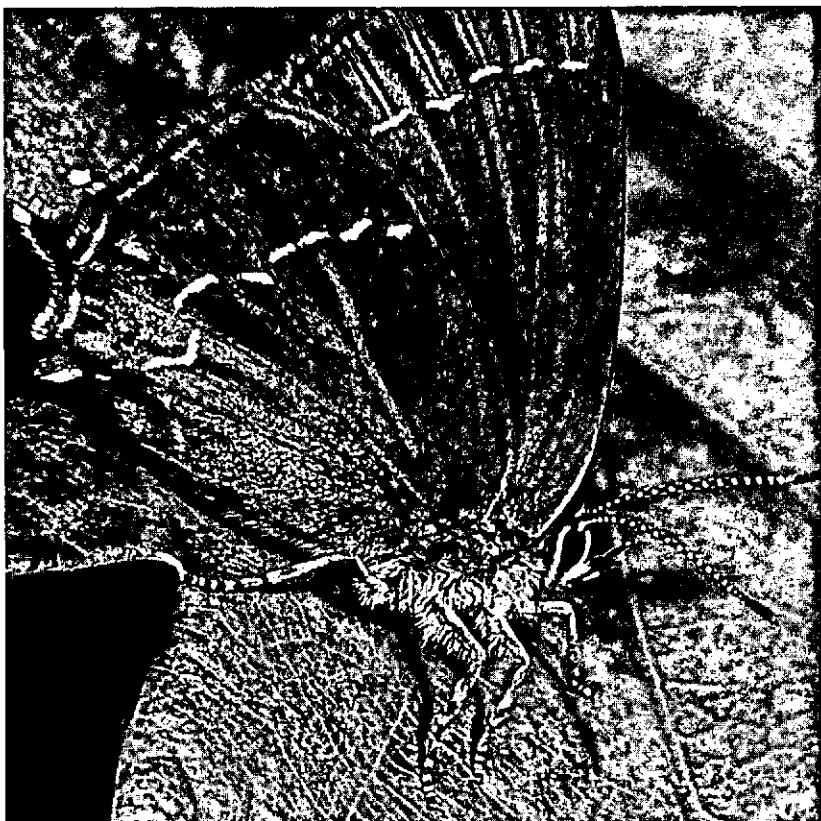
plant betekenen voor het insect dat daarop leeft een vergroting van zijn levenskansen. Het lang aanwezig zijn van de plant betekent dat het insectenleven de mogelijkheid is geboden zich in te stellen op het gebruik daarvan. In het onderzoek van Kennedy & Southwood (1984) in Groot-Brittannië werd het ruimte-aspect uitgedrukt in de abundantie van de boomsoort, ontleend aan de verbreiding over het aantal vierkante kilometers landop-

pervlak. Voor het tijdsaspect gelden de verschillende perioden die zijn verstreken sinds de tijdstippen waarop de thans aanwezige boomsoorten in Groot-Brittannië verschenen zijn. Een stapsgewijze regressie-analyse van deze gegevens levert reeds een verklarend niveau van 74%, als naast de factoren abundantie en ouderdom ook de factor "groenblijvendheid" betrokken werd. Deze groenblijvendheid heeft als maat voor de duurzaamheid van het blad direct te maken met het gehalte aan bladbeschermende stoffen en daaraan gekoppeld de afname van de kwaliteit van het blad als voedselbron. Het verband tussen aantallen fytofage insectesoorten per boomsoort en de kenmerken van de boomsoort kan dan uitgedrukt worden als:

$$\log (\text{aantal insectesoorten}) = 0,36 (\text{abundantie}) + 0,001 (\text{ouderdom}) - 0,49 (\text{groenblijvendheid}) - 0,16$$

Het aantal bladetende en sapzui-gende insectesoorten dat per boomsoort in Groot-Brittannië wordt aangetroffen, varieert van 43 tot 450 en deze verschillen kunnen dus voor een groot gedeelte verklaard worden uit de gegeven relatie. Als voorbeeld dienen hier enkele van de door Kennedy & Southwood beschouwde boomsoorten met het aantal insectesoorten dat daarop leeft (zie kader).

Het geslacht *Quercus* is een wijdverbreide en oude plantengroep. Wereldwijd telt het meer dan vijfhonderd soorten en het was al aanwezig in het tijdperk van het Krijt. In het Europese landschap is de eik met ruim 25 soorten een belangrijke boom in de regio's van de mediterrane tot en met de sub-boreale klimaten. Het totaal aantal insectesoorten dat van eiken leeft, moet dus voor Europa zeer aanzienlijk zijn.



■ *Bruine eikepage; een gebruiker van de eik-onder-bijzondere-omstandigheden, moet een plekje gegund worden*

Ook onze zomer- en wintereik zijn binnen hun huidig verspreidingsgebied al zeer lang aanwezige en algemeen voorkomende boomsoorten. Zij verweren zich tegen vraat met looizuur. Eikebladetende insecten moeten dus bijzondere eigenschappen bezitten om deze boom desondanks als voedselbron te kunnen benutten, maar ze hebben ook evolutionair ruim tijd gekregen om die te ontwikkelen. We mogen aannemen dat hun soortenaantal in de Nederlandse situatie niet veel

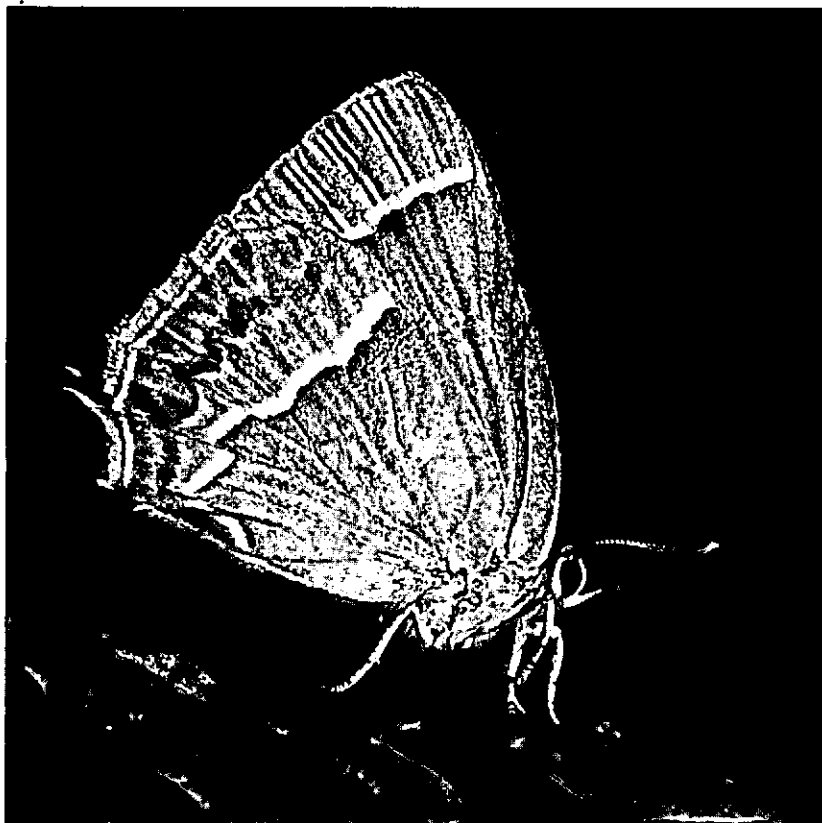
anders is dan in Groot-Brittannië. Het zijn vooral de verfijnde specialisten hieronder, die afhankelijk zijn van de "eik-onder-bijzondere-omstandigheden", die vanuit het natuurbehoud van betekenis zijn.

### Voedingswaarde en afweer

De voedingswaarde van de plant hangt in het algemeen gesproken af van het gehalte aan en de verhouding tussen enerzijds de voedingsstoffen eiwit, koolhydraat en vet, en anderzijds de stoffen die voor de stevigheid en bescherming van het blad dienen: vezels, lignine, silicaat, looizuur, olie, hars en was.

Warmbloedigen hebben voor hun temperatuurhuishouding veel energie nodig. Zij verkiezen daarom een naar verhouding koolhydraatrijke voedingsbron. Koudbloedigen leggen meer nadruk op voeding die rijk is aan grondstof voor hun lichaamsweefsel: eiwitten en aminozuren. Voedsel dat minder dan 5% eiwit bevat (omgerekend in drooggewicht) is daardoor voor bladetende insectelarven on-

esdoorn	( <i>Acer pseudoplatanus</i> )	43
es	( <i>Fraxinus excelsior</i> )	68
beuk	( <i>Fagus sylvatica</i> )	98
els	( <i>Alnus glutinosa</i> )	141
grove den	( <i>Pinus sylvestris</i> )	172
berk	( <i>Betula pendula</i> , <i>B. pubescens</i> )	334
eik	( <i>Quercus robur</i> , <i>Q. petraea</i> )	423
wilg	( <i>Salix</i> , 5 soorten)	450



■ *Eikepage; een gebruiker van de boomkruin, hoe meer eiken hoe meer mogelijkheden*

bruikbaar, terwijl herkauwers het lange tijd kunnen doen met voedsel waarin minder dan de helft daarvan voorkomt.

De mate van groei van de larvale stadia geeft het beste uitdrukking aan de voedingswaarde van planten voor insecten. Het vochtgehalte speelt daarbij ook een belangrijke rol. Scriber & Slansky (1981) hebben in deze zin alle beschikbare gegevens over groei-effecten bij bladeteende insectlarven op hun specifieke waardplanten geïnventariseerd. Daarbij is de groei van de insectlarven uitgedrukt in gewichtstoename per dag, gedeeld door het lichaamsgewicht (de RGR of Relative Growth Rate in mg/mg/dag). De gevonden verhoudingen lopen uiteen van 0,05 tot 1,5. Bij zeer snel groeiende insecten, die binnen één etmaal hun lichaamsgewicht kunnen verdubbelen, is die groter dan 1, bij alle trager groeienden kleiner dan 1. Die mate

van groei is duidelijk een soortspecifieke eigenschap. Bij soorten met het vermogen om buitengewoon snel te groeien, brengt vermindering van de voedselkwaliteit een remming van de groei teweeg. Bij soorten die slechts tot een trage groei in staat zijn, is deze eigenschap vooral gekoppeld aan een grote tolerantie voor geringe voedselkwaliteit. Bij deze soortengroep gaat het effect van verhoging van voedselkwaliteit spoedig verloren doordat hun groeirespons beperkend is. Iedere insectesoort heeft dus zijn specifieke grenzen voor mate van groei en voedselkwaliteit.

Figuur 1 geeft in vereenvoudigde vorm het door Scriber & Slansky gevonden verband tussen stikstofgehalte (als maat voor het gehalte aan eiwitten en aminozuren) watergehalte en mate van groei. De buitenste contourlijn in de figuur, binnen de assen waarlangs stikstof- en watergehalte zijn afgezet, geeft de begrenzing weer van de uiterste waarnemingen. De contourlijnen die daarbinnen liggen, geven de grenzen aan van de mate

van groei die bij de verschillende insectesoorten is waargenomen.

Het veld waarbinnen de snelste groei kan optreden (binnen de 0,80 contourlijn), ligt binnen de uitersten van 2,7% tot 5,4% stikstof (wat overeenkomt met 17% tot 34% eiwit) en 78% tot 89% water. Insectesoorten die in staat zijn om binnen 30 uur (bij 22 °C) hun lichaamsgewicht te verdubbelen, zijn gebonden aan kwaliteiten van bladeren die binnen dit bereik liggen. De rups van een soort als het groot koolwitje (*Pieris brassicae* L.), die op voedzame koolbladeren leeft, kan dan (bij 22 °C) binnen 16 dagen volgroeid zijn. Maar een soort die 4 dagen nodig heeft om zijn gewicht te verdubbelen, doet over zijn groeifase minstens 60 dagen. In de figuur is het veld van voedingskwaliteit te traceren waarbij deze groeisnelheid gerealiseerd kan worden. Voor de mate van groei van 0,25 ligt dit binnen de grenzen van 1% tot 3% stikstof en 55% tot 65% vocht. Als voorbeeld van deze langzame groeier mag hier gelden de meriamsborstel (*Dasychira pudibunda* L.), die fraaie wit behaarde rups met drie goudgele borstels op de rug en een rode pluim op het achterlijf die men van half september tot laat in de herfst in eikebossen kan aantreffen.

Als afweerstof, tegen alle vormen van vraat, maakt de eik looizuur of tannine aan. Deze fenolische verbinding moet in een vrij hoog gehalte (rond de twee procent droge stof) aanwezig zijn om werkzaam te zijn. De werking berust op het principe van waardeloos maken van het voedsel: tijdens de vertiering van het blad in het darmkanaal van de planteneters gaat looizuur een verbinding aan met de vrijkomende eiwitten, waardoor het dier deze niet kan opnemen.

### **Voedingswaarde en afweer in de tijd**

Het eiwit- en watergehalte van plantebaladeren is niet constant. Het verandert in de loop van het seizoen. In de groeifase heeft het blad de hoogste gehalten. In de fase dat het volgroeide blad uitsluitend als ademhalingsorgaan dient, zijn deze gehalten aanzienlijk lager. Als het blad verouderd wordt dit nog lager. Zo bevat blad van

de zomereik bij het ontluiken van het voorjaar 5% stikstof en 70% vocht. Begin juni is dit gehalte al gedaald tot 3% stikstof en 65% vocht, in augustus tot 2% stikstof en 55% water en in oktober tot 1½% stikstof en 50% vocht. (Feeny 1970, 1975). Op de eik kunnen daardoor in het voorjaar insecten leven die binnen twee dagen hun lichaamsgewicht verdubbelen, in de zomer de insecten die daar vier dagen voor nodig hebben.

Maar ook het looizuurgehalte van planteblederen is niet constant. De aanmaak van deze afweerstof is een tijd- en energierovend proces. Dat gaat ten koste van de eigen levensprocessen van een groeiend blad. Dientengevolge kan looizuur pas in hoge concentratie in het eikeblad optreden als de groeifase voorbij is. Bij het uitlopen van de knoppen bedraagt het looizuurgehalte minder dan 0,8%. Omstreeks eind mei is dit opgelopen tot 1%, half juni tot 1,5% en pas begin augustus wordt het werkzame niveau van 2% bereikt. Daarna neemt het looizuurgehalte snel toe en kan in september tot meer dan 5% zijn opgelopen (Feeny 1970, 1975).

Met het stijgen van het looizuurgehalte en dus van de afweer neemt de dalende voedingswaarde van het eikeblad derhalve extra af. Midden juni is het blad met 2,5% stikstof, 60% vocht en 1,5% looizuur voor de meeste insectesoorten al een onaantrekkelijke voedselbron geworden.

De eik volgt dus een levensstrategie waarbij in het voorjaar wordt geïnvesteerd in de opbouw van zijn assimilatieapparaat (blad- en twijggroei) en het risico van aantasting door plantenetters wordt geaccepteerd, ten gunste van een hoge mate van onkwetsbaarheid van dit apparaat tijdens de zomer waarin het volop in bedrijf is (de fase van hout- en wortelgroei en aanleggen van reserves voor het volgende seizoen).

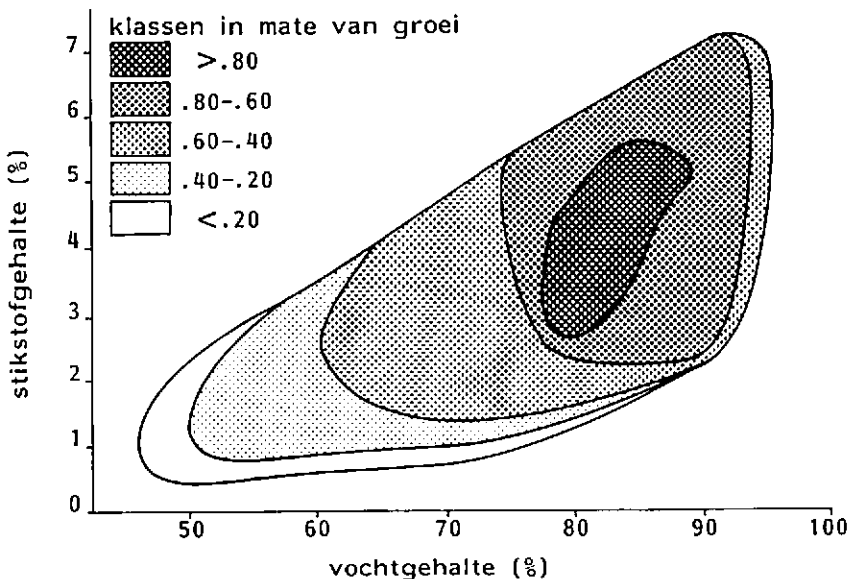
### Stress

De voedingswaarde en afweer van de plant zijn uiteraard afhankelijk van zijn conditie. Die conditie wordt bepaald door de stress waaronder de plant verkeert, d.w.z. door de verzameling van omstandigheden waarbij de betreffende plantesoort in zijn groei en ontwikkeling wordt geremd. Droogte,

zuurstofgebrek in de bodem, hoge zuurgraad of hoge alkaliteit, nutriëntengebrek en extreme temperatuurwisselingen zijn de bekendste stressveroorzakende factoren bij planten. De effecten van zulke stress kunnen zich uiten in een dramatische verandering van de relatie tussen plant en dier.

Als regel geeft een plant onder stress voorrang aan de handhaving van het eiwitgehalte. Dit gaat dan ten koste van zijn afweer. Zo'n in zijn afweer verzwakte plant, die nog wel een voldoende voedingswaarde heeft, loopt dan een verhoogd risico sterk door plantenetters te worden aangetast. Er kunnen zich echter ook specifieke stress-omstandigheden voordoen waarbij een plant toch een hoge afweer kan ontwikkelen. Dit geldt speciaal voor planten die met afweerstoffen werken die geen bijzondere grondstoffen vereisen; dit zijn met name de looizuren. Zo kan een eik die weliswaar onder nutriëntstress verkeert, maar over voldoende vocht en lichtenergie beschikt, toch een hoge afweer tegen plantenetters hebben (o.a. Scriber and Slansky 1981, Rosenthal en Janzen 1979).

Het is in dit verband nog niet geheel duidelijk hoe de thans zeer actuele vorm van stress als gevolg van bodemverzuring, onder gelijktijdig verhoogd aanbod van stikstofverbinding vanuit de atmosfeer, uitwerkt op de relatie tussen plant en dier. Het gedurende de laatste jaren nogal chronisch optreden van rupsenplagen plaatselijk in Brabant en op verschillende plaatsen in Duitsland zou in verband kunnen staan met een verstoorde plant-dier relatie. De gedachte dat dit een hoofdoorzaak kan zijn, wordt gevoed door de onderzoekresultaten in Finland. Het optreden van rupsenplagen op de berk bleek daar sterk samen te hangen met de cycli in voedingswaarde en afweer door bladbeschadiging en klimaatsfluctuaties (Haukioja et al. 1975, 1978, 1979).



■ *Figuur 1: De mate van groei van de insectelarven, uitgedrukt in de gewichtstoename per dag ten opzichte van het lichaamsgewicht, is weergegeven in klassen. Het veld dat correspondeert met een klasse, geeft aan welke groeisnelheid mogelijk is binnen de waarden van stikstof- en watergehalte van het blad. Voor de aangegeven klassen komt dit overeen met een verdubbeling van het lichaamsgewicht binnen de tijd van: groter dan .80; binnen 30 uur, .80 tot .60; binnen 40 uur, .60 tot .40; binnen 2,5 dagen, .40 tot .20; binnen 5 dagen, kleiner dan .20; langer dan 5 dagen. Naar Scriber & Slansky, 1981. Gewijzigd*

### Het antwoord van de insecten

Insecten zijn in principe gebaat bij een hoog eiwit- en watergehalte en een laag gehalte aan afweerstoffen van hun waardplanten. Dat verlaagt im-



■ Een gemengd loofbos; de wereld van de eikepage

mers de sterftkans van de larven, die bovendien door betere voeding adulten voortbrengen die relatief robuust zijn en over een hoog voortplantingsvermogen beschikken. Een situatie waar dergelijke gunstige ontwikkelingsmogelijkheden heersen, biedt echter risico van overbevolking en uitputting van de voedselbron, en/of verhoogde sterfte door predatoren en

pathogenen. Daar tegenover staat dat een specialisatie op karige voedselbronnen in ruimten waar relatief weinig predatoren of pathogenen voorkomen, evenzeer een verhoogd voortplantingssucces kan opleveren. De verschillende levensstrategieën die de insecten dan ook hebben ontwikkeld, kunnen in hoofdlijnen als volgt worden getypeerd:

1 specialisaties op hoogwaardige voedselbronnen en het weerstaan van voedselinteracties met andere

soorten en afweermechanismen;  
 2 specialisaties op hoogwaardige voedselbronnen én op de verschillen in ruimte en tijd waarin die voedselbronnen zich voordoen;  
 3 specialisaties op laagwaardige voedselbronnen en het kunnen leven onder fysisch moeilijke omstandigheden.

Voor type 1 en 2 is een snelle groei één van de kenmerken, voor 3 trage groei. In de strategieënclassificatie van Grime (1979) zijn dit respectievelijk de competitors (K-strategen), de ruderals (r-strategen) en de stress-tolerators (zwakke categorie K-strategen). De entomofauna die de eeuwen trotserende eik als voedselbron benut, past vooral de eerste en derde type van specialisatie toe.

Voor eikebladetende insecten biedt de periode vóór half juni gunstige omstandigheden aan soorten die hoogwaardig voedsel nodig hebben en snel groeien (specialisatietype 1). De rupsen die in de voorzomer op eiken leven, zijn uiterlijk binnen 40 dagen volgroeid. De periode daarna biedt alleen mogelijkheden voor soorten die laagwaardig voedsel verdragen, looizuur kunnen neutraliseren en traag groeien (type 3). De rupsen die in de zomer en herfst op eiken leven, hebben voor hun ontwikkeling 60 tot 90 dagen nodig. Deze traaggroeiers zijn aanzienlijk in de minderheid, zowel naar aantal individuen als naar soorten. Kaalvraat van eiken ziet men dan ook alleen optreden in de voorzomer, in de periode dat de snel-groeiers de eik als waardplant gebruiken.

Voor de eik is dus de risicoperiode het voorjaar en de veilige tijd de zomer. Zijn eerder geschetste levensstrategie omvat echter als aanvullende risicodekking ook de mogelijkheid van een zeker herstel na aantasting in de lente, in de vorm van het vermogen van hernieuwde blad- en twijggroei in de zomer.

### Biologische groepen naar gedrag in de tijd

De concrete uitwerking van de strategieën in karakteristiek differentiërende biologische eigenschappen stelt de voedselspecialisatie centraal. Op basis daarvan kunnen biologische

groepen worden onderscheiden, die in de eerste plaats worden gekarakteriseerd met het gedrag in de tijd door de wijze waarop de ontwikkeling van de insecten is afgestemd op het groei-verloop van de eik.

De eerste groep is die van de snel-groeiende ei-overwintersaars die in het voorjaar als rups aanwezig zijn op het moment dat de knoppen open gaan. Dat wordt op verschillende manieren bereikt. De wintervlinders (o.a. *Operophtera brumata* L. en *Erannis defoliaria* Clerck) leggen de eieren afzonderlijk op de twijgen gedurende vorstvrije winterdagen, de plakker (*Lymantria dispar* L.) en de nonvlinder (*L. monacha* L.) leggen de eieren in de zomer in de spleten van de schors van de stam in grote massa's bijeen, de eikebladroller (*Tortrix viridana* L.) afzonderlijk bij de knoppen op de twijgen. Dit zijn allen zgn. nachtvlinders, overwe-

■ *Struweel met eiken onder stress-omstandigheden; (de bonzai struiken op de voorgrond), de wereld van de bruine eikepage.*

gend van het eerste strategietype. De twee dagvlinders die op eik leven, overwinteren eveneens als ei. De eikepage (*Quercusia quercus* L.) legt de eieren in augustus op de eindknoppen en de buitenste twijgen van bomen van de bruine eikepage (*Satyrus ilicis* L., oude naam *Nordmannia ilicis*) in juli op de schors van binnentwijgen van struiken.

De eieren van deze dag- en nachtvlinders komen uit voordat de knoppen open zijn. In de tussenliggende periode kunnen ongunstige weersomstandigheden een hoge sterfte onder de pas uitgekomen rupsjes veroorzaken. In dit verband moet men ook aandacht schenken aan de zeer grote spreiding in het tijdstip van open gaan van de knoppen. De eik vertoont een intraspecifieke fenologische variatie van meer dan drie weken. Dit werkt tegen de vroege planteneters die hun ontwikkeling afstemmen op het tijdstip van de "bud burst".

De rupsen van plakker en nonvlinder groeien aanzienlijk langzamer dan de overige ei-overwintersaars. Deze tame-

lijke traaggroeiers zijn echter sterk polyfaag en kunnen vele typen van afweersystemen doorbreken. Dat is hun specialisatie. Het langzaam groeien van de rups heeft tot gevolg dat de rups in het laatste stadium genoeg moet nemen met voedsel dat van aanzienlijk minder kwaliteit is. Dat is voor deze soorten geen bezwaar, ze kunnen zelfs op naaldhoutsoorten leven. Ze vertonen daardoor kenmerken die karakteristiek zijn voor het derde strategietype.

De tweede biologische groep is die van de pop-overwintersaars, die in de zomer als rups op de eik leven. De eieren worden in juni op de bladeren gelegd en de traag groeiende rupsen zijn pas eind september - begin oktober volwassen. Deze pop-overwintersaars op de eik vertegenwoordigen de stress-tolerators van strategietype 3. Een voorbeeld hiervan is een reeds eerder genoemde meriamsborstel.

Ten slotte is er nog een derde biologische groep, de rups-overwintersaars. Een voorbeeld daarvan is de bastaard satijnvlinder (*Euproctis chrysorrhoea*



L.). Deze rups komt in augustus uit het ei op het tijdstip dat de eik als voedselbron weinig geschikt is. De rupsjes groeien dan ook heel traag en zijn na twee maanden nog niet eens half volwassen. Na overwintering in het spinselfnest hebben de rupsen in het voorjaar de meest voedzame situatie van hun waardplant, de ontluikende bladeren, tot hun beschikking. Zij zijn echter niet in staat deze op gelijke wijze te benutten als de ei-overwinteraars en ze zijn zelfs gemiddeld twee tot drie weken later volwassen, in juli. Het is eveneens een polyfage soort die in staat is verschillende afweersystemen van planten te doorbreken.

### Ruimtelijk gedrag van de biologische groepen

Het gedrag van de biologische groepen in de ruimte blijft hier beperkt tot een vergelijking binnen de groep van ei-overwinterenden tussen de genoemde dagvlindersoorten en de nachtvlinders.

De twee dagvlinders zijn opvallend selectief in de keuze van vliegplaats en de plekken waar de eieren de gelegd worden. De eikepage leeft in de kruinlaag en heeft een voorkeur voor grote eikebomen. De bruine eikepage leeft in de struiklaag. Deze soort kan daardoor tijdelijk optreden in jonge stadia van een natuurlijke of antropogene vegetatieontwikkeling naar bos, en soms in eikehakhout kort na de kap. Een blijvender en zekerder biotoop wordt deze soort geboden door situaties waar de waardplant onder stress verkeerd, d.w.z. in de mantel van bosranden en in eikenstruwelen op natte of zeer arme standplaatsen.

Deze twee soorten verschillen zo sterk in hun gedrag, dat ze ruimtelijk maar weinig samen voorkomen. Tijdens de voortplanting treden eveneens bijzonderheden op die met ruimte te maken hebben. De mannetjes van de eikepage hebben de neiging om samen te scholen in de kruin van een opvallende boom, terwijl de mannetjes van de bruine eikepage een territoriaal gedrag vertonen en bij voorkeur bloeiende braamstruwelen aan de bosrand bezetten. Deze twee vlindersoorten treden nimmer in hoge dichtheden op en het ingewikkelde gedrag van de



■ *Eikepage; uitgekomen ei bij eindknop, rupsje is in zojuist geopende rechter knop gekropen. Let op de aanwezigheid van de bloeiwijze, een ideale voedselbron voor de rups*

vlinders kan te maken hebben met een populatieregulerend mechanisme. De bruine eikepage blijkt een kwetsbare soort te zijn die in de aanplant van eiken in bermen en bossen meestal niet of hooguit gedurende korte tijd een geschikt milieu vindt. De eikepage kan daar wel goed gebruik van maken. De bruine eikepage is bij uitstek een voorbeeld van het natuurbehoud waardevolle soort van de "eik-onder-bijzondere-omstandigheden", de "bonzai-eik".

De nachtvlinders vertonen in de regel

geen gedrag waaruit een ruimtelijke oriëntatie of preferentie blijkt. De wintervlinders hebben vleugelloze vrouwtjes. Zij kunnen heel verplaatst worden door vanuit de pop, die zich in de bodem bevindt, via de stam in de boom te klimmen. Het is raadselachtig hoe deze soorten het voor elkaar krijgen om zich desondanks tamelijk goed te verspreiden. Van de plakker en nonvliender is dit duidelijker. De pasgeboren rupsjes zijn heel licht en sterk behaard en kunnen daardoor gemakkelijk met de wind meegevoerd worden (anemochoren). Dit verklaart waarom men de rupsen van deze soorten overal kan tegenkomen. Deze vlindersoorten die potentieel als plaag kunnen optreden, lijken dus niet in

#### Gilde van de bladeters

vlinders	(Lepidoptera)	189
kevers	(Coleoptera)	67
bladwespen	(Hymenoptera, Symphyta)	17

#### Gilde van de sapzuigers

wantsen	(Hemiptera, Heteroptera)	38
cicaden, bladvlooien, schildluizen en witte vliegen	(Homoptera, Homoptera)	21
bladluizen	(Homoptera, Aphidoidea)	15

#### Gilde van de gallenmakers

galwespen	(Hymenoptera - Gynipoidea)	53
-----------	----------------------------	----

#### Diversen

23

staat te zijn om actief de ruimte gedifferentieerd te exploiteren.

### Groepen naar plaats in de voedselketen

De entomofauna van de eik die van de groene delen leeft, bestaat uit bladeters, sapzuigers en gallenmakers. Zulke verschillende schakels in de voedselketen worden aangeduid als gilde. Het gilde van de bladeters vertoont het duidelijkst de relatie met voedingswaarde, groeiverloop en afweer. Het gilde van de sapzuigers dat zijn voedsel veelal bemachtigt door het aftappen van sap dat door de zeefvaten stroomt, heeft geen last van het groeiverloop en de afweer door looizuur. De sapzuigers kunnen zich voeden zolang de sapstroom gaande is en zijn voor hun groei afhankelijk van de concentratie aan aminozuren en in water oplosbare eiwitten. Van dit gilde verloopt het levensritme geheel anders. De soorten vallen echter niet op, ze veroorzaken geen spectaculaire kaalvraat. Het zachtjes wegwijnen van een eik en het zwart worden van de bladeren door de honingdauw (de suikerhoudende ontlasting van de sapzuigers) tijdens een plaag trekken niet zo gauw de aandacht van mensen, maar wel van allerlei insecten die zich met honingdauw kunnen voeden, inclusief de honingbijen.

Het gilde van de gallenmakers dwingt de eik met hormoonachtige stoffen tot vorming van verschillende typen van uitwassen waarin de larven zich kunnen ontwikkelen. Binnen dit gilde treedt een sterke specialisatie naar de tijd op, de voorjaarsgallenmakers op de jonge scheuten, de zomergallenmakers op de bladeren en een enkele op de wortels. Uit het Britse onderzoek (Kennedy & Southwood, 1984) blijkt dat deze gilden op de eik de volgende aantallen soorten tellen (zie kader op pag. 7). Het gilde van bladeters maakt op de eik 68% van de insectenfauna uit. De groep van de vlinders is met 47% het sterkst vertegenwoordigd. Daarvan zijn echter maar weinig soorten die monofaag op eik leven. Van de genoemde soorten zijn dit alleen de eikebladroller, eikepage en bruine eikepage. De eikepage leeft op de meeste bladverliezende Europese

eiken en tevens op de Amerikaanse eik (*Quercus rubra* = *Q. borealis*). De bruine eikepage leeft eveneens op de meeste Europese eikesoorten, inclusief de groenblijvende steeneik (*Q. ilex* L.), mits deze in struikvorm groeien in een bepaalde landschappelijke situatie.

### De mens

De waarde van de eik als voedselbron voor insecten wordt mede bepaald door de invloed van de mens. Door het aanplanten van eiken neemt de kwantiteit en daarmee de betekenis als voedselbron toe (een functie van abundantie en ouderdom). Het aanplanten op plaatsen waar de eik onder stress-omstandigheden verkeert, kan tot gevolg hebben dat er afwijkende plant-dier-relaties optreden. Wanneer dit het optreden van plagen tot gevolg heeft, zal men tot bestrijding van het plaaginsect willen overgaan. In de huidige situatie kan dit alleen gerealiseerd worden door methoden waarbij het grootste deel van de entomofauna van de eik vernietigd wordt. Dit heeft weer een nadelig effect op de hogere trofische niveaus van parasieten en predatoren, onder andere insectenevende vogels.

Om welke aantallen en soortenrijkdom het in de entomofauna gaat, kan men gemakkelijk zelf in ogenschouw nemen door in de laatste week van mei of eerste week van juni een omgekeerde parapluie onder een eiketak te houden en die tak enkele harde tikken te geven. In de parapluie bevindt zich weldra een complete diertuin.

De mens grijpt echter ook in op het niveau van vegetatie en landschap. In enkele gevallen kunnen daarbij gecompliceerde plant-dier-relaties in het geding zijn. De bruine eikepage is van bijzondere situaties afhankelijk die zich nu door toeval voordoen doch bij een intensieve houtteelt nauwelijks zullen optreden. Van de entomofauna die met de eik is geassocieerd, verdient nog één soort een aparte vermelding, het vliegend hert (*Lucanus cervus* L.). Dit is een soort uit het gilde van de houtmolmeters met een bijzonder langzame ontwikkeling. De kever doet vijf tot zeven jaar over zijn ontwikkelingscyclus en alleen grote, duur-

zame, gedeeltelijk vermolmde stronken of stobben kunnen voor deze soort een geschikt milieu bieden. Dit is een situatie waar vooral het tijdspect van het menselijk ingrijpen aan de orde komt.

### Referenties en algemene literatuur

- Edwards, P. J. en Wratten, S. D. Ecology of Insect-Plant Interactions. Studies in Biology no. 121. Edward Arnold, London.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf lannings and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Feeny, P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: L. E. Gilbert & P. H. Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*, p. 3-19. Univ. Texas Press, Austin & London.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- Haukioja, E. en Hakala, T. 1975. Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 12: 1-9.
- Haukioja, E., Niemela, P., Iso-livari, L., Ojala, H. en Aro, E. M. 1978. Birch leaves as a resource for herbivores. I. Variation in suitability of leaves. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 14: 5-12.
- Haukioja, E. en Niemela, P. 1979. Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurrence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves. *Oecologia* 39: 151-159.
- Kennedy, C. E. J. en Southwood, T. R. E. 1984. The number of species of insects associates with British trees: a re-analysis. *J. An. Ecol.* 53: 455-478.
- Morris, M. G. en Perring, F. H. (ed.). 1974. *The British Oak. Its history and natural history*. E. W. Classey, Faringdon, Oxon.
- Proceedings 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*. Wageningen, 1982. Pudoc.
- Rosenthal, G. A. en Janzen, D. H. (ed.). 1979. *Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York.
- Scriber, J. M. en Slansky, F. jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.* 26: 183-211.
- Strong, D. R., Lawton, J. H. en Southwood, Sir Richard. 1984. *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. pp. 313. Blackwell Scient. Publ., Oxford, London, etc.