

Verschuivingen van insectenplagen bij bomen sinds 1946 in relatie met
klimaatverandering

Verschuivingen van insectenplagen bij bomen sinds 1946 in relatie met klimaatverandering

Met aandacht voor de effecten van stikstofdepositie, vochtstress, bossamenstelling en bosbeheer

L.G. Moraal
G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis
H. Siepel
M.J. Schelhaas
G.F.P. Martakis

Alterra-rapport 856

Alterra, Wageningen, 2004

REFERAAT

Moraal, L.G., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, H. Siepel, M.J. Schelhaas & G.F.P. Martakis, 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, Alterra-rapport 856. 68 blz.; 28 fig.; 3 tab.; 71 ref.

Uit de jaarlijkse monitoring van plaaginsecten op bomen sinds 1946 blijkt dat er invasies van uitheemse insecten worden waargenomen, maar ook bij de inheemse insectenplagen treden er verschuivingen op. De vraag rijst of veranderende milieufactoren zoals verdroging, stikstofdepositie en klimaatverandering hierbij een oorzakelijke rol spelen. Wanneer meerdere factoren tegelijkertijd optreden wordt gesproken van 'multiple stress'. Klimaatverandering kan op een directe wijze op de ontwikkeling van insectenpopulaties inwerken. In andere gevallen kan de vitaliteit van de bomen of het bos zodanig verminderd zijn, dat secundaire organismen hun kans krijgen. Daarnaast zijn er in de loop van de tijd veranderingen in het bosbeheer en bossamenstelling gekomen. Om deze soms verstrengelde zaken te ontwarren is gekozen voor een unieke aanpak. Uit de database met gegevens sinds 1946, zijn de 150 meest gemelde plaaginsecten geselecteerd. Deze insecten zijn ingedeeld volgens een schema met bepaalde basale overlevingsstrategieën (Life History Strategies). Hieruit is gebleken dat insecten die overwinteren als ei, het de laatste decennia beter doen dan soorten die overwinteren als larve, pop of adult. Dit is een sterke aanwijzing voor een effect van klimaatverandering.

Trefwoorden: insecten, plagen, bomen, bos, klimaatverandering, levensstrategie, Life History Strategy, milieustress, stikstofdepositie, vochtstress, bosbeheer, bossamenstelling.

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 18,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 856. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2004 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info@alterra.wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
2 Opzet en uitvoering jaarlijkse monitoring insectenplagen op bomen sinds 1946	13
3 Er worden verschuivingen van insectenplagen geconstateerd	15
3.1 Veranderingen bij inheemse plaaginsecten	15
3.2 Invasies van zuidelijke plaaginsecten	17
4 Invloeden van het klimaat op bomen en insecten	21
4.1 Klimaatverandering	22
4.2 Jaarlijkse klimaatgemiddelden voor enkele relevante perioden	22
4.3 Bomen lopen tegenwoordig eerder uit	25
4.4 Directe en indirecte effecten van klimaatverandering op insecten	26
4.5 Hypothese: ei-overwinteraars doen het beter in de huidige zachte winters	29
5 Indeling plaaginsecten op basis van hun 'Life History Strategy'	31
6 Analyse 'Life History Strategies' van plagen sinds 1946	33
6.1 Respons van ei, larve, pop en adult-overwinteraars op loofbomen	36
6.2 Respons van insecten op eik -toetsing van hypothese 4.5	37
6.2.1 Ecologie van larve en adult-overwinteraars op eik	38
6.2.2 Ecologie van ei-overwinteraars op eik	41
6.2.3 Onderlinge interacties plaaginsecten	43
7 Plaagbeïnvloeding door overige factoren	45
7.1 Veranderingen in bossamenstelling	45
7.1.1 Veranderingen in arealen en boomsoortensamenstelling	46
7.1.2 Menging	47
7.1.3 Leeftijdsopbouw	48
7.1.4 Lijnvormige beplantingen	50
7.1.5 Andere insectenplagen door andere bossamenstelling	51
7.2 Stikstofdepositie	54
7.3 Vochtstress door verdroging of vernatting	55
7.4 Veranderingen in het bosbeheer	56
8 Discussie	57
9 Conclusies	61
10 Aanbevelingen voor verder onderzoek	63
Literatuur	65

Woord vooraf

Wie weet dat nog? In de zestiger jaren werden in Noord-Brabant speciale informatiefolders over de Bastaardsatijnvlinder met z'n brandharen uitgegeven, zoals dat nu gebeurt met de Eikenprocessierups. In vele wegbeplantingen werden toen vliegtuigbespuitingen uitgevoerd. De Ringelrups is een andere 'vergeten plaag', een regen van uitwerpselen en glibberige verkeersgevaarlijke massa's platgereden rupsen langs de Amsterdamse grachten. Dat was in de jaren dertig en veertig toen de iepen daar volledig werden kaalgevreten. En dan de plagen in de jaren vijftig, waarbij het privévliegtuig van Prins Bernhard mocht worden gebruikt voor het uitvoeren van insecticidebespuitingen op de Veluwe tegen de Gewone dennenbladwesp. Tegenwoordig hebben we te maken met nieuwe plagen, soms van Zuid-Europese oorsprong, zoals de Roodzwarte dennencicade, de Eikenprocessierups en de Paardenkastanje mineermot.

Alterra volgt dit soort veranderingen met de "Jaarlijkse monitoring van insectenplagen sinds 1946". Dit is een van de langstlopende continue biologische meetreeksen in Nederland; de laatste jaren gebeurt dat in het LNV-DWK project 381-11060. De monitoring wordt uitgevoerd met behulp van een netwerk van vrijwillige waarnemers, voornamelijk beheerders van bomen in bossen, landschappelijke beplantingen en stedelijk gebied. Het netwerk is met ca. 400 waarnemers springlevend omdat de beheerder behoefte heeft aan achtergrondinformatie en nieuwe plagen tijdig wil onderkennen.

In de loop der jaren zijn ca. 25.000 meldingen over insectenplagen verzameld. Deze veelheid aan gegevens biedt de mogelijkheid een nadere analyse uit te voeren naar de oorzaken van de verschuivingen van de plagen. Met het LNV-DWK project 381-11784 (Waarneming en analyse van insectenplagen in bossen in relatie met multiple stress) is ruimte ontstaan voor een oriënterend onderzoek naar mogelijke relaties tussen milieustress en de verschuivingen van insectenplagen bij bomen. Klimaatverandering zal volgens de vele literatuur een grote impact op bomen en insectenpopulaties hebben. Behalve dit rapport is al eerder geanticipeerd op de effecten van klimaatverandering en zijn, in het kader van dit project, daarover reeds enkele artikelen verschenen (Moraal, 2003c,d; Moraal et al., 2002; Moraal et al., 2003).

Verder heeft het project geresulteerd in samenwerking met de WUR Vakgroep Systeemanalyse. Hierbij is een studentenonderzoek uitgevoerd: een literatuuronderzoek en een oriënterend onderzoek naar het optreden van de Eikenprocessierups in relatie met klimaatverandering en natuurlijke vijanden (Custers, 2003). Daarnaast is een bijdrage geleverd aan drie symposia die in het teken stonden van klimaatverandering:

- Veldsymposium De effecten van klimaatverandering op de natuur in Nederland, Landgoed Oldenaller te Nijkerk, Stichting Natuur en Milieu. "Verschuivingen van insectenplagen bij bomen", poster; 6 juni 2002.

- Challenging Times: towards an operational system for monitoring, modeling, and forecasting of phenological changes and their socio-economic impacts. International Conference European Phenology Network, 31 March – 2 April 2003, Wageningen.
- Minisymposium “Klimaatverandering en natuurbeleid” Raad Landelijk Gebied en De Levende Natuur, Amersfoort; 2 juni 2003.

De opmerkingen en suggesties van J. den Ouden (Centrum Ecosystemen, DOW) en A.F.M. Olsthoorn (Centrum Ecosystemen, Alterra) werden zeer op prijs gesteld.

Leen Moraal

Samenvatting

Sinds 1946 wordt elk jaar het optreden van insectenplagen met behulp van een netwerk van vrijwillige waarnemers uitgevoerd. Daarbij worden plagen op bomen en struiken in bossen, landschappelijke beplantingen en stedelijk gebied geregistreerd. Uit deze monitoring blijkt dat er de laatste tijd veel veranderingen bij plaaginsecten worden waargenomen. Zo zijn er invasies van nieuwe insecten zoals de Roodzwarte dennencicade. Dit insect kwam oorspronkelijk alleen voor in het Mediterrane gebied. Sinds de jaren tachtig heeft dit plaaginsect regelmatig een massale verbruining en vroegtijdige naaldval veroorzaakt in dennenbossen op de Veluwe en Noord-Brabant. Een ander voorbeeld is de Eikenprocessierups die oorspronkelijk thuishoort in Centraal en Zuid-Europa. Maar omdat deze rups al sinds 1991 ononderbroken in Nederland aanwezig is, lijkt deze soort voorgoed in Nederland te zijn ingeburgerd. In 2002 en 2003 werden er zelfs populaties boven de grote rivieren, in Zuid-Holland, Utrecht en Gelderland, aangetroffen. Een andere nieuwkomer is de Paardenkastanjemineermot, die vanuit Macedonië in hoog tempo heel Europa heeft veroverd. Dit motje zorgt voor een totale verbruining van de bladeren en een vervroegde bladval bij paardenkastanje.

Maar ook bij de inheemse insectenplagen treden er verschuivingen op. In de veertiger en vijftiger jaren waren soorten zoals de Gewone dennenbladwesp, Douglaswolluis, Grote dennensnuitkever, Sparrenbladwesp, Lariksmot en Dennenscheerder zeer algemeen. In de periode daarna ging het vooral om Elzenhaan, Groene sparranluis, Groene eikenbladroller en Satijnvlinder. De laatste tien-twintig jaar domineren de Grote iepenspintkever, Grote wintervlinder, Pruimenspinselmot, Eikenprocessierups en Eikenprachtkever. Er lijkt een verschuiving van naald- naar loofboom-insecten plaats te vinden. Dit zou kunnen komen door een toename in het areaal loofbomen terwijl het aandeel naaldbomen ongeveer gelijk bleef. Maar ook binnen de loofbomen treden er verschuivingen op. De vraag rijst of veranderende milieufactoren hierbij een oorzakelijke rol spelen. Een verminderde gezondheidstoestand van bossen is vaak in verband gebracht met stressfactoren zoals verdroging, stikstofdepositie en klimaatverandering. Wanneer meerdere factoren tegelijkertijd optreden wordt gesproken van 'multiple stress'. In sommige gevallen kan de vitaliteit van de bomen of het bos zodanig verminderd zijn, dat secundaire organismen hun kans krijgen. In dit rapport worden de verschillende aspecten belicht.

Klimaatverandering kan op een directe wijze op de ontwikkeling van insectenpopulaties inwerken. Het is bekend dat, om maar enkele soorten te noemen, de Eikenprachtkever, de Eikenprocessierups en de Koningsschildluis warmteminnende soorten zijn. We zouden dus aan ieder insect het label wel/matig/niet warmteminnend kunnen toekennen om vervolgens te kijken of de warmteminnende soorten het de laatste 20 jaar beter doen. Maar dit zou geen objectief onderzoek zijn om te concluderen dat klimaatverandering een belangrijke rol speelt bij het optreden van plagen. We hebben gekozen voor een andere aanpak.

We hebben uit onze database de 150 meest gemelde plaaginsecten geselecteerd en ingedeeld volgens een schema met 'Life History Strategies', oftewel de basale ecologische overlevingsstrategieën. Hierbij werden 21 verschillende ecologische groepen onderscheiden. Voor insecten op loofbomen, waarbij eik nader is bekeken, is na analyse het volgende gebleken:

- Ei-overwintersaars doen het de laatste decennia relatief beter dan in de periode daarvoor.
- Insecten die als larve, pop of adult overwinteren, doen het tegenwoordig minder goed.

Wat zijn de oorzaken voor deze verschillen, waarom doen de ei-overwintersaars het de laatste decennia relatief beter?

De overlevingskansen van veel insectensoorten worden door de winter bepaald. Nederland heeft een zeeklimaat, oftewel een wisselvallig klimaat. Voor insecten is het moeilijk zich aan de onvoorspelbaarheid van een dergelijk klimaat aan te passen. Bij de toenemende zachte en vochtige winters kunnen de overwinterende kwetsbare larven en adulten meer te lijden hebben van schimmelziektes dan de overwinterende eitjes. Daarnaast zijn er andere belangrijke klimaatinvloeden. Zo hebben veel insecten een koudeprikkel nodig om in het voorjaar actief te worden. Milde winters versterken dan het risico van 'mismatch' tussen het uitlopen van het blad en het actief worden van het insect. Dit kan mogelijk bijdragen aan een negatieve invloed op de overwinteringstadia larve, pop en adult en minder op het eistadium. Daarmee kunnen de populatiedichtheden van bepaalde insectensoorten kleiner of juist hoger worden.

1 Inleiding

Bomen zijn een voedselbron voor een grote verscheidenheid aan insecten. Daarmee vervullen bomen een belangrijke rol bij de biodiversiteit. De meeste insecten op bomen zijn herbivoren en behoren tot de houtboorders, blad- en naaldvreters, bladmineerders, bladzuigers, zaadvreters en galvormers. Er bestaan grote verschillen tussen boomsoorten; zo leven er op esdoorn ongeveer 40 en op els 140 herbivore insectensoorten. Wilgen en eiken spannen echter de kroon met meer dan 400 soorten. Deze insecten zijn op hun beurt weer een voedselbron voor vogels en een heel scala van natuurlijke vijanden zoals roofinsecten en sluipwespen. Daarmee leveren bomen dus een zeer belangrijke bijdrage aan complexe levensgemeenschappen.

Wanneer alles meezit (gunstige weersomstandigheden, goede voedselkwaliteit en lage aantallen natuurlijke vijanden), dan hebben sommige insectensoorten de mogelijkheid om zodanig in aantal toe te nemen, dat er van een insectenplaag gesproken kan worden. Sommige plagen zijn ernstig omdat ze boomsterfte of een verminderde vitaliteit van bomen en bossen kunnen veroorzaken. In ieder geval zijn plagen op bomen vaak opvallende fenomenen die aandacht trekken.

Een verminderde vitaliteit van bossen wordt al langere tijd in verband gebracht met stressfactoren zoals verdroging door wateronttrekking, verzuring, stikstofdepositie en klimaatverandering. Wanneer meerdere factoren tegelijkertijd inwerken of verstrengeld zijn wordt wel gesproken van ‘multiple stress’. Een voorbeeld hiervan is de stikstofdepositie waardoor plaatselijk in bossen veel opneembare stikstof aanwezig is. De bomen worden ‘lui’ en vormen minder wortels waardoor ze extra gevoelig worden voor droogte. De stressfactoren kunnen eveneens een invloed hebben op het optreden van insectenplagen. In sommige gevallen kan de vitaliteit van bomen of bossen verminderd zijn waardoor secundaire organismen hun kans krijgen. Daarnaast kunnen bepaalde factoren, zoals klimaatverandering, op een directe wijze op insectenpopulaties inwerken. Ook geheel andere factoren kunnen een invloed op het optreden van plagen uitoefenen. Veranderingen in bossamenstelling en bosbeheer kunnen ook invloed gehad hebben. In dit rapport wordt aan deze aspecten aandacht besteed.

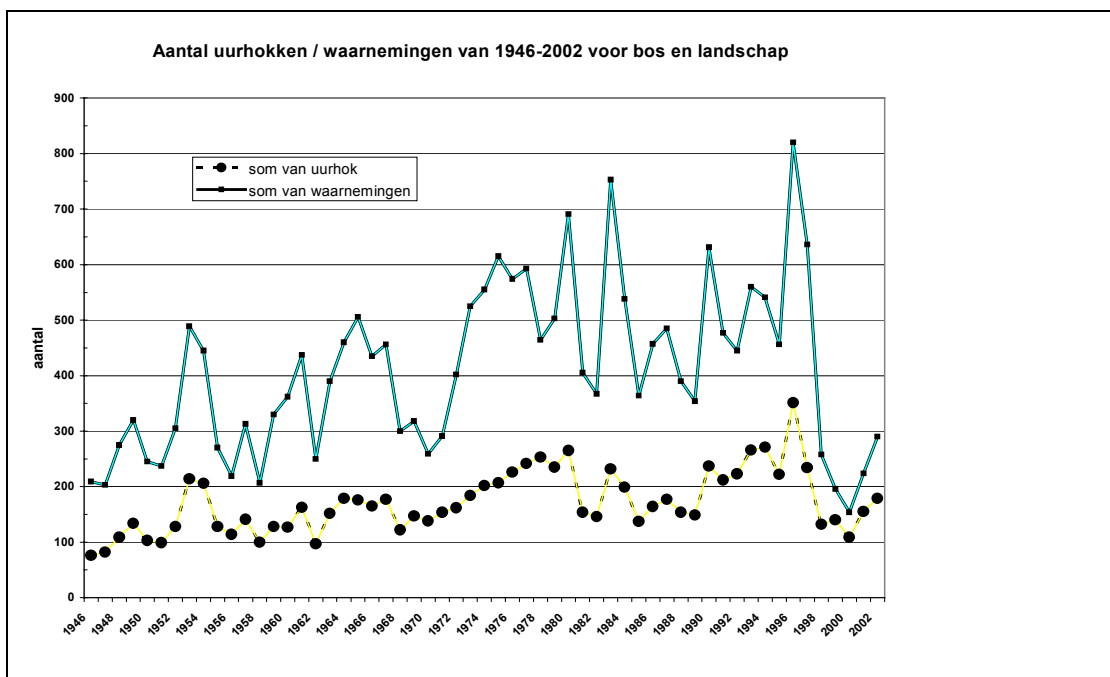
Ziekten en plagen werden vroeger in de bosbouw vooral als een economisch fenomeen beschouwd. Dit was de reden om in 1946 te starten met een jaarlijkse monitoring “om de vinger aan de pols te houden” en eventueel tijdig op plagen te anticiperen. Tegenwoordig beschouwen we de monitoring als een instrument om ecologische processen te verklaren.

2 Opzet en uitvoering jaarlijkse monitoring insectenplagen op bomen sinds 1946

Sinds 1946 wordt jaarlijks het optreden van insectenplagen met behulp van een netwerk van vrijwillige waarnemers geregistreerd. Daarbij worden plagen op bomen en struiken in bossen, landschappelijke beplantingen en stedelijk gebied in een databank opgeslagen. Onder plagen wordt een heel scala van veroorzakers verstaan. Het gaat om blad- en naaldvretende rupsen, zuigende insecten zoals bladluizen, bladmineerders, bastkevers, houtboorders en galvormers. Sommige plaaginsecten kunnen massaal optreden en toch weinig invloed op de vitaliteit van bomen hebben. Andere soorten zijn in staat om boomsterfte te veroorzaken. Al deze zaken worden in de monitoring betrokken.

De monitoring wordt uitgevoerd met behulp van een netwerk van vrijwillige waarnemers, voornamelijk terreinbeheerders. Het netwerk is met ca. 400 waarnemers springlevend omdat de beheerder wil graag op de hoogte blijven van de ecologische achtergronden van plagen en nieuwe fenomenen tijdig onderkennen. Het systeem is laagdrempelig omdat we met voorgedrukte kaartjes werken. We vragen naar: naam insect, boomsoort (en leeftijd), plaats (en uurhok), graad van aantasting (licht, matig zwaar) en de categorie van beplanting (bos, landschappelijke beplanting, en stedelijk gebied). Bij twijfel over de naam van het insect kunnen de waarnemers materiaal ter determinatie opsturen. Sinds 1946 zijn ca. 25.000 records van insectenplagen verzameld.

In de loop van de tijd zijn er uiteraard veel veranderingen in aantallen en samenstelling in het netwerk van de vrijwillige waarnemers opgetreden. Het is niet voor de gehele periode bekend hoeveel waarnemers er van jaar tot jaar actief waren. Een stijging in de aantallen meldingen kan dus goed samenvallen met een eventuele stijging van het aantal waarnemers en dus niet alleen worden toegeschreven aan veranderde milieufactoren. Om toch enig inzicht te krijgen, is in figuur 1 het aantal gemelde uurhokken en waarnemingen per twee jaar zichtbaar gemaakt. Het aantal waarnemingen ligt hoger dan het aantal uurhokken omdat per uurhok vaak verschillende insectenplagen worden waargenomen.



Figuur 1. De relatie tussen het aantal uurhokken en het aantal meldingen voor loof- en naaldbomen in bossen en landschappelijke beplantingen

Uit figuur 1 blijkt dat er gemiddeld 2-3 waarnemingen per uurhok (5x5 km) worden gedaan. Gemiddeld is er een schommeling van ongeveer 175 uurhokken per twee jaar. Er is relatief een flinke stijging van het aantal waarnemingen te zien maar er is veel minder verandering in het aantal gemelde uurhokken. Daardoor is het niet aannemelijk dat in de loop van de tijd een grote verandering in het aantal waarnemers heeft plaatsgevonden. De lichte stijging van uurhokken vanaf de jaren zeventig zou mogelijk kunnen samenhangen met de aanleg van bossen in de Flevopolders, maar een verband met (een toename van) het aantal waarnemers is niet geheel uit te sluiten. Een nadere gedetailleerde analyse bleek in dit oriënterend onderzoek niet haalbaar.

3 Er worden verschuivingen van insectenplagen geconstateerd

Uit de monitoring blijkt dat er de laatste tijd veel veranderingen bij plaaginsecten worden waargenomen. Zo treden er veranderingen op bij inheemse plaaginsecten en zijn er invasies van nieuwe zuidelijke plaaginsecten.

3.1 Veranderingen bij inheemse plaaginsecten

Bij de inheemse plagen zijn veranderingen waar te nemen. In tabel 1 worden de belangrijkste plaaginsecten voor periodes van 5 jaar gegeven. Het betreft hier een compilatie van onze database. Hoe hoger de score (1-10), hoe vaker het insect is gemeld ten opzichte van andere soorten. Het voordeel van een toptien benadering is, dat dit relatief onafhankelijk is van het aantal waarnemers en dat de minder belangrijke insecten buiten schot worden gelaten. Hierbij moet bedacht worden dat er sinds 1946 totaal ca. 350 insectensoorten gemeld zijn en dat het bij een toptien benadering dus om het topje van de ijsberg gaat, maar wel met de belangrijkste soorten (Moraal et al., 2002).

Tabel 1. Dertig soorten plaaginsecten op bomen in bossen, landschappelijke beplantingen en stedelijk gebied met een toptien benadering in periodes van 5 jaar (van 1945-2000). Hoe hoger de score (1-10), hoe vaker het insect is gemeld

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	'45	'50	'55	'60	'65	'70	'75	'80	'85	'90	'95	'00*
Eikenaardvlo	Altica quercetorum	3											
Lindenbladwesp	Caliroa annulipes		3										
Gewone dennenbladwesp	Diprion pini		9	2									
Douglaswolluis	Adelges cooleyi		1	4		2	4						
Grote dennensnuitkever	Hylobius abietis	5	5	9	8	7	7	8					
Kleine dennensnuitkever	Pissodes notatus				4								
Sparrenbladwesp	Pristiphora abietina	9	2							6			
Bastaardsatijnvlinder	Euproctis chrysorrhoea	4	7	3	7	5	9	10	2				
Lariksmot	Coleophora laricella	7	10	10	9	9	8	1	7	1			
Dennenscheerder	Tomicus piniperda	10	4	7	10	10	10	9	6	4			
Wilgenhoutrups	Cossus cossus	6	8	6	2			5	5			5	7
Elzenhaan	Agelastica alni	1	6		3	1	6	6	3	5	7		
Ringelrups	Malacosoma neustria						5						
Groene sparrenluis	Elatobium abietinum			5		8	3		4	7			
Groene eikenbladroller	Tortrix viridana	8		8	6	6	1		10	9	9	7	3
Satijnvlinder	Leucoma salicis					3	2	2	8				
Kleine wintervlinder	Operophtera brumata	2		1		4			9	10	10	10	
Kleine iepenspintkever	Scolytus multistriatus							3					
Meidoornspinselmot	Yponomeuta padellus				1						5		
Kardinaalsmutsspinselmot	Yponomeuta cagnagellus				5						2	1	4
Beukenspringkever	Rhynchaenus fagi									3			
Grote iepenspintkever	Scolytus scolytus							4	1		3	3	6
Letterzetter	Ips typographus							7			4	4	
Grote wintervlinder	Erannis defoliaria									8	6	9	
Pruimenspinselmot	Yponomeuta evonymellus									2	8	2	2
Eikenprocessievlinder	Thaumetopoea processionea										1	8	9
Eikenprachtkever	Agrilus biguttatus											6	1
Paardenkastanjeemermot	Cameraria ohridella												10
Koningsschildluis	Pulvinaria regalis												8
Beukenbladluis	Phyllaphis fagi												5

*Niet op basis van een vijf- maar eenjarige periode

naaldhout

loofhout

Uit tabel 1 valt op te maken dat de soortensamenstelling van de plaaginsecten verandert. Er is namelijk geen enkele plaag, die altijd aanwezig is. Verder zijn er maar heel weinig plagen met een periodiek verloop. De belangrijkste plagen (minimaal twee maal in de toptien) in de jaren 40, 50 en 60, zijn anders dan in de jaren 70 en 80, en deze verschillen weer met de jaren ná 1980.

De soorten van de beginjaren zoals de Gewone dennenbladwesp, Douglaswolluis, Grote dennensnuitkever, Sparrenbladwesp, Lariksmot en Dennenscheerder leven allemaal op naaldbomen. De soorten met een piek in de middenperiode zoals Elzenhaan, Groene sparrenluis, Groene eikenbladroller en Satijnvlinder leven, behalve de Letterzetter, op loofbomen. De soorten van de laatste periode zoals Grote iepenspintkever, Grote wintervlinder, Pruimenspinselmot, Eikenprocessierups en Eikenprachtkever, leven allemaal op loofbomen. Er lijkt dus een verschuiving van naald- naar loofboom-insecten plaats te vinden. Dit zou kunnen komen door een afname van het aandeel naaldbomen ten gunste van een toename in het aandeel loofbomen (zie hoofdstuk 7). Maar ook bij loofbomen treden er veranderingen in plagen op.

3.2 Invasies van zuidelijke plaaginsecten

Insectenplagen komen en gaan, er zijn altijd wel pieken en dalen, maar de laatste 10-20 jaar lijken er merkwaardige verschuivingen op te treden. Een voorbeeld hiervan is de Roodzwarte dennencicade.



Figuur 2. De uit Zuid-Europa afkomstige Roodzwarte dennencicade

Deze cicade kwam oorspronkelijk alleen voor in het Mediterrane gebied. Sinds de jaren tachtig heeft dit plaaginsect regelmatig een massale verbruining en vroegtijdige naaldval veroorzaakt in dennenbossen op de Veluwe en Noord-Brabant (Moraal, 1996a).

Een ander voorbeeld is de Eikenprocessierups die oorspronkelijk thuishoort in Centraal en Zuid-Europa. Maar omdat deze rups al sinds 1991 ononderbroken in Nederland aanwezig is, lijkt deze soort voorgoed in Nederland te zijn ingeburgerd. In 2002 en 2003 werden er zelfs populaties boven de grote rivieren, in Zuid-Holland, Utrecht en Gelderland, aangetroffen (Moraal, 2003a; 2003b).



Figuur 3. De Eikenprocessierups lijkt in Nederland te zijn ingeburgerd

Een andere nieuwkomer sinds 1998 is de Paardenkastanjemineermot, die vanuit Macedonië in hoog tempo naar het noorden is getrokken. De larven van het motje maken mineergangen in het blad waardoor een totale verbruining van de bladeren en een vervroegde bladval kan ontstaan (Moraal, 2000). Inmiddels is dit insect al over het hele land verspreid, zelfs Terschelling is al gekoloniseerd



Figuur 4. Aantastingsbeeld van de Paardenkastanjemineermot

De Koningsschildluis en de Hydrangeaschildluis zijn soorten die in de jaren tachtig in Nederland opdoken. Deze grote en opvallende schildluizen kunnen bij ons op verschillende boomsoorten zoals esdoorn, lindes en paardenkastanje voorkomen (Moraal, 1988; 1989; 1997).



Figuur 5. De Koningsschildluis produceert opvallende witte eizakken op de takken

4 Invloeden van het klimaat op bomen en insecten

Klimaatfactoren, zoals storm, neerslag en temperatuur, bepalen in belangrijke mate het optreden van insectenplagen. Deze klimaatfactoren hebben zeer verschillende effecten.

Storm

Bastkevers zoals de Letterzetter en de Dennenscheerder hebben een duidelijke relatie met de aanwezigheid van geschikte broedbomen in de vorm van kwijnende, gevelde of ontwortelde bomen. De stormen van 1972, 1973 en 1990 hebben in Nederland voor een dermate grote hoeveelheid stormhout gezorgd dat daardoor een explosie van de Letterzetter bij fijnsparren optrad. Nog enkele jaren daarna was er sprake van een naïjleffect met hoge populatiedichtheden aan kevers (Luitjes, 1977; Moraal, 1991).

Neerslag

Veel neerslag in de vorm van een natte en koude zomer kan de larvale ontwikkeling negatief beïnvloeden. De ontwikkeling gaat dan traag en door de hogere luchtvochtigheid kunnen er meer infectieziektes bij insecten optreden (Ferro, 1987). Zachte vochtige winters kunnen schimmelinfecties bij de overwinteringstadia veroorzaken en daarmee populaties decimeren .

verder kan een hogere neerslag (door afspoelen) een negatief effect op populaties van de Groene sparrenluis hebben; anderzijds heeft droogte een positief effect (Straw, 1995).

Temperatuur

Van het klimaat is de temperatuur een van de belangrijkste componenten die de fysiologie en gedrag van insecten bepaalt. Warme, zonnige, droge en windarme dagen zijn in het algemeen zeer gunstig voor de activiteiten (vliegactiviteit, paring, eileg) van volwassen insecten. Een ander effect is dat het verspreidingsgebied van veel insecten een noord- en zuidgrens heeft die veelal door klimaatfactoren bepaald wordt. Het gaat hierbij vaak om minimum en maximum temperaturen die de overlevingsmogelijkheden van een soort in de winter bepalen.

Insecten kennen hierbij verschillende strategieën. Afhankelijk van de soort overwinteren ze als ei, larve, pop of als adult. Het aantal generaties per jaar is afhankelijk van de soort maar het moet wel in het betreffende klimaatvenster passen.

De overlevingskansen van veel insectensoorten worden door de wintervariabelen zoals neerslag en temperatuur bepaald. Maar ook de omstandigheden tijdens de larvale stadia in het voorjaar zijn van groot belang. Larven ontwikkelen zich sneller bij een hogere temperatuur waardoor de ontwikkelingsduur wordt verkort en er minder lang blootstelling is aan natuurlijke vijanden zoals predatoren en sluipwespen. Overigens is een deel van de natuurlijke vijanden, zelf insect, en daardoor eveneens actiever. Een koud en nat voorjaar heeft een negatief effect omdat de larvale ontwikkeling langer duurt, en er vanwege de hogere vochtigheid meer insectenpathogene schimmels kunnen optreden De voorjaarsmaanden en de zomer

zijn dus belangrijk voor de activiteit van de volwassen insecten en de larvale ontwikkeling, terwijl de karakteristieken tijdens de winterperiode belangrijk zijn voor de overlevingskansen (Leather et al., 1993; Tauber & Tauber, 1976; Tauber et al., 1986 en diverse auteurs in: Harrington & Stork, 1995).

4.1 Klimaatverandering

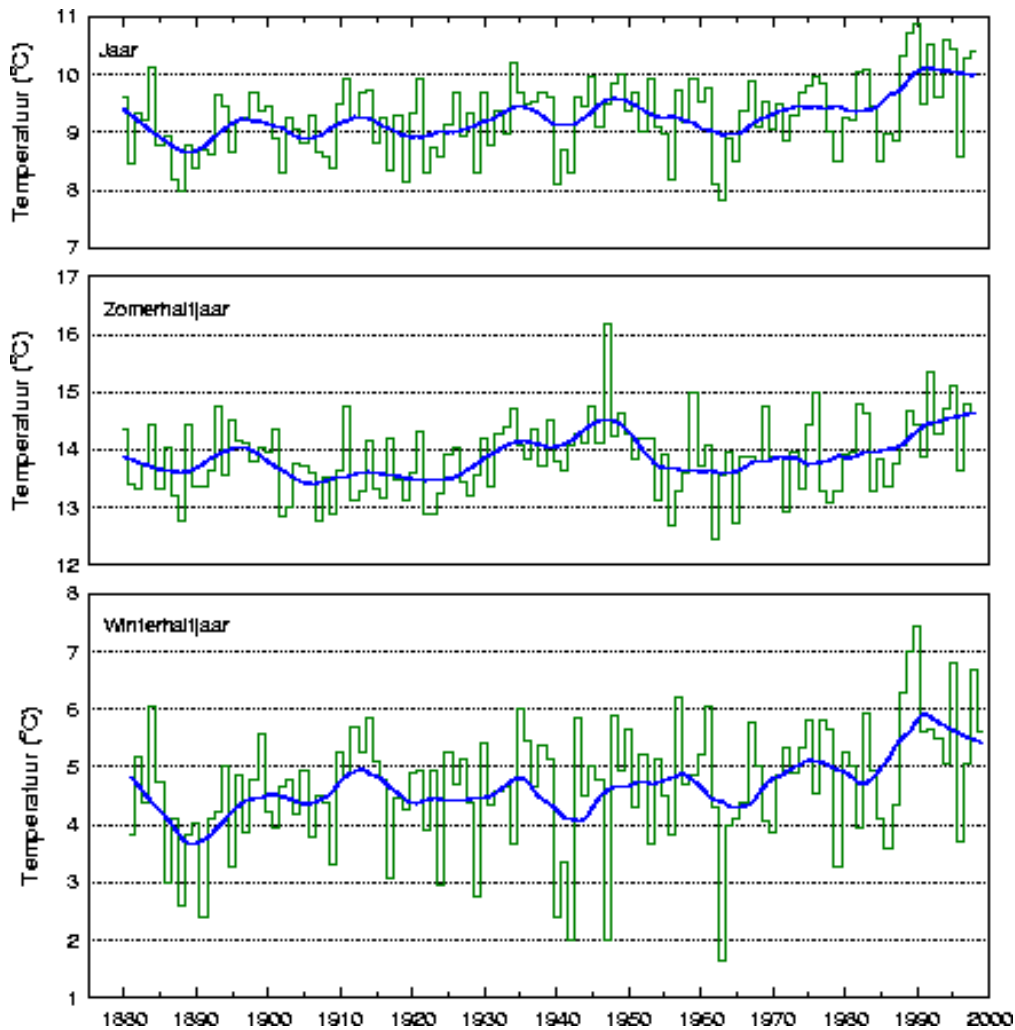
De recente opwarming van de aarde wordt grotendeels door de mens veroorzaakt. Menselijke activiteiten hebben tot gevolg dat de concentraties van 'broeikasgassen' in de atmosfeer toenemen. Door verbranding van fossiele brandstoffen, zoals steenkool, aardolie en aardgas wordt veel koolstofdioxide (CO₂) de atmosfeer in gebracht. Sinds 1750 is de concentratie van CO₂ in de atmosfeer met ongeveer 30% toegenomen. De afgelopen eeuw is de temperatuur op aarde zo'n halve graad gestegen. Volgens berekeningen zal de temperatuur de komende eeuw met 1 tot 3,5 graden toenemen. De recente periode met wereldwijd gemiddeld warme jaren valt deels samen met een serie warme jaren in Nederland. Vooral sinds 1987 was het opmerkelijk warm: vrijwel alle jaren daarna horen tot de warmste van de twintigste eeuw. De warmste jaren van de afgelopen honderd jaar in ons land waren 1990, 1999 en 2000, met gemiddeld 10,9 graden tegen 9,4 normaal. Voor een heel jaar is dat een enorme afwijking (Bron: KNMI).

Ook viel er in de tweede helft van de vorige eeuw meer neerslag. Alle winters met meer dan 500 mm neerslag kwamen na 1960 voor. Bij klimaatverandering worden voor West-Europa meer zachte en natte winters voorspeld (Bron: KNMI).

4.2 Jaarlijkse klimaatgemiddelden voor enkele relevante perioden

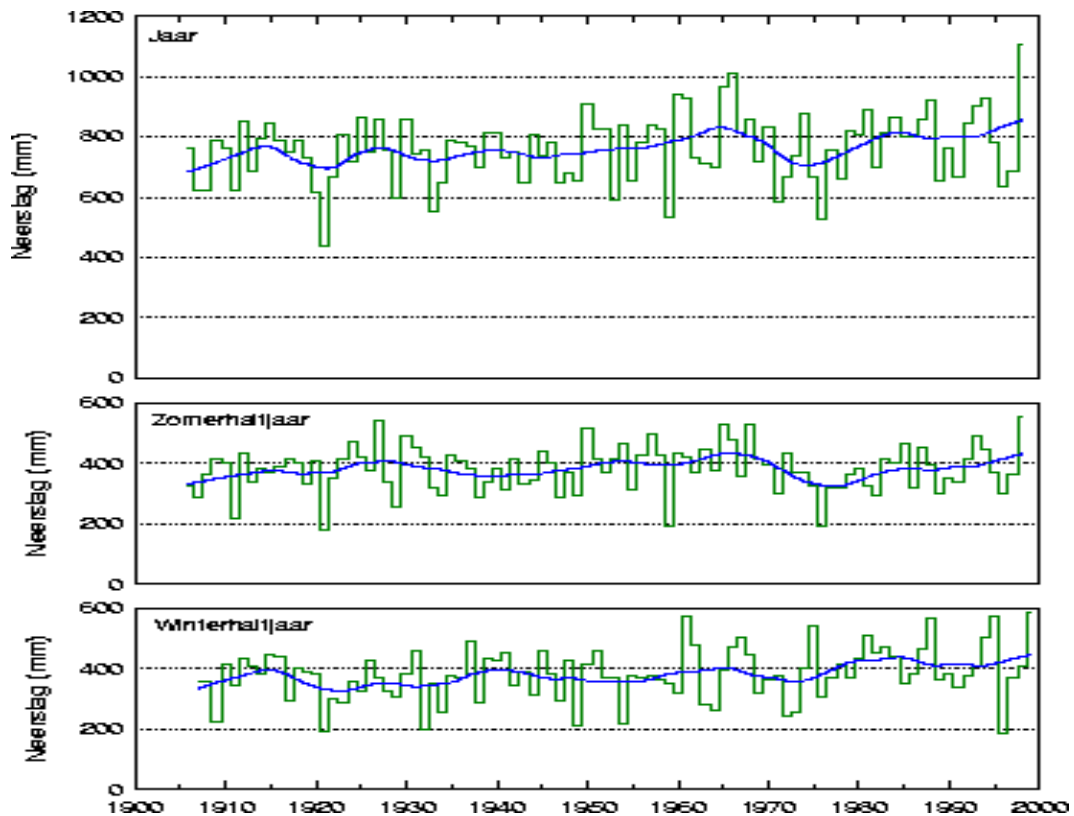
Omdat het klimaat voor insecten een belangrijke overall factor is, worden hierna de belangrijkste klimaatparameters per jaar weergegeven. Het betreft gegevens van De Bilt. Deze zijn niet representatief voor het gemiddelde van Nederland, en zeker niet voor het gemiddelde Nederlandse bos dat vooral in de oostelijke helft ligt, maar ze geven wel goed de trends weer. Het gaat met name om de zomer- en winterkarakteristieken tijdens de actieve fase van adulten en larven en de overwintering van insecten. Maart kan gezien worden als een belangrijke overgangsfase tussen rustperiode en actieve fase van insecten.

De laatste zomers waren de warmste van de 20e eeuw. Over het tijdvak 1901-1930 was de gemiddelde zomertemperatuur 15,8 graden. Echter, in de afgelopen tien jaar bedroeg het gemiddelde over de drie zomermaanden in De Bilt maar liefst zelfs 17,1 graden. Vier zomers uit de jaren negentig staan bij de zeven warmste van de vorige eeuw (KNMI, 2003).



Figuur 6. Temperatuurgemiddelden per jaar en per zomer en winter (Bron: KNMI)

De lange temperatuurreeksen van figuur 6 laten zien dat de jaartemperatuur te De Bilt de afgelopen twee decennia gemiddeld gesproken zo'n 0.7 °C hoger lag dan in de eerste twintig jaar van de vorige eeuw. De zomertemperatuur steeg hierbij zowel in de eerste als het laatste deel van deze eeuw gestaag, maar door een opmerkelijke terugval in de jaren vijftig blijft er gezien over de hele eeuw toch maar enkele tienden graden stijging over. De wintertemperatuur laat tot begin jaren tachtig weinig bijzonders zien, maar ligt daarna op een hoger niveau: op 1996 na waren alle winters vanaf 1988 zacht voor deze eeuw, waarbij verschillende winters ongewoon zacht waren.



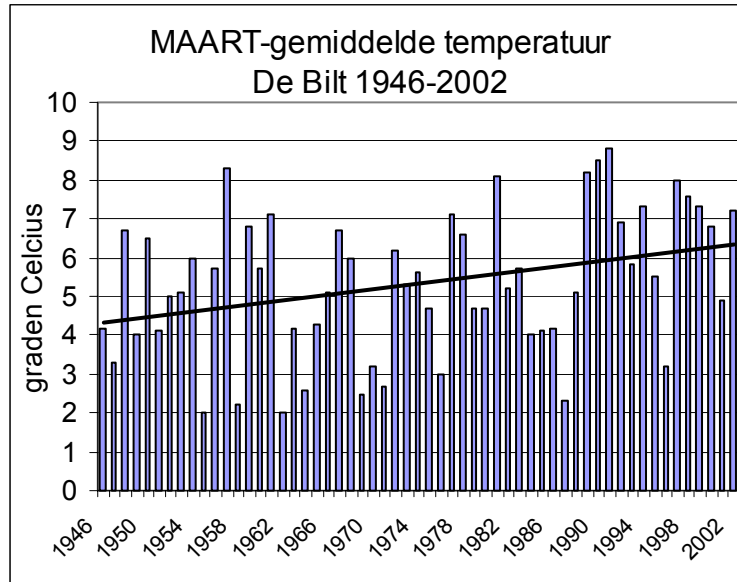
Figuur 7. Neerslaggemiddelden per jaar en per zomer en winter (Bron: KNMI)

Figuur 7 toont de neerslaghoeveelheden gemiddeld over Nederland. Ook hier zijn de grafieken voor het winter- en het zomerhalfjaar gepresenteerd, waarbij opvalt dat beide seizoenen gemiddeld in gelijke mate aan het jaartotaal bijdragen. Uit figuur 7 blijkt duidelijk de sterke jaar-op-jaar variabiliteit. Tussen de hoogste en laagste waarde zit bijna een factor drie. Ondanks deze grote variabiliteit vallen enige zaken op. De gemiddelde neerslag is in de tweede helft van de vorige eeuw hoger dan in de eerste helft. Deze toename blijkt met name door de winterneerslag veroorzaakt te zijn; alle gevallen met winterneerslag boven 500 mm kwamen na 1960 voor. Als we naar de afzonderlijke maanden kijken, heeft vooral de maand maart aan die toename bijgedragen.

Omdat zachte winters vaak neerslagrijk zijn, ligt het voor de hand de stijgende lijn in temperatuur en neerslag over de afgelopen 40 winters (figuren 6 en 7) met elkaar in verband te brengen. Voor de zomers is de temperatuurtrend over de afgelopen veertig jaar zwakker en is er geen neerslagtrend te constateren. Het verband tussen temperatuur en neerslag is in de zomer overigens andersom dan in de winter: warme zomers zijn doorgaans droog. Dit laatste is niet verrassend, omdat in warme zomers minder bewolking voorkomt.

Maart is een belangrijke schakel tussen de overgang van winter naar voorjaar waar insecten in hun overgang van een rustfase naar een actieve fase, sterk op reageren.

Een vroeg voorjaar heeft effecten op de ontwikkeling van insecten (zie paragraaf 4.4).



Figuur 8. De gemiddelde maart-temperatuur van 1946-2002 (Bron: KNMI)

Uit figuur 8 blijkt dat er in de loop van de jaren nogal wat fluctuaties in de maart-temperatuur optreden. Met name sinds eind jaren tachtig zijn de temperaturen hoger. De trendlijn laat een duidelijke stijging zien.

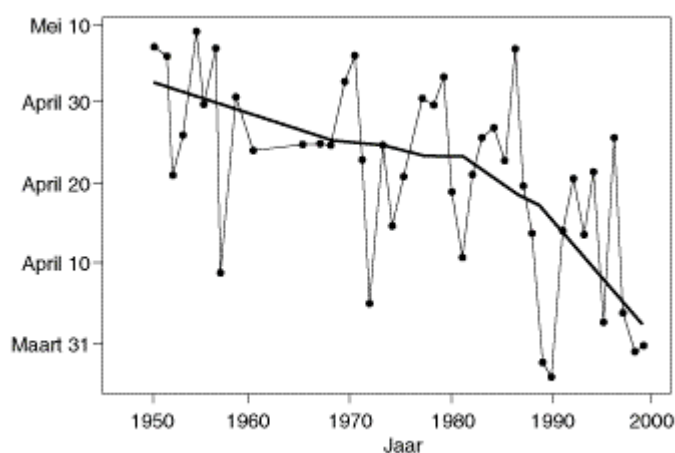
4.3 Bomen lopen tegenwoordig eerder uit

Sinds vele jaren worden fenologische gegevens verzameld over het in het voorjaar uitlopen en bloeien van planten en bomen. Tegenwoordig wordt dat ondermeer gedaan met het project “Natuurkalender” (zie websites bij Literatuur). In het algemeen is de start van bladontplooiing en bloei in de negentiger jaren substantieel eerder in het seizoen in vergelijking met andere decennia. De periode tot ca. 1970 laat nog de minste veranderingen zien. Wanneer de periode 1975-1987 wordt vergeleken met de periode 1988-2000, dan lopen veel bomen en struiken significant eerder uit.

Tabel 2. Bomen en struiken in Nederland en het aantal dagen van vervroegde bladontplooiing (Van Vliet & De Groot, 2001)

boom / struik	bladontplooiing vervroeging (in dagen)
beuk	- 3
meidoorn	- 7
paardenkastanje	-12
vlier	-12
zomereik	-13
lijsterbes	-13
sleedoorn	-19

Uit tabel 2 blijkt dat er duidelijke verschillen zijn in respons op de temperatuurstoename tussen de verschillende soorten. De bladontplooiing bij beuk is slechts 3 dagen vervroegd, bij de zomereik is dat 13 dagen. In Engeland is dit tijdstip nog sterker veranderd.



Figuur 9. Start van de bladontplooiing van de eik in Engeland (Bron: KNMI)

Uit figuur 9 blijkt dat de start van de bladontplooiing van de eik in Surrey, Engeland in de afgelopen vijftig jaar zelfs met een maand is vervroegd.

4.4 Directe en indirecte effecten van klimaatverandering op insecten

Directe effecten temperatuurstijging op insecten

Voor koudbloedige organismen zoals insecten is de temperatuur een enorm belangrijke omgevingsfactor. Het bepaalt de overlevingskansen in de winter en bij sommige soorten het aantal generaties in de zomer. In de gematigde streken is de ontwikkeling van insecten geen continu proces maar wordt het onderbroken om de letale gevolgen van winterkoude of zomerhitte te vermijden. Insecten kunnen een, twee of meerdere generaties per jaar hebben. Dit hangt deels af van de lengte van het groeiseizoen van de bomen en van de genetisch vastgelegde eigenschappen van het

insect. Voor sommige insectensoorten ligt het aantal generaties per jaar vast. Zo hebben de Kleine wintervlinder, Plakker, Groene eikenbladroller en vele andere soorten altijd maar een generatie per jaar. Sommige soorten zoals de Gewone dennenbladwesp hebben afhankelijk van de klimatologische regio in Europa, een of twee generaties per jaar. Andere soorten zoals de Paardenkastanjemineermot, De Lindenspintmijt en de Lindenbladluis (en vele andere bladluizen) kennen meerdere en soms vele generaties per jaar. Sommige insecten zoals de houtbewonende Wilgenhoutrups en de Grote dennensnuitkever hebben zelfs enkele jaren nodig om zich te ontwikkelen. Veel insecten overwinteren in ruststadium (diapauze) die afhankelijk van de soort, in elk stadium kan plaatsvinden, als ei, larve, pop of als (pre) adult. De diapauze is een manier om ongunstige periodes te overbruggen. De overwinteringstadia van sommige insecten kunnen tegen lage temperaturen bestand zijn doordat ze in een beschermde omgeving overwinteren. Zo overwinteren de poppen van de Gewone dennenbladwesp in de strooisellaag, de larven van Letterzetter onder de schors, de larven van de Bastaardsatijnvlinder in nesten. Daarentegen overwinteren de eitjes van de Kleine wintervlinder, de Groene eikenbladroller en de Eikenprocessierups onbeschermd op de dunne twijgen in de toppen van de bomen.

De effecten van temperatuurstijging zullen groot zijn omdat een hogere temperatuur belangrijke veranderingen in de levenscyclus van insecten kan induceren. Sommige insecten zoals bladluizen en de Paardenkastanjemineermot, produceren meerdere generaties per jaar. In een warmer klimaat kunnen ze extra generaties vormen en daarmee succesvoller zijn. Maar ook soorten met slechts één generatie per jaar, zoals de Eikenprocessierups, kunnen profiteren. Bij hogere temperaturen kan de larvale ontwikkeling sneller verlopen waardoor de larven korter aan parasieten, predatoren en infectieziekten worden blootgesteld.

Daarnaast kunnen soorten hun geografische regio naar voren koelere streken uitbreiden (Bale et al., 2002). Zo lijken de populaties van de Kleine wintervlinder in Europa naar het noorden op te schuiven. In 1994 werd in Finland, in het verre noordoosten, voor het eerst kaalvraat van de Kleine wintervlinder waargenomen. Niet bij de ter plekke vrij zeldzame eik maar bij de algemene Vogelkers (*Prunus padus*). De plagen in Finland worden in verband gebracht met de recente zachte winters als gevolg van klimaatverandering (Tikkanen et al., 1998).

In Zuid-Europa kunnen de wintertemperaturen voor de winterrust van insecten te hoog worden. Bepaalde zuidelijke soorten zullen wel naar het noorden móeten opschuiven omdat de wintertemperatuur in hun oorspronkelijke verspreidingsgebied te hoog is geworden. Het is te verwachten dat temperatuurseffecten in koudere streken groter zullen zijn dan in warmere gebieden (Bale et al., 2002). We kunnen dus meer invasies van zuidelijke soorten verwachten. Het in Nederland optreden van zuidelijke soorten zoals Eikenprocessierups, Paardenkastanjemineermot en Roodzwarte dennencicade zijn daarvan duidelijke voorbeelden (zie paragraaf 3.2).

Indirecte effecten temperatuurstijging op insecten

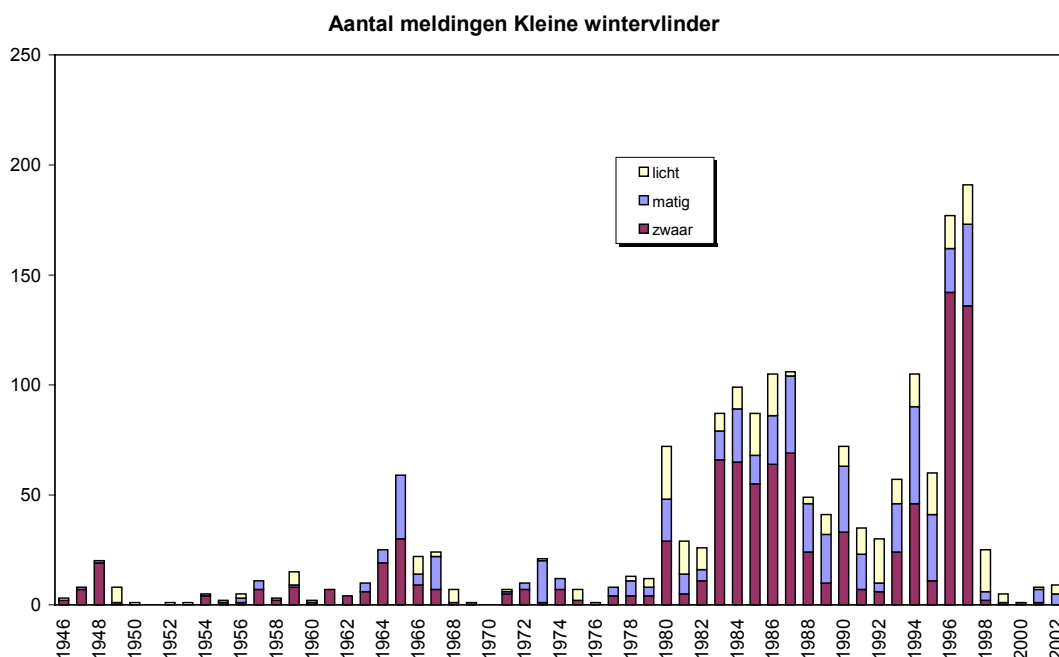
Een temperatuurstijging heeft effect op de voedingswaarde van bladeren. Een stijging van 3°C verlaagt het stikstofgehalte en verhoogt het tanninegehalte van

eikenblad. Deze samenstelling heeft een nadelige invloed op de larvale ontwikkeling van voorjaarsactieven zoals de Kleine wintervlinder (Dury et al., 1998). Wanneer in experimenten behalve de temperatuur ook de CO₂-concentratie wordt verhoogd, resulteert dit in lagere stikstofgehalten van het blad, maar het had geen effecten op de larvale ontwikkeling van de Kleine wintervlinder (Buse et al., 1998).



Figuur 10. De Kleine wintervlinder kan periodiek kaalbraut bij eiken veroorzaken

Er is nog een andere indirect effect. Voor de Kleine wintervlinder is het van belang dat het uitkomen van de eitjes synchroon loopt met het uitlopen van de knoppen. De jonge rupsjes kunnen alleen een knop binnendringen die zich geopend heeft. Relatief eerder uitkomen van de eitjes leidt tot verhongering van de rupsjes. Relatief later uitkomen van de eitjes leidt eveneens tot sterfte omdat het oudere blad te stug is geworden. In een warm voorjaar komen de eitjes eerder uit. Volgens Visser & Rienks (2002) is het in blad komen van de Zomereik in Nederland de afgelopen dertig jaar met 10 dagen vervroegd. Deze timing is gekoppeld aan de temperatuur in het betreffende voorjaar en die van de voorafgaande winter. Ook de wintervlinder vertoonde een vervroeging in deze periode. In experimenten met eiken en eitjes van de Kleine wintervlinder in klimaatkamers, bleek dat bij een verhoogde temperatuur de synchronisatie tussen uitlopen van het blad en uitkomen van de eitjes aanwezig bleef. Bij hogere voorjaarstemperaturen ontwikkelen zowel blad als rupsen zich sneller waarbij de reproductieve output van de vlinder niet vermindert. Er zal dus geen effect van klimaatverandering optreden op de interactie tussen eik en Kleine wintervlinder (Buse & Good, 1996; Buse et al., 1999). Echter, in sommige jaren (met veel vorstdagen en hoge voorjaarstemperaturen, een combinatie die vroeger niet voorkwam) komen de rupsen wel twee weken eerder uit dan de bomen en die rupsen sterven dan door het ontbreken van synchronisatie (Visser & Rienks, 2002). Dat neemt niet weg dat het aantal meldingen bij Alterra over plagen van de kleine wintervlinder sinds 1946 pieken vertoont, die sinds de jaren zeventig een trend van verheviging laten zien (figuur 11).



Figuur 11. Aantal meldingen van de Kleine wintervlinder sinds 1946

Natuurlijk is een synchronisatie tussen het uitlopen van bladeren of naalden en het uitkomen van insecten van het grootste belang. Dat geldt bijvoorbeeld ook voor de Eikenprocessierups, Groene eikenbladroller en Eikenlichtmot. De synchronisatie lijkt van minder belang voor late soorten zoals de Wapendrager en soorten met meerdere generaties per jaar zoals de Paardenkastanjemineermot en bladluizen.

4.5 Hypothese: ei-overwintersaars doen het beter in de huidige zachte winters

Uit de vorige hoofdstukken is gebleken dat het klimaat een belangrijke overall factor is. Met name de zachte en vochtige winters zouden een belangrijke mortaliteit kunnen veroorzaken omdat:

- Entomopathogene schimmels sterker werkzaam zijn, de ademhalingsopeningen binnendringen en daardoor een hogere sterfte bij overwinterende larven en adulten veroorzaken. Dat zal minder opgaan voor de mooi afgesloten gladde eitjes.
- Veel overwintersaars hebben een bepaalde koudeprikkel nodig om in het voorjaar op tijd actief te zijn. Daarom verhogen warme winters het risico van 'mismatch' tussen activatie van sommige insecten en het uitlopen van de bomen. Ei-overwintersaars zijn goede synchroniseerders; ze zijn afhankelijk van het jonge uitlopende blad.
- Een ander algemeen principe is dat vooral larven en adulten (die niet eten) in een zachte winter een hoger metabolisme hebben, daardoor meer lichaamsvet verbranden, daarmee hun energiereserves verbruiken om verzwakt het voorjaar

in te gaan (Irwin & Lee 2003; Tauber & Tauber, 1976; Williams et al., 2003). Dat zal waarschijnlijk relatief minder gelden voor de eitjes omdat hierin nog geen ontwikkeling heeft plaatsgevonden.

Hypothese – Insectensoorten hebben in de loop van de evolutie keuzes moeten maken. Bijvoorbeeld of ze wel of niet synchroniseren met de plant. Er is ooit een keuze gemaakt in welk stadium de overwintering plaats vindt. Dit soort strategieën is genetisch bepaald en dus niet flexibel. Dat betekent dat dit systeem gevoelig is voor veranderingen in het milieu zoals klimaatverandering. Met de informatie uit de vorige parafen kan de volgende hypothese geformuleerd worden: in de huidige zachte en vochtige winters zijn de overlevingskansen kleiner voor insecten die overwinteren als larve, pop of adult, tenminste, voor zover ze in de winter geen voedsel opnemen zoals sommige bladluizen. De soorten die in het ei-stadium overwinteren zijn minder gevoelig en hebben grotere overlevingskansen.

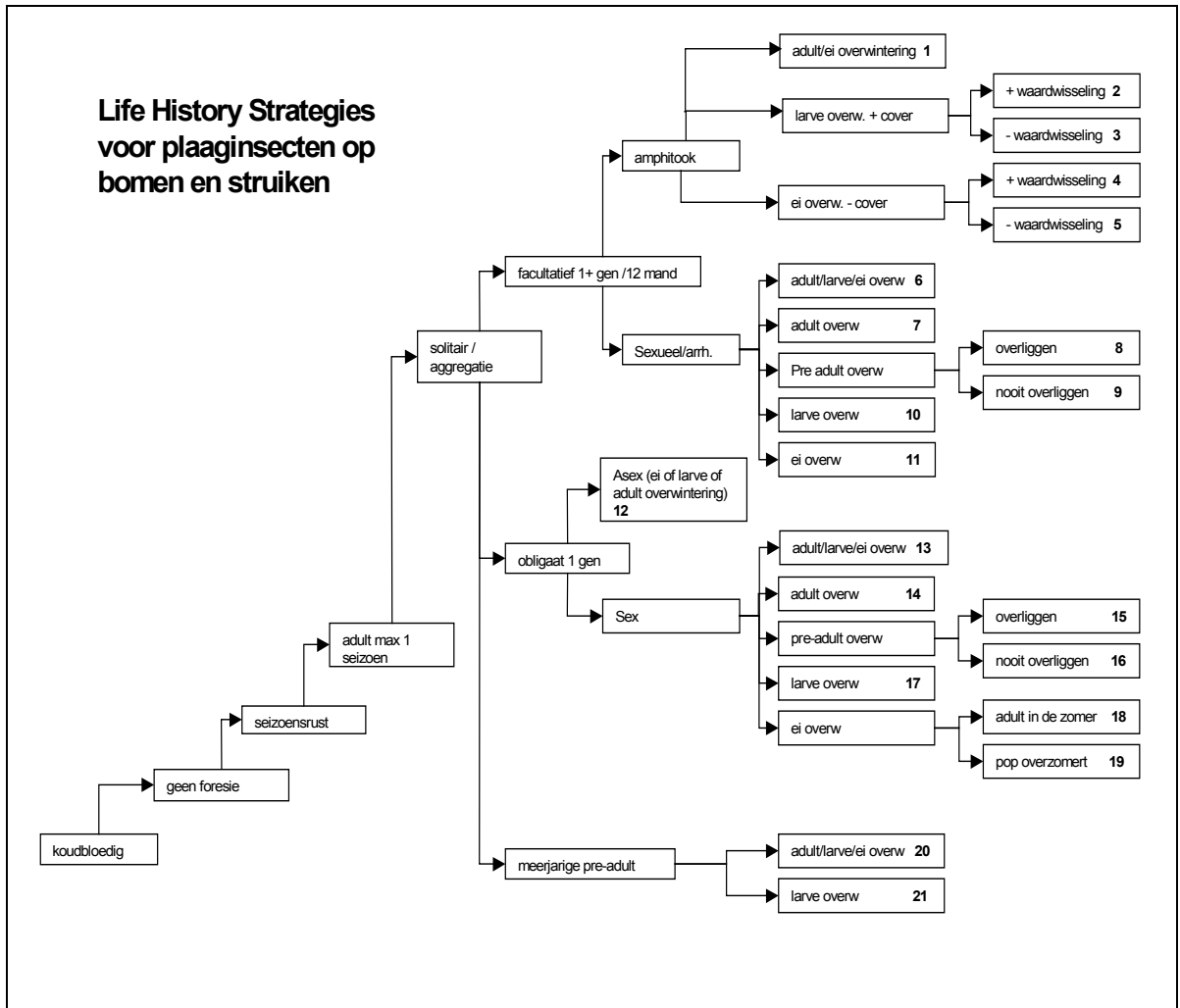
In de volgende hoofdstukken proberen we deze hypothese te onderbouwen met een analyse van de “monitoringsgegevens sinds 1946”.

5 Indeling plaaginsecten op basis van hun 'Life History Strategy'

Overwintering van insecten gebeurt in alle stadia (ei, larve, pop, adult). De meeste insecten in koele klimaatzones overwinteren als larve of pop. Het nadeel van bodemoverwinteraars is dat het de nodige energie kost om de grond in te komen. Daarnaast zijn ze in het voorjaar later actief omdat een hogere temperatuur met vertraging in de grond dringt (Leather et al., 1993). Overwintering als ei als wordt als voordelig beschouwd omdat er dan een betere synchronisatie mogelijk is tussen waardplant en insect zoals bij de Plakker en de Ringelrups (Nothnagle & Schultz, 1987; in Leather et al., 1993).

Hoe kunnen we uit dit concert van relevante factoren de belangrijkste parameters destilleren? Het is bekend dat, om maar enkele soorten te noemen, de Eikenprachtkever, de Eikenprocessierups en de Koningsschildluis warmteminnende soorten zijn. We zouden dus een lijstje van warmteminnende soorten kunnen maken en kijken of deze groep het de laatste 20 jaar beter doet. benadering zijn. We hebben gekozen voor een nieuwe, meer objectieve aanpak door het indelen van insecten in verschillende typen van overlevingsstrategieën. Onderzoekstechnisch hebben insecten het voordeel boven andere diersoorten. Er zijn namelijk zoveel soorten dat daardoor een specifieke onderzoeksmethode mogelijk is. Per insectensoort kunnen bepaalde basale ecologische levensstrategieën, de zogenaamde 'Life History Strategies' worden onderscheiden zoals: aantal generaties per jaar, voortplanting (sexueel of asexueel), aantal nakomelingen, overwinteringstadium (ei, larve, pop of adult), verspreidingscapaciteit etc. Voor verder informatie over 'Life History Strategies' wordt verwezen naar Siepel (1994).

Vanaf 1946 zijn er totaal ca. 360 plaaginsecten gemeld waarvan de 150 meest gemelde soorten zijn geselecteerd. We hebben hierbij het gewicht van de mate van aantasting (licht, matig en zwaar) even zwaar gehouden. De meeste plaaginsecten kennen een snelle ontwikkeling maar schade is deels een subjectief begrip. Lage aantallen larven van houtboorders zoals de Wilgenhoutrups worden als veel schadelijker beschouwd dan duizenden bladvreterende rupsen van de Kleine wintervlinder. Een weging zou dus een scheve verdeling kunnen geven. In onze analyses hebben we alleen de gegevens van de categorieën Bos en Landschappelijke beplantingen gebruikt. De gegevens van het Stedelijk groen zijn in de analyse buiten beschouwing gelaten omdat ze een geheel ander (warmer) microklimaat beslaan. Van de 150 insectensoorten is met behulp van een dichotoom schema (figuur 12) voor elke soort de 'Life History Strategy' toegekend.



Figuur 12. Indeling van plaaginsecten in ecologische basisgroepen - 'Life History Strategies'

Uit het schema van figuur 12 blijkt dat we 21 verschillende basisgroepen onderscheiden. Een korte verklaring van de termen, te beginnen met de hoofdindeling: Facultatief 1 + gen/12 mnd = meer dan een tot meerdere generaties per jaar; Obligaat 1 generatie = niet meer dan een generatie per jaar; Meerjarige pre-adult = minder dan een generatie per jaar, oftewel een generatie per 2-3 jaar; Amphitook = ongeslachtelijke voortplanting met eenmaal per jaar een seksuele generatie; Sexueel = twee geslachten nodig. Asexueel = alleen vrouwtjes; Arrhenotook = mannetjes ontstaan uit onbevuchte eitjes; Daarna een kolom met overw = overwinteringstadia met pre-adult, adult, larve of ei - 'cover' is de beschermende bedekking met waswol bij wolluizen. In de kolom daarna wel of geen waardwisseling (van luizen) en 'overliggen' het meer dan een jaar in de grond blijven liggen van poppen van bladwespen.

6 Analyse 'Life History Strategies' van plagen sinds 1946

Het resultaat van de indeling (volgens schema figuur 12) voor de 150 meest gemelde insecten in 21 'Life History Strategies' is weergegeven in Tabel 3.

Tabel 3. Indeling in 'Life History Strategies' voor 150 plaaginsecten op naald- en loofbomen

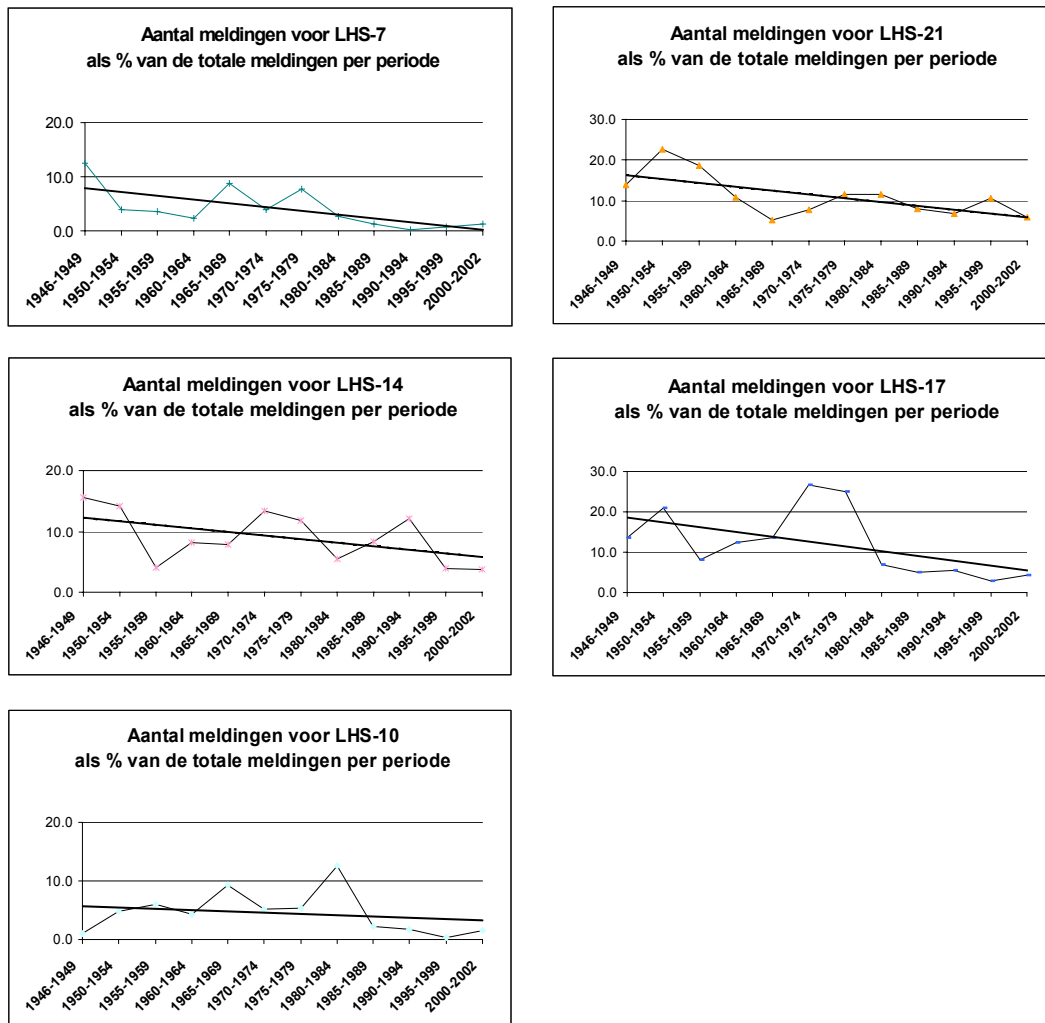
Life History Strategies 1-21	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
	fac, amphi, adult/ei	fac, amphi, larve+c, wpw	fac, amphi, larve+c	fac, amphi, ei, wpw	fac, amphi, ei, wpw	fac, sex, alle stad	fac, sex, adult	fac, sex, pre-adult, overl.	fac, sex, pre-adult	fac, sex, larve	fac, sex, ei	obl, asex, ei, larve, adult	obl, sex, alle stadia	obl, sex, adult	obl, sex pre-adult, overl.	obl, sex pre-adult	obl, sex, larve	obl, sex, ei, adult-zomer	obl, sex, ei, pop-zomer	<1 gen, alle stadia	<1gen, larve
Loofbomen n = 100	1	2	2	3	9	2	6	2	10	5	3	5	1	7		1	15	13	2	1	10
Naald en Loof n = 5													1						1		3
Naaldbomen n = 45	2	4	3		2	2	4	1	3			2	4	1	3	1	7	1	1	3	1

Uit tabel 3 blijkt dat er redelijk veel spreiding bestaat in de 'Life History Strategies' (LHS), maar sommige strategieën komen vaker voor dan andere. Zo komen LHS 5, 9, 17, 18 en 21 relatief het meest voor. Verder blijkt dat LHS 5, 9, 18 en 21 meer voorkomen bij loof- dan bij naaldboom-insecten. Omdat er tweemaal zoveel loof- dan naaldboom-insecten behandeld zijn, komen LHS 2, 13, 15 en 20 relatief vaker voor bij naaldboom-insecten. *Er zijn dus behoorlijke verschillen in levenswijzen tussen naald- en loofboom-insecten, bij de verdere analyses zijn deze twee groepen dan ook apart gehouden.* Het gaat er nu om te bepalen welke verschuivingen in de loop van de tijd bij de LHS's zijn opgetreden. In dit rapport hebben we omwille van de beperkte middelen alleen naar de loofboom-insecten gekeken.

Hieronder is de LHS voor plagen op loofbomen grafisch weergegeven. Er is een trendlijn als hulpmiddel toegevoegd. De aantallen meldingen zijn weergegeven als '% per periode van vijf jaar'. De periodes van vijf jaar zijn gekozen om eventuele korte termijn schommelingen in aantallen waarnemers wat minder gewicht te geven. Het is ook gedaan om te voorkomen dat sommige incidenteel optredende plaagsoorten relatief teveel gewicht zouden krijgen. Deze weergave moet als een groffe indicatie gezien worden en zal bij toekomstig onderzoek verfijnd moeten worden.

LHS-groepen met een *dalende trend* zijn weergegeven in de deelgrafieken van figuur 13, de LHS-groepen met een *toenemende trend* zijn weergegeven in figuur 14. Zeer

kleine groepen of stabiele groepen die geen duidelijke trend vertonen, worden hier niet weergegeven.

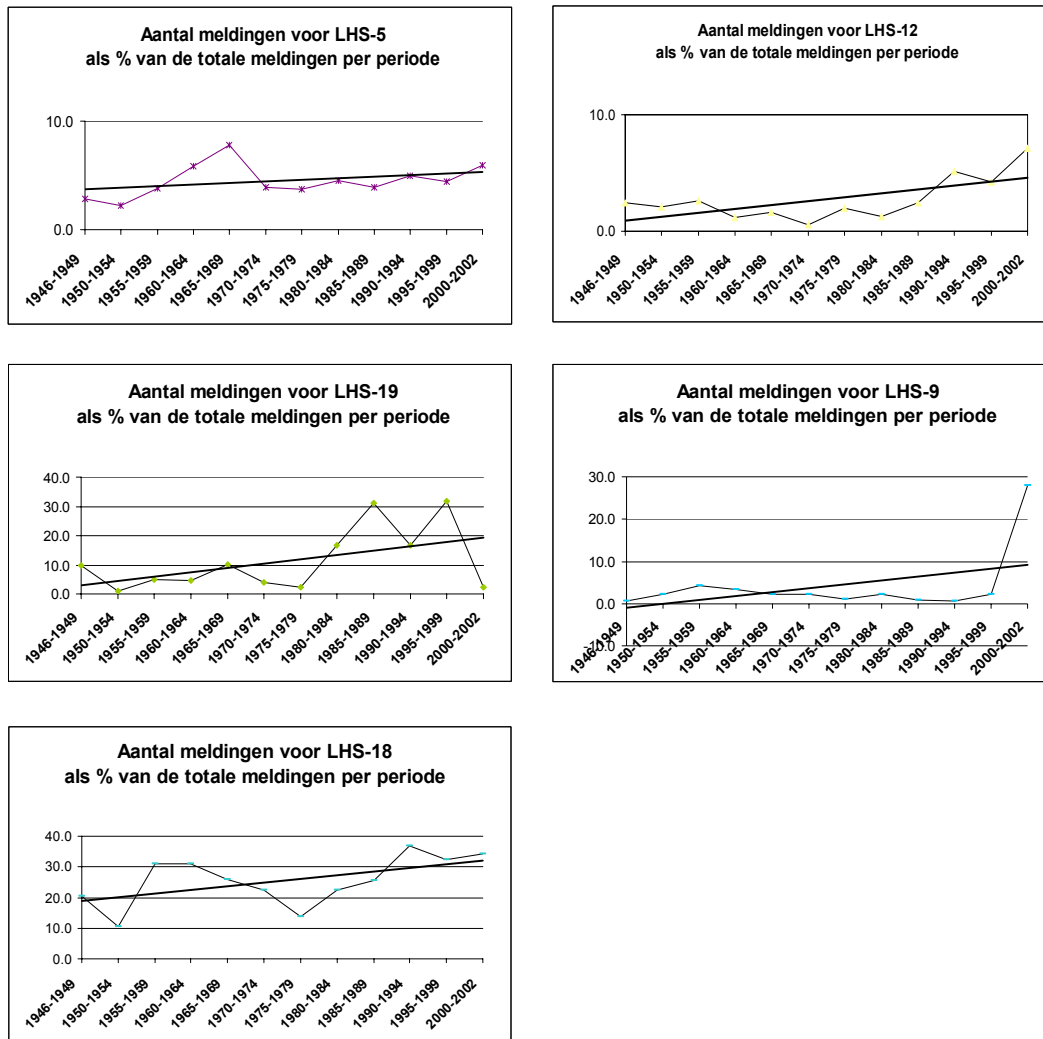


Figuur 13. "Life History Strategy" groepen met een dalende trend

Uit de deelgrafieken van figuur 13 blijkt dat de volgende LHS-groepen een dalende trend vertonen:

- LHS-7 (n = 6) overwintering als adult; meerdere generaties per jaar.
- LHS-10 (n = 5) overwintering als larve; meerdere generaties per jaar.
- LHS-14 (n = 7) overwintering als adult; een generatie per jaar.
- LHS-17 (n = 15) overwintering als larve; een generatie per jaar.
- LHS-21 (n = 10) overwintering als larve; minder dan een generatie per jaar

Deze groepen op loofbomen hebben als belangrijkste kenmerken: minder dan een generatie (n=10), een generatie (n=22), meer generaties (n=11), overwintering als larve (n=30) of adult (n=11).



Figuur 14. Figuur 13. "Life History Strategy" groepen met een dalende trend

Uit de deelgrafieken van figuur 14 blijkt dat de volgende LHS-groepen een stijgende trend vertonen:

LHS-5 (n = 9) overwintering als ei; meerdere generaties per jaar.

LHS-9 (n = 10) overwintering als pre-adult; meerdere generaties per jaar.

LHS-12 (n = 5) overwintering als ei (n=1), larve (n=4), adult (n=0); een generatie per jaar.

LHS-18 (n = 13) overwintering als ei; een generatie per jaar.

LHS-19 (n = 2) overwintering als ei; een generatie per jaar.

Deze groepen op loofbomen hebben als belangrijkste kenmerken: een generatie (n=20), meer generaties (n=19), overwintering als ei (n=25), pre-adult (n=10) of larve (n=4).

Wanneer de gegevens van de figuren 13 en 14 met elkaar worden vergeleken zijn er opvallende verschillen te constateren:

In de LHS-groepen met een dalende trend zitten 30 soorten die als larve overwinteren. Er is geen enkele ei-overwinteraar aanwezig.

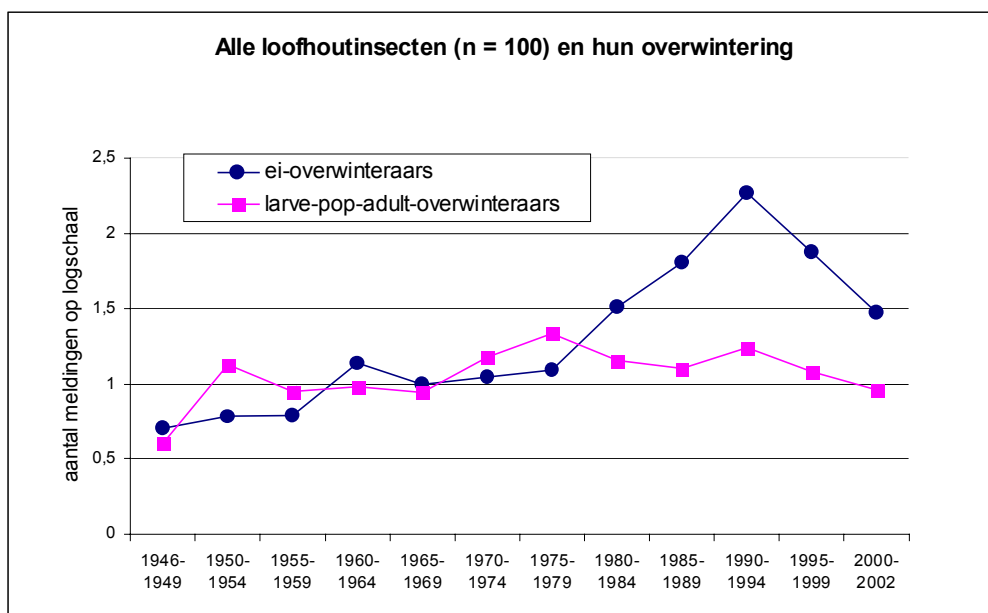
In de LHS-groepen met een stijgende trend zitten slechts 4 larve-overwinteraars en maar liefst 25 ei-overwinteraars.

6.1 Respons van ei, larve, pop en adult-overwinteraars op loofbomen

Uit hoofdstuk 6 is gebleken dat insecten die als larve overwinteren in de loop van de tijd een negatieve respons, en insecten die als ei overwinteren, een positieve respons vertonen. We zijn wat dieper ingegaan op de overwinteringsaspecten door de soorten die als ei overwinteren te vergelijken met de soorten die als larve/pop/adult overwinteren; dit is gedaan voor alle 100 loofboom-insecten. Gekozen is voor het presenteren van een grafische presentatie volgens de formule:

$$\frac{\ln(\text{aantal meldingen per soort per 5 jaar})}{\text{aantal soorten}}$$

Bij het hanteren van absolute aantallen zouden er veel grotere verschillen zijn optreden omdat een extreme soort de gemiddelden kan optrekken; dat is voor een groepsbenadering ongewenst.



Figuur 15. De meldingen (op log-schaal) over alle 100 loofboom-insecten per overwinteringsstadium

Uit figuur 15 blijkt het volgende:

- Het aantal meldingen neemt toe (zie ook figuur 1).
- Het aandeel ei-overwinteraars vertoont vanaf de jaren zeventig een positieve trend. De daling aan het eind (2000-2002) wordt mede veroorzaakt doordat deze periode geen vijf maar twee jaar beslaat.

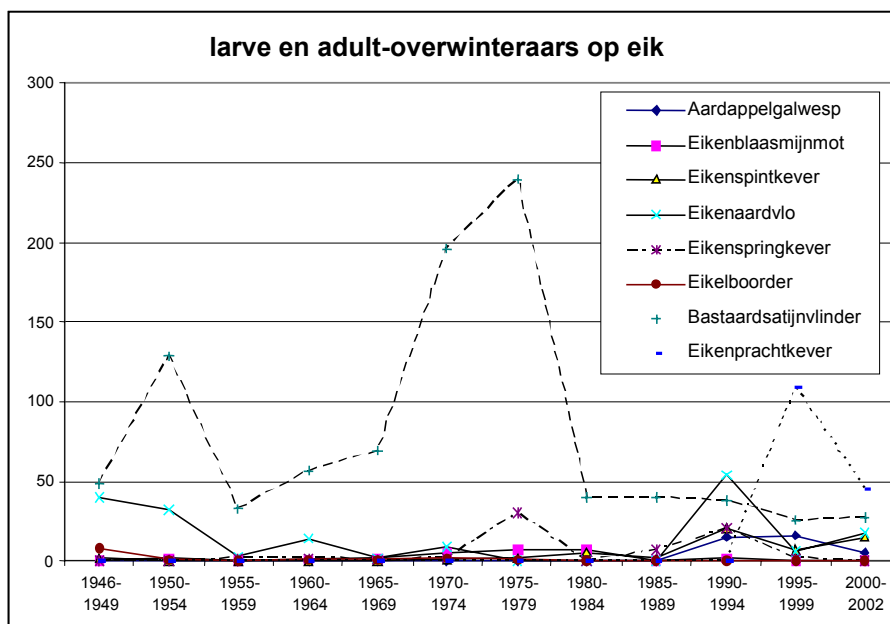
De groep van larve-pop-adult-overwintersaars blijft in deze grafiek min of meer constant in de tijd. Maar als we corrigeren voor het aantal waarnemingen en de LHS uitdrukken als % dan neemt dit aandeel af (zie fig. 13).

In paragraaf 4.5 hadden we reeds de volgende hypothese geformuleerd: overwintering als ei is gunstiger dan overwintering als larve, pop of adult. Deze aanname lijkt dus nog houdbaar.

6.2 Respons van insecten op eik -toetsing van hypothese 4.5

De loofhoutarealen zijn in de loop van de tijd veranderd. Het is dus niet zuiver om alle loofboom-insecten als één groep te nemen omdat een veranderende bossamenstelling invloed op de waarnemingen kan hebben gehad. Daarom hebben we gekozen voor uitsplitsing en de eik uitgelicht. Het areaal van eik is sinds de jaren zestig en zeventig verdubbeld (paragraaf 7.1). Maar eik is wel altijd de hoofdboomsoort geweest en overal in den lande als bos of laan aanwezig. Het is dan onwaarschijnlijk dat ruimtelijke isolatie voor insecten met een slechte of matige dispersie in het verleden een rol heeft gespeeld.

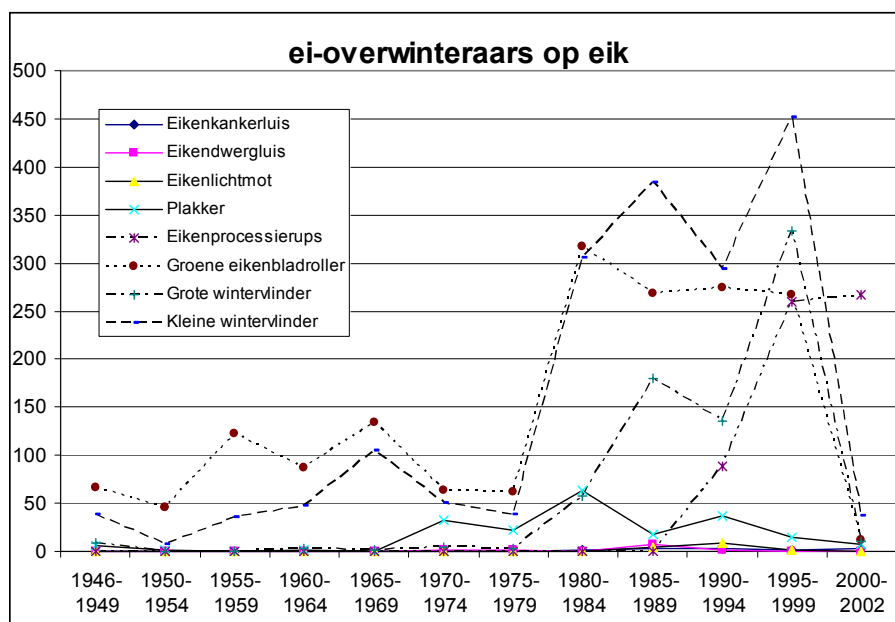
De plaaginsecten op eik onderscheiden we weer in twee groepen. Insecten die overwinteren als larve of als adult (n=8) (er zijn geen pop-overwintersaars op eik) en insecten die overwinteren als ei (n=8). De ecologie van de betreffende insecten wordt besproken in de paragrafen 6.2.1 en 6.2.2.



Figuur 16. De meldingen (in absolute getallen), in aantal uurboekken, over de groep van insecten op eik die overwintert als larve of adult

Uit figuur 16 blijkt dat de groep insecten die als larve of adult overwinteren min of meer stabiel in de tijd blijven. Dat geldt niet voor de pieken van de

bastaardsatijnvlinder in de jaren 60 en 70 en voor de eikenprachtkever in de jaren 90 (zie paragraaf 6.2.1).



Figuur 17. De meldingen (in absolute getallen), in aantal uurbokken, over de groep van insecten op eik die overwintert als ei

Uit figuur 17 blijkt dat de ei-overwintersaars, het als groep de laatste decennia relatief beter doen dan de periode daarvoor. Het steile aflopen van 2000-2002 wordt mede veroorzaakt doordat het hier geen vijfjarige maar slechts een tweejarige periode betreft.

Conclusie:

Op eik doen ei-overwintersaars doen het de laatste decennia beter dan larve en adult-overwintersaars.

Waarom doen de ei-overwintersaars het beter? Kunnen ze zich misschien in omstandigheden met een kleiner areaal aan eik minder goed verplaatsen? Als we kijken naar hun dispersiecapaciteit (paragraaf 6.2.1), dan doen ze het gemiddeld niet beter of slechter dan de andere overwintersaars (paragraaf 6.2.2). In hoofdstuk 4 hebben we verschillende relaties van insecten met klimaatvariabelen besproken en zijn er sterke aanwijzingen dat het huidige klimaat de ei-overwintersaars positief beïnvloed. In de Discussie zal een verdere uitwerking volgen over de invloed van het klimaat op de overwinteringskansen voor insecten.

6.2.1 Ecologie van larve en adult-overwintersaars op eik

- *Aardappelgalvesp* - de 2-4 cm grote gallen zijn zeer opvallend en worden dan ook gemakkelijk door waarnemers opgemerkt en gemeld. De soort vormt 2 generaties per jaar en overwintert als larve in de gal. De dispersie is matig. Deze soort vertoont een piek vanaf ca. 1985.

- *Eikenblaasmijnmot* - de mot vormt grote blaasachtige mijnen aan de bovenzijde van het blad en kan daarmee een opvallende verschijning zijn. De soort vormt 1-2 generaties per jaar en overwintert als larve in het blad. De dispersie is goed. Deze soort werd vooral in de jaren 70 en 80 gemeld.
- *Eikenspintkever* - deze bastkever treedt vooral op bij jonge pas geplante, en daardoor verzwakte, bomen. Door de larvengangen onder de bast wordt de boom geringd waardoor deze doodgaat. De soort vormt 1-2 generaties per jaar en overwintert als larve onder de bast. De dispersie is goed. Deze soort wordt vanaf ca. 1980 in lage dichtheden gemeld.
- *Bastaardsatijnvlinder* - de soort is wijd verbreid in Zuid- en Oost-Europa. In Groot-Brittannië komt de soort alleen maar voor in enkele kustgebieden in het zuiden en oosten (Sterling, 1983 in: Harrington en Stork, 1995). Tot in de zeventiger jaren zorgde de Bastaardsatijnvlinder voor overlast in eikenlanen in Noord-Brabant. De rupsen hebben net als die van de Eikenprocessierups irriterende haren, waardoor indertijd een grootschalige bestrijding met insecticiden nodig was (Moraal, 1997b). De grootschalige plagen lijken voorbij, maar wat kan de reden zijn? De vrouwtjesvlinders van de Bastaardsatijnvlinder vliegen matig en het netwerk van eikenlanen in Brabant bood dus een gemakkelijke verspreiding. De eikenlanen zijn er nog steeds, maar in de Brabantse lanen heeft tegenwoordig de Eikenprocessierups de plaats ingenomen van de Bastaardsatijnvlinder. De Bastaardsatijnvlinder overwintert als larve in nesten in de boom. In Nederland komt de Bastaardsatijnvlinder de laatste decennia alleen nog maar voor in de kustgebieden, op duindoorn. Een karakteristiek voor het duingebied is, dat het een relatief droog milieu betreft waardoor mogelijk een betere overleving van de larven mogelijk is (zie Discussie). De dispersie is matig. Er is een piek van 1946-1955, en een zeer grote piek van 1965-1975 met daarna een ineenstorting van de plaag.



Figuur 18. Winternest van de Bastaardsatijnvlinder

- *Eikenprachtkever* – Eind jaren negentig was er plaatselijk sprake van een belangrijke eikensterfte (Oosterbaan et al, 2001). Een voor ons land geheel

nieuw fenomeen was dat de Eikenprachtkever hierbij betrokken was. De kevers maken gangen onder de bast van verzwakte bomen waardoor ze doodgaan. De larvale ontwikkeling duurt 2-3 jaar waarbij de overwintering in het larvenstadium plaatsvindt (Moraal & Hilszczanski, 2000). De kever is wel altijd in Nederland aanwezig geweest maar nooit eerder een plaag veroorzaakt dan eind negentiger jaren. De secundair schadelijke kever heeft kansen gekregen door het tijdelijke grote aanbod van, door kaalvraat door Wintervlinders en Groene eikenbladroller, verzwakte eiken (Oosterbaan et al., 2001). Het gaat hier om een warmteminnende keversoort en dat suggereert dat een warmer klimaat mogelijk een rol kan spelen (Moraal, 1997c; 2003c). De dispersie is goed. De respons van deze soort in de loop van de tijd is een snelle stijging vanaf 1990 met daarna een snelle ineenstorting.

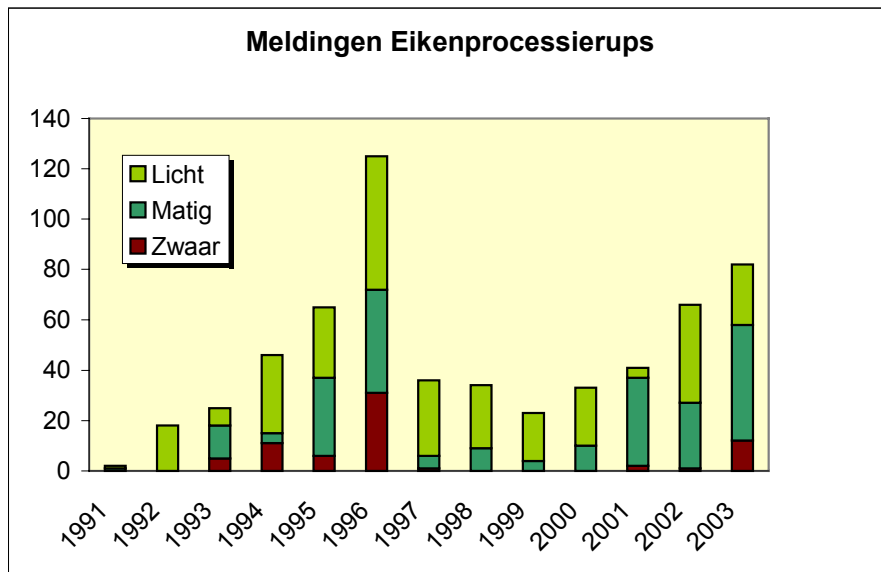


Figuur 19. Larven van de warmteminnende Eikenprachtkever maken gangen onder de bast waardoor de bomen doodgaan

- *Eikenaardvlo* - de larven skeletteren het blad. Plagen worden vooral in warme zomers waargenomen. De soort heeft een generatie per jaar waarbij de kever als adult in de strooisellaag overwintert. De dispersie is goed. De soort wordt veel waargenomen in de jaren 40-60; en daarna rond 1990.
- *Eikenspringkever* - de larven maken gangen in het blad. De soort heeft een generatie per jaar waarbij de kever als adult in de strooisellaag overwintert. De dispersie is goed. Er is een lage piek rond 1975 en 1990.
- *Eikelboorder* - de larven van deze snuitkever ontwikkelen zich in de eikel. De soort heeft een generatie per jaar waarbij de kever als adult in de strooisellaag overwintert. De dispersie is goed. Deze soort wordt vanaf 1946 in lage dichtheden waargenomen waarna de meldingen teruglopen.

6.2.2 Ecologie van ei-overwintersaars op eik

- *Eikenankerluis* - glimmend zwarte luizen die in kolonies aan de takken zuigen. De soort vormt meerdere generaties per jaar en overwintert als ei in clusters op de tak. De dispersie is slecht. Er is geen opvallende respons omdat er relatief weinig meldingen zijn.
- *Eikendwergluizen* - zeer kleine luizen zuigen aan de onderzijde van het blad en veroorzaken opvallende gele bladvlekken. Er zijn 4-5 generaties per jaar. De soort overwintert als ei in de schorsgroeven van stam en takken. De dispersie is slecht. Rond 1985 worden er lage dichtheden waargenomen.
- *Eikenlichtmotten* - de rupsjes leven in spinselkokertjes en vreten van het uitlopende jonge blad. De soort vormt een generatie per jaar en overwintert als ei op de tak. De dispersie is goed. Er zijn lage dichtheden van 1985-1995.
- *Plakker* - de rupsen kunnen grootschalige kaalvraat veroorzaken in eikenbossen (soms ook wel in andere loofbomen en lariks.) Met name in het Peel-gebied zijn veel plagen opgetreden. De soort vormt een generatie per jaar en overwintert als eikcluster op de stam. De vrouwtjes vliegen nauwelijks maar de rupsen kunnen zich met spindraden laten verwaaien. De dispersie is matig. De soort is vooral na 1975 actief.
- *Eikenprocessierups* - sinds 1991 is deze soort (na de laatste plaag in 1878) weer terug in Nederland. De rupsen vreten het blad van eiken in laanverband. In 1995 en 1996 waren er zeer grote populaties die problemen veroorzaakten door het rondwaaien van irriterende haren. De soort verplaatst zich langzaam noordwaarts en is in 2002 en 2003 al boven de grote rivieren op verschillende locaties in Zuid-Holland, Utrecht en Gelderland waargenomen. Het gaat hier om een soort die thuishoort in Zuidelijk Europa. De soort vormt een generatie per jaar en overwintert als eikcluster op de twijg. De dispersie is matig. De soort vertoont een piek rond 1996 met een instorting in 1997 en een langzaam opklimmen in de jaren daarna (figuur 20).



Figuur 20. De Eikenprocessierups is inmiddels bij ons ingeburgerd en zorgt voor veel overlast. Er vindt uitbreiding naar Midden-Nederland plaats

- *Groene eikenbladroller* - de rupsen kunnen kaalvraat bij eiken veroorzaken. De vlinders vliegen in juni-juli en leggen hun eitjes op de twijgen om er te overwinteren. Er zijn in het verleden periodiek meerdere plagen geweest maar in de jaren negentig bereikten ze een hoogtepunt. Er is vaak een tegelijkertijd optreden met de Grote en Kleine wintervlinder. De dispersie is goed. Deze soort is tot ca. 1975 min of meer stabiel aanwezig, maar daarna treden er hoge dichtheden op.
- *Grote wintervlinder* - de rupsen kunnen kaalvraat bij eiken veroorzaken. De vlinders overzomereren in de strooisellaag en vliegen in november-december. Ze leggen hun eitjes op de twijgen om er te overwinteren. Er zijn in het verleden periodiek meerdere plagen geweest maar in de jaren negentig bereikten ze een hoogtepunt. Er is vaak een tegelijkertijd optreden met de Kleine wintervlinder en de Groene eikenbladroller. De dispersie is matig. Deze soort is tot ca. 1975 min of meer stabiel aanwezig, maar daarna treden er hoge dichtheden op.
- *Kleine wintervlinder* - de rupsen kunnen kaalvraat bij eiken veroorzaken. De vlinders overzomereren in de strooisellaag en vliegen in november-december. Ze leggen hun eitjes op de twijgen om er te overwinteren. Er zijn in het verleden periodiek meerdere plagen geweest maar in de jaren negentig bereikten ze een hoogtepunt. Er is vaak een tegelijkertijd optreden met de Grote wintervlinder en de Groene eikenbladroller. De dispersie is matig. Deze soort is tot ca. 1975 min of meer stabiel aanwezig, maar daarna treden er hoge dichtheden op (zie ook figuur 11).

6.2.3 Onderlinge interacties plaaginsecten

Wanneer sommige insectengroepen afnemen kan dat komen door een toename van andere groepen. Verder zou de ene soort een andere kunnen verdringen wanneer beide ongeveer dezelfde levenswijze hebben en tegelijkertijd op dezelfde voedselplant voorkomen. Kan er voedselconcurrentie optreden? We zullen dit voor enkele belangrijke insecten op eik nagaan. Bij kaalvraat op eik is er vaak sprake van het tegelijkertijd optreden van het trio Groene eikenbladroller, Kleine wintervlinder en in mindere mate van de Grote wintervlinder. Uit analyse van dataseries in Duitsland van 1960-1989 blijkt dat er regelmatig grote fluctuaties voorkomen in de populatiedichtheden van de Kleine Wintervlinder in Duitsland. Er lijkt zelfs sprake te zijn van een cyclische fluctuaties met intervallen van 6-7 of 12 jaar, die waarschijnlijk worden veroorzaakt door interacties met natuurlijke vijanden (parasieten en predatoren), de effecten van overbevolking en de interactie van de vraat op de voedselkwaliteit van de eik (Altenkirch, 1990). Deze fluctuaties zijn ook min of meer terug te zien in de Nederlandse data van de Kleine wintervlinder (figuur 11) en die van de Processierups (figuur 20). Deze drie eerder genoemde soorten geven nauwelijks blijk van onderlinge concurrentie. Dat bleek uit een tijdserie onderzoek van 1951-1966 bij 5 eikenbomen in Engeland: de populatiedichtheden van de Kleine wintervlinder vertoonden sterke fluctuaties rondom een gemiddelde maar de dichtheden van de Groene eikenbladroller verminderden in dezelfde periode. Interspecifieke concurrentie wordt daarom niet als een belangrijke factor bij de populatieschommelingen beschouwd. De mate van parasitisme en predatie zijn vaak dichtheidafhankelijk en hebben wel een sterke invloed op de populatiedynamica (Hunter, 1998). In onze eigen data vanaf 1946 hebben we het optreden van bladvreterende soorten op eik in de figuren 16 en 17 weergegeven. Daaruit blijkt niet dat een piek in voorkomen van de ene soort het voorkomen van de andere drukt. Integendeel: de pieken in voorkomen lijken zelfs min of meer synchroon te lopen. Daarnaast moet nog opgemerkt worden dat soorten zoals Bastaardsatijnvlinder en Eikenprocessierups niet in bossen maar bijna alleen in laanbeplantingen optreden en in bossen dus niet interfereren met de Grote en de Kleine wintervlinders en de Groene eikenbladroller.

7 Plaagbeïnvloeding door overige factoren

Een verminderde gezondheidstoestand van bossen is vaak in verband gebracht met negatieve factoren van een onnatuurlijke oorsprong zoals verdroging door wateronttrekking, verstikstofing en verandering van het klimaat. Wanneer meerdere factoren tegelijkertijd optreden wordt gesproken van ‘multiple stress’. In sommige gevallen kan de vitaliteit van de bomen of het bos zodanig verminderd zijn, dat secundaire organismen hun kans krijgen.

Daarnaast zijn er in de loop van de tijd veranderingen in de boomsoortensamenstelling en het bosbeheer doorgevoerd waardoor een invloed op het optreden van bepaalde insectenplagen kan zijn ontstaan. De volgende aspecten zullen hierna nader worden belicht.

- Veranderingen in boomsoortensamenstelling (paragraaf 7.1).
- Stikstofdepositie (paragraaf 7.2).
- Vochtstress door verdroging of vernatting (paragraaf 7.3).
- Veranderingen in het bosbeheer (paragraaf 7.4).

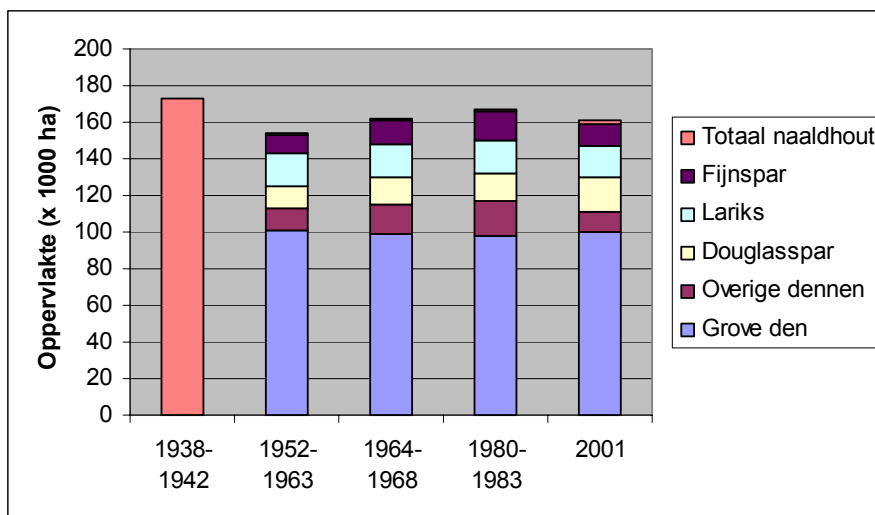
7.1 Veranderingen in bossamenstelling

In Nederland zijn verschillende statistieken verschenen over de oppervlakte en toestand van het bos. Van 1938 tot 1942 werden de gegevens verzameld voor de Eerste Boschstatistiek, verschenen in 1946 (Staatsboschbeheer 1946). Van 1952 tot 1963 werden de gegevens verzameld voor de Tweede Bosstatistiek (CBS 1966), van 1964 tot 1968 voor de Derde Bosstatistiek (CBS 1971) en van 1980 tot 1983 voor de Vierde (CBS 1985; 1989). Verdere gegevens zijn ontleend aan de brochure Nederlands bos in beeld (Kuiper 2000), de eerste rapportage van het meetnet functievervulling over 2001 (Dirkse et al. 2002) en gegevens van Stichting Bosdata zoals die aangeleverd zijn voor de European Forest Sector Outlook Studies (kortweg EFSOS) van de Economische Commissie voor Europa van de Verenigde Naties (Schelhaas et al. In prep.). De EFSOS data zijn ontleend aan het tijdvak 1995-1999. Deze data zijn verder aangevuld met HOSP gegevens over hetzelfde tijdvak (Schoonderwoerd & Daamen 2000). Sommige van de genoemde bronnen verwijzen naar HOSP gegevens over andere tijdvakken na de vierde bosstatistiek. Verder moet hier vermeld worden dat de gegevens van het meetnet functievervulling voorlopige zijn, gebaseerd op slechts een kwart van het totale aantal beoogde steekproefpunten. Hierdoor is de betrouwbaarheid van deze gegevens nog niet zo groot als verwacht mag worden bij een dergelijk meetnet.

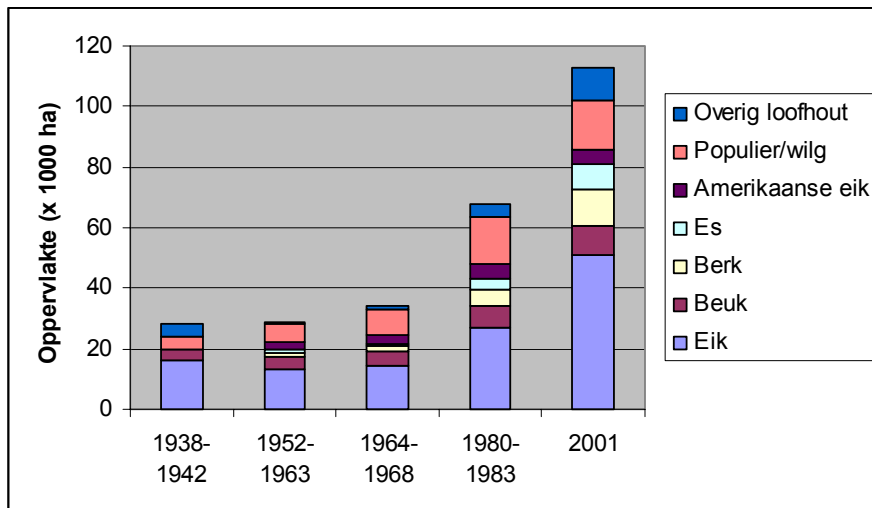
In de volgende paragrafen worden diverse gegevens over de veranderingen in de bossamenstelling besproken.

7.1.1 Veranderingen in arealen en boomsoortensamenstelling

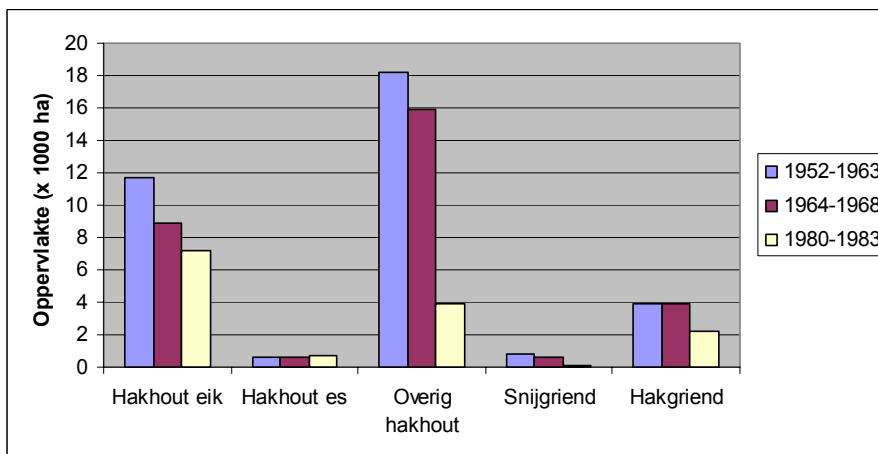
Doordat de verschillende bosstatistieken niet consequent dezelfde definities, boscategorieën en methodes gebruikt hebben, is het lastig om ze onderling te vergelijken. Duidelijk is in ieder geval wel dat sinds de eerste bosstatistiek de totale oppervlakte bos in Nederland behoorlijk is toegenomen. Uit figuur 22 blijkt dat deze toename vooral te danken is aan een uitbreiding van het areaal loofboomsoorten. De hoeveelheid naaldboomsoorten blijft redelijk constant (figuur 21), terwijl de oppervlakte loofboomsoorten bijna verviervoudigt. Deze toename vindt vooral plaats na 1970. De eik heeft het grootste aandeel in de toename, gevolgd door de populier. Opvallend is ook de uitbreiding van het areaal berk en es. De categorieën zijn niet precies gelijk. Voor 2001 zijn de data afkomstig van het meetnet functievervulling en beslaan alleen opgaand bos zonder bijzondere verschijningsvorm, in totaal ongeveer 274 duizend hectare. Een vergelijking met de EFSOS data (307 duizend hectare) leert dat vooral de overige dennen, populier, berk en in mindere mate beuk onderschat worden. Het areaal hakhout en griend neemt in de loop der tijd duidelijk af (figuur 23).



Figuur 21. Ontwikkeling van de oppervlakte bos naar dominante boomsoort voor naaldbout; in de periode 1938-1942 werd alleen de oppervlakte Totaal naaldbout gemeten. De figuur laat een vrijwel constant aandeel naaldbout zien



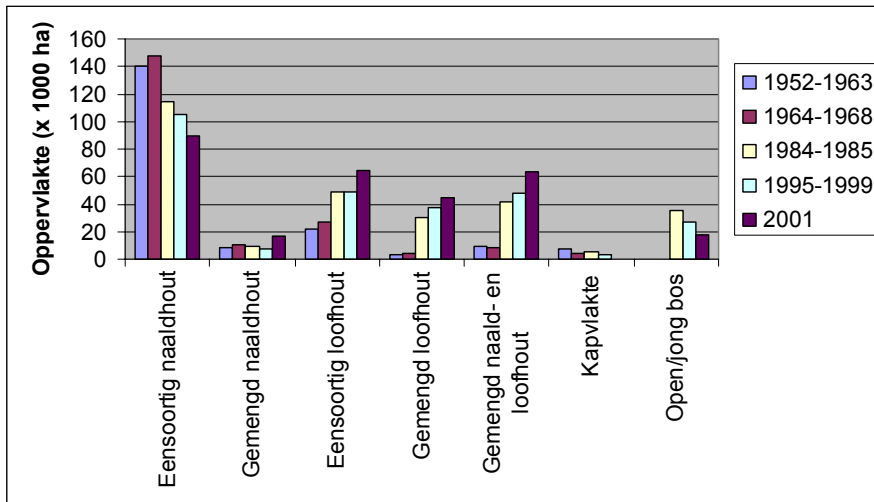
Figuur 22. Ontwikkeling van de oppervlakte bos naar dominante boomsoort voor loofhout. Er is een forse toename van eik, berk, es en beuk in de tijd



Figuur 23. Ontwikkeling van de oppervlakte hakhout en griend van de tweede tot de vierde bosstatistiek. Het areaal hakhout en griend neemt duidelijk af

7.1.2 Menging

Hoewel er in de oppervlakte naaldboomsoorten niet veel verandert, verandert er wel wat aan de boomsoortensamenstelling.

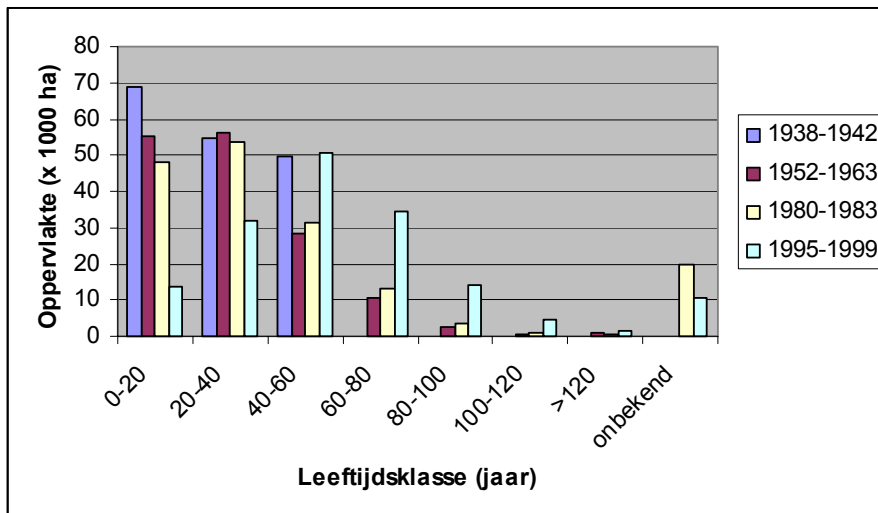


Figuur 24. Ontwikkeling van de bostypen in het opgaande productiebos sinds de tweede bosstatistiek

De oppervlakte eensoortige naaldboomopstanden neemt duidelijk af ten gunste van de gemengde naald- en loofboomopstanden (figuur 24). Dit kunnen overigens zowel opstanden van naaldbomen zijn, bijgemengd met loofbomen, als andersom. De toename van loofbomen vindt zowel in de gemengde als ongemengde categorie plaats. De categorie open bos / jong bos is pas vanaf de vierde bosstatistiek beschikbaar.

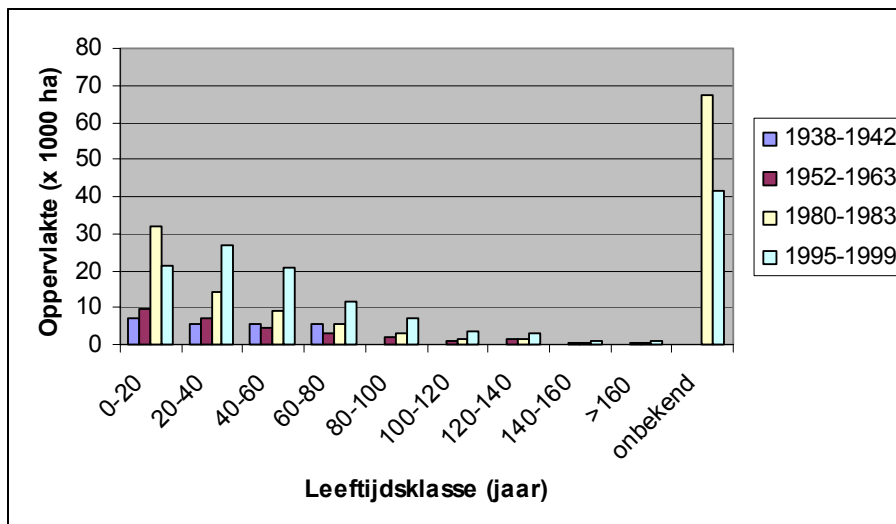
7.1.3 Leeftijdsopbouw

Niet alleen de samenstelling van het bos verandert, ook in de leeftijdsopbouw van het bos vinden verschuivingen plaats. Tot en met de vierde bosstatistiek wordt het naaldbos in hoge mate gedomineerd door de jongere leeftijdsklassen en vinden er relatief weinig verschuivingen plaats (figuur 25). Echter na 1980 schuift de verdeling duidelijk op, met een piek in de leeftijdsklasse van 40 tot 60 jaar, en een aanzienlijke toename in de hoeveelheid bos ouder dan 40 jaar. Vooral opvallend is de teruggang in de klasse 20-40 jaar in 1995-1999 ten opzichte van de klasse 0-20 jaar in de periode 1980-1983. Het lijkt onlogisch dat er actief gekapt wordt in deze leeftijdsklasse. Het zou kunnen zijn dat de grove den door natuurlijke verjonging van andere soorten wordt verdrongen.



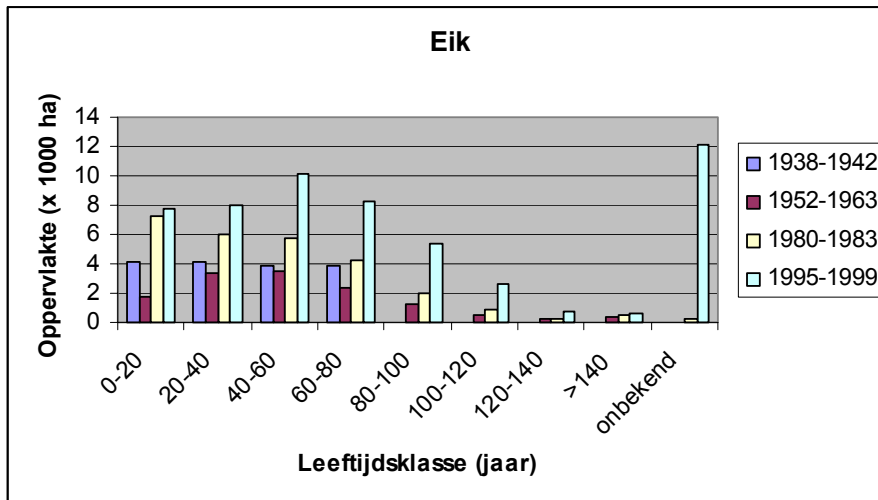
Figuur 25. Leeftijdsklassenverdeling van alle naaldboomsoorten in respectievelijk de eerste, tweede, vierde bosstatistiek en volgens de EFSOS data. De eerste bosstatistiek geeft alleen een onderverdeling tussen naaldbos jonger en ouder dan 25 jaar, hierbij is er (tamelijk willekeurig) van uit gegaan dat dit bos jonger is dan 60 jaar

Bij het loofbos als geheel zien we in de loop der tijd de hoeveelheid bos in de lage leeftijdsklassen snel toenemen, terwijl de opbouw in de hogere leeftijdsklassen veel langzamer gaat (figuur 26). De toename in de lage leeftijdsklassen komt waarschijnlijk door omvorming en nieuwe bebossingen. Opvallend is een zeer grote uitbreiding van het areaal loofbos waar geen leeftijd van bekend is. Waarschijnlijk zijn dit bossen die ontstaan zijn door omvorming van oudere naaldbossen, al dan niet op natuurlijk wijze, en spontaan opgeslagen bossen. In de eerste statistieken vielen deze bossen waarschijnlijk niet onder de definitie van (gesloten) bos. Volgens Dirkse et al. 2002, is 70% van het Nederlandse bos gelijkjarig.



Figuur 26. Leeftijdsklassenverdeling van alle loofboomsoorten in respectievelijk de eerste, tweede, vierde bosstatistiek en volgens de EFSOS data

Bij de eik zien we in de leeftijdsklassenverdeling een geleidelijke verschuiving van het zwaartepunt van de lagere klassen naar de middenklassen, terwijl het totale areaal toeneemt (figuur 27). Vooral van de periode 1980-1983 naar de periode 1995-1999 neemt het areaal eik ineens snel toe, merkwaardigerwijs ook in de hogere leeftijdsklassen. Voor een groot deel van deze uitbreiding is de leeftijd echter onbekend. Voor een deel zou de toename, ook in de oudere leeftijdsklassen, misschien te verklaren zijn als het doorgeschoten hakhout betreft, dat eerder niet tot de categorie gesloten bos gerekend werd.



Figuur 27. Leeftijdsklassenverdeling van eik in de eerste, tweede en vierde bosstatistiek en in de EFSOS data

7.1.4 Lijnvormige beplantingen

Over de lijnvormige beplantingen zijn niet zulke uitgebreide statistieken beschikbaar als voor het bos. In de bosstatistieken werd vaak maar beperkt aandacht geschonken aan deze categorie. Daarom volgt hier een citaat uit de vierde bosstatistiek (CBS 1989).

Omdat in het verleden minder volledige inventarisaties hebben plaatsgevonden, is het moeilijk om de uitkomsten met die van vorige bosstatistieken te vergelijken. Bovendien zijn de definities niet altijd gelijk en zijn de variaties zo groot, dat kleine verschillen niet noodzakelijkerwijs hoeven te betekenen dat er van een ontwikkeling sprake is.

Gesteld kan worden dat de lengte aan rijbeplantingen de laatste 20 jaar vrijwel gelijk is gebleven. Dit in tegenstelling tot de periode tussen de tweede en derde bosstatistiek, toen van een sterke toeneming sprake was. Het aandeel van de verschillende houtsoorten veranderde ook niet sterk. Tijdens de inventarisatie van de eerste bosstatistiek (1939-1942) bestond een kleine 10 000 km (van de 48 000 km) uit populier, in de periode 1952-1963 was dat 35% en in de jaren 1983-1984 was dat een kleine 25%. Het aandeel inlandse eik bleef stabiel met rond 35% de totale lengte.

De hoeveelheid hout in rijbeplantingen en singels is sedert de tweede bosstatistiek zeer sterk toegenomen. In de periode 1952-1963 was dat ongeveer 2 miljoen m³, in

de periode 1964-1968 vermoedelijk circa 3 miljoen m³ en in de jaren 1983-1984 was dat 6,1 miljoen m³. Kennelijk wordt er minder gekapt dan er bijgroeit. Dit wordt bevestigd als naar een leeftijdsverdeling wordt gekeken. Tijdens de inventarisatie voor de derde bosstatistiek was van de populierenbeplanting 5 à 6 000 km jonger dan 10 jaar, nu nog maar ongeveer 2 000 km.

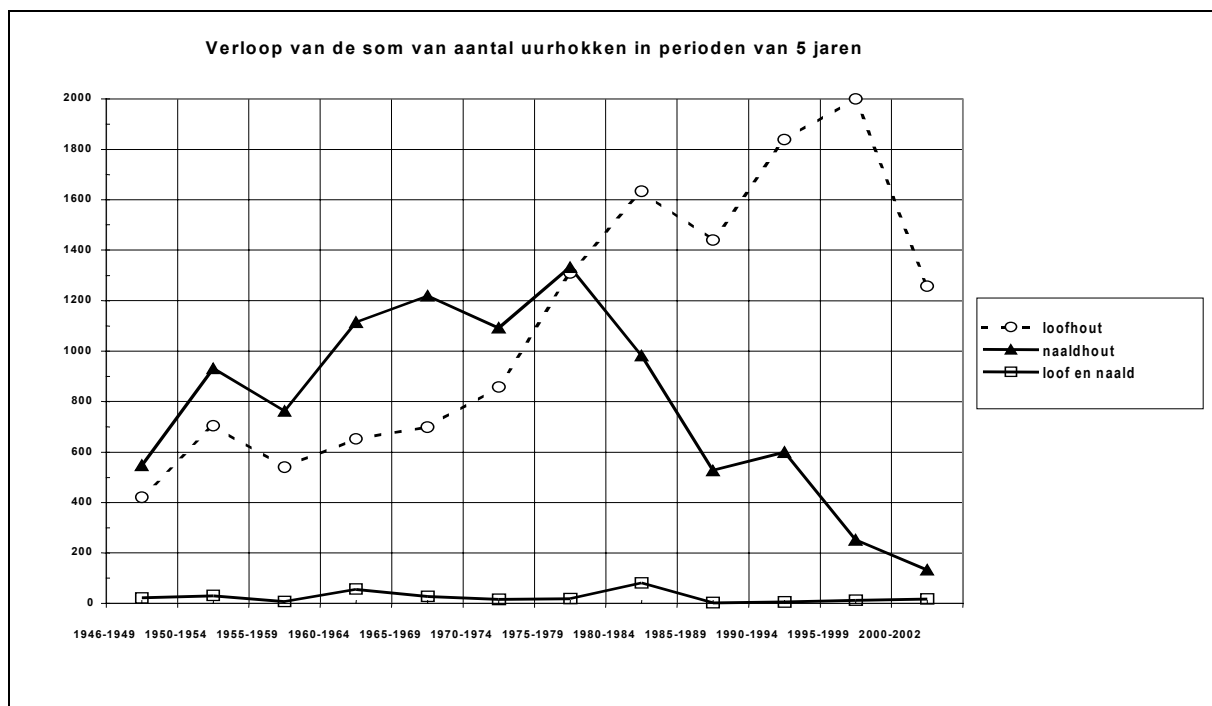
Overigens geeft de eerste bosstatistiek een lengte van ongeveer 4 500 km aan populier jonger dan 10 jaar oud en 11 300 km ouder dan 10 jaar. Bij de eik lijkt een tegengestelde situatie op te treden, waarbij in de eerste bosstatistiek 27% van de lengte jonger was dan 40 jaar, terwijl dit in de vierde bosstatistiek 75% is.

Ook valt bij vergelijking van de eerste en tweede bosstatistiek een teruggang in de lengte van iepenbeplanting op, van 4 500 naar 900 km. Dit houdt ongetwijfeld verband met de problemen rond de iepziekte. In latere inventarisaties zijn helaas geen aparte gegevens beschikbaar over de iep.

In een studie van Clement & Kooistra (2003) wordt een vergelijking gemaakt tussen de landschappelijke (weg)beplantingen op de kaarten van de eerste bosstatistiek en een bestand met soortgelijke informatie uit 2002. Helaas is in dit laatste bestand geen informatie omtrent de boomsoort opgenomen. Uit de vergelijking wordt geconcludeerd dat de totale lengte toegenomen is van 44 400 naar 48 100 km, terwijl een groot deel (26 800 km) van deze beplantingen in 2002 niet op dezelfde plek ligt als de beplantingen in 1939-1942. Voor een deel zou dit veroorzaakt kunnen zijn door wegbeplantingen in de nieuw aangelegde polders.

7.1.5 Andere insectenplagen door andere bossamenstelling

Figuur 28 geeft een overzicht van meldingen van insecten die alleen op naald- of alleen op loofbomen voorkomen, op basis van uurhokken (atlasblokken van 5x5 km). Deze meldingen zijn gesplitst naar uurhokken waar alleen loofboom-insecten, alleen naaldboom-insecten en beide voorkwamen; deze drie categorieën kunnen dus binnen één uurhok gemeld worden.



Figuur 28. Aantallen uurhokken met meldingen over insectenplagen op loof- en naaldbomen

Opvallend is de scherpe daling van naaldboominsecten na de periode 1975-1979 terwijl het areaal naaldhout vrijwel constant bleef. Daartegenover staat een haast continue stijging van de loofboom-insecten over de gehele periode, en het lage aantal uurhokken met gemengde meldingen.

Naaldboominsecten

Het areaal naaldhout in Nederland is vrij stabiel geweest sinds begin jaren veertig, en kan dus de scherpe daling van het aantal meldingen van naaldboominsecten sinds 1980 niet verklaren. Wel zijn er veranderingen opgetreden binnen de categorie naaldhout. Uit figuur 24 blijkt dat het aandeel eensoortige naaldhoutopstanden duidelijk gedaald is in 1984-1985 ten opzichte van de situatie eind jaren zestig, dit ten gunste van de gemengde opstanden. Verder is de laatste twintig jaar een duidelijke verschuiving zichtbaar in de leeftijdsclassenverdeling van het naaldbos. Tot en met de vierde bosstatistiek wordt het naaldbos in hoge mate gedomineerd door de jongere leeftijdsclassen en vinden er relatief weinig verschuivingen plaats (figuur 25). Na 1980 schuift de verdeling duidelijk op richting de hogere leeftijdsclassen.

De tijdstippen van deze twee gebeurtenissen komen redelijk goed overeen met de daling in de meldingen van naaldboominsecten. In hoeverre deze twee veranderingen ook daadwerkelijk de oorzaak zijn, is natuurlijk de vraag. Als de bossen inderdaad gemengder worden, zou logischerwijs ook het aantal uurhokken toe moeten nemen waar zowel loof- als naaldboominsecten gemeld worden, tenzij bij 'gemengd' minder plagen optreden. Uit figuur 28 blijkt dit niet het geval te zijn. Echter, gemengd bos (menging op zeer kleine schaal) is niet te vergelijken met de aanwezigheid van zowel loof- als naaldbos op een uurhokschaal van 5x5 km, en daarom kan daar geen analyse

op gedaan worden. Waarschijnlijk gaat het in de mengingstoename vooral om kleine aandelen loofbomen in het naaldbos, zoals verjonging van berk, eik en beuk onder de grove den. Vanwege de kleine aantallen zullen deze loofbomen weinig gevoelig zijn voor plagen. Omgekeerd zou de toegenomen variatie misschien wel bevorderlijk kunnen zijn voor de vitaliteit van de naaldbomen. In gemengd bos kan men een grotere variatie aan natuurlijke vijanden zoals sluipwespen en predatoren (roofinsecten en vogels) verwachten. Echter, de toename van het aandeel gemengde opstanden en de afname van het aandeel eensoortige naaldhout opstanden is relatief vrij klein, en zou de grote afname van de meldingen van naaldboom-insecten, door een toegenomen activiteit van natuurlijke vijanden, niet geheel kunnen verklaren.

Loofboom-insecten

Uit de voorgaande paragrafen bleek al dat de totale oppervlakte bos in Nederland behoorlijk is toegenomen sinds de eerste bosstatistiek van 1938-1942. Deze toename is vooral te danken aan een uitbreiding van het areaal loofboomsoorten, dat bijna verviervoudigd is. De toename, die vooral plaats vindt na 1970, loopt vrijwel parallel met het aantal meldingen van loofboom-insecten (figuur 28). De grootschalige aantastingen van de Satijnvlinder (tabel 1) en de Populierenglasvlinder (Moraal, 1996b) in de Flevopolder in de jaren zeventig en tachtig kunnen waarschijnlijk goed verklaard worden door de toenmalige aanplant van de grote uniforme oppervlaktes met populier. Dit zou tevens verklaren waarom vrijwel alle meldingen van loofboom-insecten in uurhokken plaatsvinden waar geen naaldboom-insecten gemeld worden. Of de gestage toename van het aantal meldingen van loofboom-insecten volledig kan worden toegeschreven aan de grote uitbreiding van het areaal loofbos is niet zeker.

Loofbomen staan niet alleen in het bos, maar vormen ook het grootste deel van de rijbeplantingen. De Eikenprocessierups is een warmteminnende soort die bijna uitsluitend in laanbeplantingen en nauwelijks in bossen voorkomt. Omdat het aandeel eikenbeplantingen stabiel is gebleven kan de enorme toename in het aantal uurhokken met Eikenprocessierups hierdoor niet verklaard worden. Ook de leeftijd van de laanbeplantingen speelt geen rol omdat de Eikenprocessierups in zowel jongere als oudere bomen voorkomt.

Een speciaal geval waar de invloed van de veranderde bossamenstelling op het voorkomen van plagen zeer duidelijk is, is de afname van plagen door Wilgenhaantjes en de Wilgensnuitkever. Na het voltooiën van de Deltawerken is de vraag naar zinkmatten van wilgentenen enorm afgenomen en is het areaal hakhout en griend sinds 1984 met ca. 50% verminderd (figuur 4).

Conclusie:

Samenvattend kunnen we stellen dat de veranderingen in insectenplagen in grote mate beïnvloed kunnen zijn door veranderingen in de bossamenstelling (menging, leeftijdsopbouw en areaal). Om te zien of de verschuivingen in de leeftijdsclassenverdeling de afname van de meldingen van naaldboom-insecten kan verklaren, moet deze categorie eigenlijk gedetailleerder geanalyseerd worden. Daarbij zou gekeken moeten worden naar de ontwikkeling van soorten die gespecialiseerd

zijn op bepaalde leeftijdsklassen, en in hoeverre die soorten bijdragen aan het totale aantal meldingen.

7.2 Stikstofdepositie

Nergens in Europa is de stikstofdepositie zo hoog als in Nederland. Van de totale N-depositie bestaat tweederde uit NH₃ en NH₄ (Van der Eerden et al., 1998). In Nederland ontbreken experimentele gegevens over de invloed van stikstof op loofboomsoorten. Bij de zomereik en de Amerikaanse eik is wel een stimulerend effect van K- en Mg-bemesting op de groei gevonden in Zuidoost-Nederland. Dit is een duidelijke indicatie dat deze boomsoorten op voedselarme zandgronden zeer gevoelig zijn voor een verstoorde nutriëntenbalans ten gevolge van hoge NH_x-depositie (Bobbink & Lamers, 1999; Van den Burg, 1990). Bij hoge beschikbaarheid van stikstof (met name van ammonium) zal op een gegeven moment meer stikstof in de boom terecht komen dan er besteed kan worden aan nieuwe biomassa, waardoor de N-gehalten in naald of blad sterk gaan stijgen en supra-optimaal worden. Hierbij wordt stikstof vooral opgeslagen in de vorm van stikstofrijke aminozuren (vooral als arginine). Verhoogde arginine-gehalten in naalden of bladeren zijn een betrouwbare indicator voor het optreden van een verstoorde nutriëntenbalans in bomen ten gevolge van te hoge NH_x-beschikbaarheid (div. auteurs in: Bobbink en Lamers, 1999).

Stikstof is een zeer belangrijke component voor de vorming van planteneiwit en daarmee bestaat er een positieve samenhang met de voedselkwaliteit voor insecten. Aan de andere kant is stikstof een belangrijk element voor de vorming van afweerstoffen zoals fenolen en tannines. Het is dus moeilijk in te schatten hoe de gevoeligheid van planten door verhoogde N-depositie beïnvloed wordt (Ortloff & Schlaepfer, 1996).

In het verleden werd het optreden van insectenplagen in bossen vaak in verband gebracht met luchtverontreiniging. Het ging vaak om waarnemingen in industriële gebieden in Oost-Europese landen met hoge concentraties van een mix van diverse gasvormige stikstofverbindingen en andere componenten. In Polen werd toenemende vraat door de Groene eikenbladroller en de Kleine wintervlinder waargenomen, vooral in industriegebieden met veel uitstoot van stikstofdioxide (Sierpinski, 1979, In: Huttunen, 1984). Eveneens in Polen werd het effect van luchtverontreiniging op de ontwikkeling van bovengenoemde insecten nader onderzocht. Op verschillende afstanden van een vervuilingsbron, een hoogoven, werd eikenblad verzameld waarmee de rupsen werden gevoed. De ijzer- en loodconcentraties in het blad en de pH van de bodem namen af met toenemende afstanden tot de hoogoven. De precieze samenstelling van de vervuilende stoffen in de atmosfeer werd echter niet bepaald. De resultaten suggereren dat een verandering van de bladkwaliteit (door andere verhoudingen van monosacchariden / tanninen en stikstof / tanninen) bij de Kleine wintervlinder de larvale ontwikkeling verkort en tot zwaardere poppen leidt. Maar het omgekeerde lijkt juist te gelden voor de Groene eikenbladroller. Een harde relatie tussen de vervuilende stof en de plagen werd echter

niet gegeven. Het ging vaak om correlatieve waarnemingen en niet om experimenteel onderzoek (Witkowski et al., 1992; Smith, 1981; Treshow, 1984).

Toch zouden insectenplagen bij bomen gestimuleerd kunnen worden door een verhoogde N-depositie, aangezien bladeren of naalden dan voedzamer (meer eiwitten) en beter verteerbaar zouden worden. Daarnaast stimuleert stikstof de groei van plantendelen en niet de productie van afweerstoffen zoals fenolen, althans bij beuk. Zo daalde de hoeveelheid fenolen in beukenblad met meer dan 30% wanneer de bomen in proefvelden behandeld werden met ongeveer 60 kg N ha-1jr-1 (Balsberg Pahlsson, 1992 in: Bobbink & Lamers, 1999). In een ander experiment bleek dat de Beukenbladluis (een zuigend insect) positief beïnvloed werd door een stikstofbemesting (Flückiger & Braun, 1998). Voor een ander insect zoals de Beukenspringkever (een bladvreter), ligt de zaak gecompliceerder. Bij N-bemestingen met ammonium of nitraat bleek dat nitraat een significant positief effect had op het aantal blad mijnen, terwijl ammonium een positief effect had op het gewicht van het insect (Port et al., 1995).

In een ander experiment, in buitenproef met 2-jarige opgepotte zomereiken en wintereiken werd deze gedurende twee maanden onderworpen aan droogte en aan stikstofbemestingen. Hierbij werd een normale en een excessieve stikstofbemesting toegepast. In september werden de bladeren onderzocht op secundaire plantenstoffen: vraatremmende fenolen en tannines. Daarnaast werden ook de eiwitten gemeten. Er werden slechts zwakke correlaties gevonden tussen de N-concentraties en de secundaire plantenstoffen in het blad. Het sterkste effect werd waargenomen bij de combinatie stikstofovermaat en droogtestress die een sterke verlaging van tannines en eiwitten veroorzaakte bij zomereik maar niet bij wintereik. Hiermee werd gesuggereerd dat een hoog N-gehalte in het blad, zomereiken gevoeliger kunnen maken voor zware insectenvraat als er tegelijkertijd droogtestress optreedt (Thomas & Schafellner, 1999).

Conclusie:

In de literatuur is te weinig betrouwbare informatie beschikbaar om algemene conclusies van stikstofdepositie in relatie met insectenplagen te trekken. Mede vanwege de eventuele effecten op lokale schaal wordt in dit rapport geen analyse verricht aan mogelijke correlatieve verbanden tussen stikstofdepositie en de verschuivingen van insectenplagen.

7.3 Vochtstress door verdroging of vernatting

Door wateronttrekking ten behoeve van drinkwater en de agrarische en industriële productie, kan er op sommige boslocaties verdroging optreden waardoor er droogtestress en daardoor verzwakking van de bomen optreedt. In sommige bosgebieden wordt een op natuurherstel gericht beleid gevoerd. Sommige beheerders houden het water met stuwtjes in het bos vast. Op andere plaatsen worden de rabatten niet meer onderhouden waardoor de geulen dichtslibben en het water niet goed wordt afgevoerd. Deze vernatting betekent vochtstress voor bomen. Maar

vochtstress kan ook op natuurlijke wijze optreden ten gevolge van een hoge zomerneerslag in samenhang met plaatselijke bodemfactoren, zoals ondiep liggende storende keilemlagen waarboven het regenwater zich ophoopt. Door een te hoge waterstand in het groeiseizoen kunnen de fijne wortels afsterven waardoor de bomen verzwakken en gevoelig worden voor secundaire aantastingen. Een voorbeeld hiervan is de plaatselijke eikensterfte (eind jaren negentig) in relatie met aantastingen van de Eikenprachtkever. Er waren toen veel aantastingen in bossen waar een vernatting was opgetreden (Oosterbaan et al., 2001). De meeste bossen liggen echter op de hoge doorlatende zandgronden, met de wortels ver van het grondwater verwijderd zodat ze min of meer gewend zijn aan droge omstandigheden. Vernatting is plaatselijk dus wel een belangrijke stressfactor maar in dit onderzoek wilden we ons in eerste instantie niet concentreren op plaatselijke maar op algemene landelijke trends.

Conclusie

Er is zeer weinig literatuur te vinden over de mogelijke relaties tussen vochtstress en insectenplagen. Mede vanwege de eventuele effecten op lokale schaal wordt in dit rapport geen analyse verricht aan mogelijke correlatieve verbanden tussen verdroging c.q. vernatting en de verschuivingen van insectenplagen.

7.4 Veranderingen in het bosbeheer

Sommige insectenplagen hebben een duidelijke relatie met het type bosbeheer. Zo heeft men gedurende lange tijd het systeem van grootschalige eindkap met herinplant gehanteerd. Daardoor zijn de plagen van de Grote dennensnuitkever geïnduceerd. Deze kever vliegt namelijk naar verse naaldboomstobben om daarin eitjes af te zetten. Maar ondertussen voedt de kever zich met de bast van jonge pas geplante boompjes die daardoor doodgaan. Het direct aanplanten van het plantsoen tussen de stobben is dus vragen om moeilijkheden met dit cultuurvolgend insect. De laatste twee decennia is er meer en meer een natuurlijke verjonging toegepast waardoor de Grote dennensnuitkever na 1975 niet meer in de toptien is terechtgekomen (tabel 1).

Een ander voorbeeld is de Iepenspintkever. Na het loslaten van het landelijk iepenziektebeleid hebben veel gemeenten en grote natuurbeherende organisaties minder energie gestoken in het opruimen van zieke iepen. Daardoor zijn er meer broedbomen gekomen en is het aantal meldingen over de Kleine en Grote iepenspintkever de laatste tijd toegenomen.

8 Discussie

De waargenomen verschuivingen in insectenplagen kunnen mede beïnvloed kunnen zijn door veranderingen in de bossamenstelling (menging, leeftijdsopbouw en areaal). De sterke toename van het areaal loofbomen kan relatief meer plagen op loofbomen ten opzichte van plagen op naaldbomen hebben opgeleverd. In het onderhavige oriënterende onderzoek hebben we dat niet verder uitgewerkt. De nadruk is hier gelegd op de verschuivingen in de plaagsamenstelling op loofbomen. Er zijn veel meer invloeden op de geconstateerde veranderingen van plagen denkbaar, zoals de stressfactoren vochtstress en stikstofdepositie. Er is echter zeer weinig literatuur beschikbaar over relaties tussen vochtstress (verdroging of vernatting) en insectenplagen. Omdat eventuele effecten niet op landelijke maar slechts op locale schaal te verwachten zijn, is dit item niet verder uitgewerkt. In het onderhavige verkennende onderzoek lag de nadruk op methode-ontwikkeling en dan kunnen sterke overalleffecten beter zichtbaar gemaakt worden dan plaatselijk optredende effecten. Datzelfde geldt voor eventuele relaties tussen plaatselijk optredende stikstofdepositie. Wat het bosbeheer betreft, daar is voor sommige insectenplagen een duidelijke relatie gebleken. De laatste twee decennia is er steeds meer een natuurlijke verjonging toegepast waardoor enkele cultuurvolgende insecten zoals de Grote dennensnuitkever minder kansen hebben gekregen.

In dit rapport hebben we dus vooral belang gehecht aan landelijk optredende invloeden. Klimaatfactoren lijken daarbij een van de belangrijkste overallfactoren te zijn, zoals is gebleken uit het literatuuronderzoek (hoofdstuk 4). De discussie zal zich daarom toespitsen op de invloed van klimaatverandering.

In het klimaat zijn verschillende seizoenen te onderscheiden die een belangrijke invloed hebben op de ontwikkeling van insecten. Zo zijn gunstige zomeromstandigheden belangrijk voor een snelle larvale ontwikkeling. De wintervariabelen bepalen het succes voor een overwintering, en gunstige voorjaarsvariabelen moeten insecten tijdig uit hun diapauze halen. Aan de verschillende aspecten wordt hierna aandacht besteed.

Synchronisatie tussen actief worden insect en uitlopen blad

In Zuid-Europa leven meer insecten met een facultatieve diapauze met meerdere generaties per jaar. In Noord (West) Europa leven relatief meer soorten met een obligate diapauze met slechts een generatie per jaar. In een kouder klimaat vindt vaak een overwintering plaats terwijl in warmere en drogere streken meestal een overzomerings plaats vindt. Het overwinteren als ei sluit aan bij gebruik van voedselbronnen vroeg in het voorjaar. De mogelijkheid tot een nauwkeurige synchronisatie tussen uitlopen van blad en uitkomen van eitjes is in vele gevallen een zeer belangrijke koppeling. Te vroeg uitkomen van eitjes leidt tot verhongering van de rupsjes omdat er nog geen blad aanwezig is. Te laat uitkomen van eitjes leidt eveneens tot sterfte omdat het oudere blad te stug is geworden. In experimenten met eiken en eitjes van de Kleine wintervlinder in klimaatkamers met een verhoogde temperatuur, bleef de synchronisatie tussen uitlopen van het blad en eitjes aanwezig

maar trad wel vervroegd op. Bij hogere voorjaarstemperaturen zullen zowel het blad als de rupsen zich sneller ontwikkelen waarbij de reproductieve output van de vlinder niet vermindert. Er zal dus waarschijnlijk geen effect van klimaatverandering optreden op de interactie tussen eik en Wintervlinder (Buse & Good, 1996; Buse et al., 1999).

Een goede synchronisatie is belangrijk voor de ontwikkeling van bepaalde plaaginsecten. Deze parameter is niet in het stroomschema van de 'Life History Strategies' (tabel 2) opgenomen, maar kan worden afgeleid uit de overwinteringsvorm van het plaaginsect. Alleen soorten die als ei of larve overwinteren kunnen vroeg genoeg zijn om het jonge voorjaarsblad te consumeren. Een overwintering als pop of als imago maakt weinig verschil; het duurt in beide gevallen geruime tijd voordat er bladvreterende larven zijn.

De populaties van de Kleine wintervlinder lijken in Europa naar het noorden op te schuiven. In 1994 werd in Finland voor het eerst ver in het noordoosten, kaalvraat waargenomen. Het gebeurde niet bij de ter plekke vrij zeldzame eik, maar bij de daar algemeen aanwezige inlandse vogelkers. Het is interessant dat de vogelkers een met zomereik vergelijkbare groeistrategie heeft: een vroege en snelle bladuitloop en een korte periode van scheutgroei in het voorjaar. In een dergelijke strategie past een lage concentratie van antivraatstoffen in het voorjaar. De in Finland verder naar het noorden opschuivende plagen worden in verband gebracht met de recente zachte winters als gevolg van klimaatverandering (Tikkanen et al., 1998).

Invloed van de wintertemperatuur

Het klimaat in de winter is van groot belang omdat de minimum temperaturen bepalen of een soort kan overleven. In strenge winters kan er gemiddeld een mortaliteit van 70% bij eitjes van verschillende luizensoorten optreden (Leather et al., 1993). Bij de eitjes van de Plakker is wel een wintermortaliteit van 85% vastgesteld. De Groene sparrenhuis overwintert in Engeland als actief levendbarend vrouwtje en is daarmee erg gevoelig voor winterkoude. Plagen van deze soort worden dan ook in verband gebracht met relatief warm winterweer (Leather et al., 1993). Dat geldt ook voor andere vorstgevoelige bladluizen die in een actief stadium overwinteren. Wanneer de gemiddelde wintertemperatuur stijgt zullen deze soorten zich noordwaarts kunnen uitbreiden (Bale et al., 2002)

Een ander aspect van de winter is dat sommige insecten, zoals de Plakker, specifieke kouderegimes nodig hebben voor inductie, handhaving en beëindiging van de winterrust (Tauber et al., 1986 in: Harrington en Stork, 1995). Er zijn trouwens veel insecten die een koudeprikkel nodig hebben om te reactiveren (Leather et al., 1993; Waldbauer, 1978 in: Ellis et al., 2001). Milde winters versterken dus het risico van mismatch tussen plant en insect. Dit kan mogelijk bijdragen in een teruggang in alle overwinteringstadia, maar het zal vooral gelden voor de overwinteraars in de late stadia van larve, pop en adult (Ellis et al., 2001). Ook hogere lentetemperaturen kunnen een mismatch tussen uitkomen insecten en uitlopen waardplanten en een snelle achteruitgang in bladkwaliteit opleveren (Ayres, 1993; Schoonhoven et al., 1997 in: Ellis et al., 2001).

De database van Stichting Tinea omvat meer dan 600.000 records over de verspreiding van de zogenoemde Microlepidoptera (Kleine vlinders) vanaf 1850 in Nederland. Van de 1778 soorten heeft 80% één generatie per jaar. De overwintering vindt plaats als: ei 20%, larve 45%, pop 30% of adult 5%. Er zijn dus maar weinig soorten die als adult overwinteren (Ellis et al, 2001). Verder blijkt dat soorten met twee generaties per jaar het tegenwoordig gemiddeld beter doen dan soorten met een generatie. Dat is aannemelijk omdat soorten met potentieel twee generaties bij gunstige omstandigheden vaker een tweede generatie halen. Soorten die als adult overwinteren doen het tegenwoordig gemiddeld slechter. Dit is in overeenstemming met de literatuur (van Strien et al. 1997; Dennis et al. 2000; Kitahara et al. 2000) en het onderhavige rapport.

Een continentaal klimaat is relatief voorspelbaar: de winters zijn koud en de zomers zijn warm. Voor insecten is het dan belangrijk dat er een snelle stijging van de voorjaars temperatuur optreedt die de beëindiging van de diapauze induceert. Aan deze voorspelbare situatie kunnen insecten zich vrij gemakkelijk aanpassen. De soortenrijkdom aan dagvlinders in een continentaal klimaat is dan ook veel hoger dan in een maritiem klimaat. Nederland heeft een zeeklimaat oftewel een wisselvallig klimaat. Voor insecten is het moeilijk zich aan de onvoorspelbaarheid van een dergelijk klimaat aan te passen. Bij klimaatverandering worden voor West-Europa zachtere en nattere winters voorspeld (KNMI). Maar zachte winters, met lange periodes van hogere temperaturen dan normaal, kunnen juist sterfte onder de overwinteraars opleveren. Door de relatief hoge omgevingstemperatuur wordt niet het gewenste lage niveau van het metabolisme vastgehouden waardoor energiereserves verbruikt worden en de insecten verzwakken (Irwin & Lee, 2003; Williams et al., 2003). Verder is het aannemelijk dat deze omstandigheden het optreden van entomopathogene schimmels positief beïnvloeden waardoor veel mortaliteit bij de kwetsbare stadia van insecten (larven en adulten) kan ontstaan (Ferro, 1987).

De diapauze (overwintering) bij insecten wordt meestal beëindigd door het bereiken van een bepaalde temperatuursom in het voorjaar (Dennis, 1993; Tauber & Tauber, 1976; Waldbauer 1978; Wolda, 1988 in: Ellis et.al, 2001). Imago en popoverwinteraars worden niet zo snel verrast door een ongewoon vroeg voorjaar omdat ze pas klaar zijn voor paring, dispersie en eileg wanneer de knoppen opengaan. Dit voordeel van laat-stadium overwintering geldt alleen voor soorten die zich ontwikkelen op planten die in de winter afsterven. Soorten die zich ontwikkelen op houtachtige gewassen die al in de herfst knoppen vormen, hebben de mogelijkheid om als ei bij de knop te overwinteren. Het is inderdaad vastgesteld dat in een latere fase van de plantsuccessie, wanneer de houtachtige planten gaan domineren, het aantal ei-overwinteraars toeneemt en dat het aantal imago-overwinteraars afneemt (Brown, 1986; Hodgson, 1993; Steffan-Dewenter & Tscharnke 1997 in: Ellis et al., 2001). Maar laat-stadium overwinteraars hebben ook een groot nadeel. Op het moment van overwintering, wanneer een populatie alleen bestaat uit poppen of adulten, is de populatie veel kleiner dan in de periode wanneer de populatie bestaat uit eitjes of larven. Dit betekent dat de dood van een individuele

adult of pop een veel groter effect heeft op de navolgende populatie dan de dood van een ei of larve. Soorten die als pop of adult overwinteren zijn, als gevolg van de wintermortaliteit, onderhevig aan sterke fluctuaties in de populatie-omvang. Voor de Microlepidoptera (Kleine vlinders) wordt aangenomen dat dit reden is voor de sterke teruggang van het aantal soorten dat als imago overwintert. Overwintering in het eistadium zou naar verwachting de meest succesvolle strategie kunnen zijn, maar dat is niet altijd het geval. Eitjes worden weliswaar vaak als het meest winterresistente stadium beschouwd, maar ze kunnen in extreem koude situaties wel degelijk zware wintersterfte ondergaan (Leather et al., 1993), en dit kan wellicht het vrij lage percentage (20%) van ei-overwinteraars onder de Microlepidoptera verklaren (Ellis et al., 2001).

Het lijkt tegenstrijdig dat sommige insecten die als larve of pop overwinteren het desondanks goed doen maar daar is een goede verklaring voor. De recentelijk succesvolle Paardenkastanjiemineermot overwintert als pop in het afgefallen blad en de overwintering in dit stadium zou in zachte en vochtige winters dus zeer ongunstig zijn. Echter, een hoge wintermortaliteit wordt bij deze soort ruimschoots gecompenseerd door het optreden van een groot aantal (3-4) generaties per jaar, waardoor aan het eind van het jaar alsnog zeer hoge dichtheden ontstaan. Na een decimering in de winter blijven er dan ook altijd voldoende exemplaren over, om in een volgende zomer weer hoge dichtheden te bereiken. Ook de Roodzwarte dennencicade overwintert in een laat stadium, namelijk als larve. Maar dan wel als actieve larve, die in de winter ondergronds aan worteltjes van wintergroene grassen, zoals Bochtige smele, voedingsstoffen blijft zuigen, waardoor de energievoorraad op peil blijft en de larve niet verzwakt.

Invloeden van de zomertemperatuur

Warmere zomers kunnen sommige insectensoorten zoals bladluizen en mijten in staat stellen door nog meer generaties dan anders te vormen. Klimaatverandering kan op dergelijke soorten dus een gunstig effect hebben. Maar ook op insecten met slechts één generatie per jaar profiteren want ze kunnen hun ontwikkeling sneller voltooien en in die actieve fase korter blootgesteld zijn aan ziekten, predatoren en parasieten. In Nederland zal de lengte van het groeiseizoen in de toekomst waarschijnlijk verder toenemen. De vraag is hoe planten hierop zullen reageren. Een langer groeiseizoen betekent mogelijk veranderingen in de nutriënten- en waterhuishouding met meer groei en meer verdamping. Of deze effecten ook daadwerkelijk optreden is afhankelijk van factoren zoals vorstschade in het voorjaar en de spreiding van de hoeveelheid neerslag en de temperatuur in het jaar. Voor insecten wordt bij hogere temperaturen verwacht dat ze hun verspreidingsgrenzen verder naar het noorden, of in bergland naar grotere hoogten, kunnen verleggen, waarbij lokale populaties aan de zuidgrens van het verspreidingsgebied uitsterven (Bale et al., 2002; Harrington & Stork, 1995; Sutherst, 1990).

9 Conclusies

- Sinds 1946 zijn er belangrijke verschuivingen in insectenplagen bij bomen in bos en landschap opgetreden. Sommige 'ouderwetse' grootschalige plagen zoals die van de Gewone dennenbladwesp en de Bastaardsatijnvlinder zijn verdwenen terwijl nieuwe plagen opduiken, zoals de Eikenprocessierups, de Roodzwarte dennencicade en de Paardenkastanje mineermot.
- Het areaal en de samenstelling van het bos is de laatste decennia veranderd. Het aandeel naaldbout is grotendeels gelijk gebleven terwijl het aandeel loofbomen aanzienlijk is gestegen. Daarmee zal een effect op de meldingen over plaaginsecten zijn opgetreden. Te denken valt aan de Flevopolders met indertijd de aanplant van veel uniforme bossen met populier en het verdwijnen van de griendcultuur.
- Het verdwijnen van sommige cultuurvolgende plagen zoals de Grote dennensnuitkever, kunnen geheel verklaard worden door het toepassen van een ander bosbeheer, in dit geval door het achterwege laten van eindkap met gelijktijdige herinplant.
- Uit de literatuur blijkt dat verschillende milieustressfactoren, zoals verhoging CO₂-concentratie, waterstress en stikstofdepositie, op directe wijze (via het insect) of op indirecte wijze (via de plant) met verschillende, en soms tegengestelde, effecten op insectenpopulaties kunnen inwerken.
- Uit de geraadpleegde literatuur blijkt dat klimaatfactoren in sterke mate betrokken zijn bij veranderingen en verschuivingen van insectenpopulaties.
- Uit het onderhavige onderzoek is gebleken dat insecten op eik die als larve, pop of adult overwinteren, de laatste decennia in verhouding minder gemeld worden dan insecten die op eik als ei overwinteren. Dit is een sterke aanwijzing voor de effecten van klimaatverandering.

10 Aanbevelingen voor verder onderzoek

- In dit rapport is relatief veel aandacht besteed aan methode-ontwikkeling. Er is gebruik gemaakt van de functionele aspecten d.m.v. het indelen van groepen insecten met overeenkomstige Life History Strategies. Daarbij hebben we voor een eerste oriëntatie de 'Database plaaginsecten sinds 1946' in 5-jarige perioden ingedeeld. Dat heeft duidelijke aanwijzingen opgeleverd voor relaties met klimaatverandering. Om meer nauwkeurige uitspraken te kunnen doen is het noodzakelijk om het voorkomen van plagen per jaar te koppelen aan klimaatdata per jaar.
- Onderzoek met GIS-technieken van de ruimtelijke verspreidingsgegevens per uurhok, in relatie met bossamenstelling, bodemfactoren, klimaat en milieustress zal meer nauwkeurige en gefundeerde achtergronden en verklaringen opleveren voor de verspreiding van verschillende plagen.
- De Eikenprocessierups laat opmerkelijk tendensen zien. De soort lijkt volledig te zijn ingeburgerd (figuur 20). In 2002 en 2003 zijn over de hele linie, van west naar oost, boven de grote rivieren nesten gevonden (Papendrecht, Delft, Driebergen, Wageningen, Didam, Duiven en Gendringen. Kan deze soort nog verder naar het noorden opschuiven? Deze maatschappelijk relevante soort zou hoognodig aan een uitgebreid onderzoek moeten worden onderworpen. Hierbij zouden behalve klimaatfactoren ook bodemfactoren (meer warmte-uitstraling op zandgronden dan op klei van rivierdalen) moeten worden betrokken. Daarnaast moet gezocht worden naar een verklaring voor de afwezigheid van de belangrijkste en uitermate effectieve natuurlijke vijand, de grote carnivore keversoort Poppenrover (Custers 2003). Worden de wegbermen als habitat voor de Poppenrover tegenwoordig ongunstig beheerd, is de soort in Zuid-Europa te geïsoleerd geraakt of is het klimaat voor deze predator ongunstig geworden? Laboratoriumexperimenten met verschillende klimaatregimes (overwinteringstemperaturen) kunnen hierin inzicht geven.
- Bij de inheemse plagen is het de vraag hoe de parasieten en predatoren op klimaatverandering reageren. Bij nieuwe plagen is het de vraag of hun natuurlijke vijanden wel mee kunnen komen. De in dit rapport besproken analyse met behulp van de Life History Strategy benadering, zou duidelijk kunnen maken of de plaaginsecten en hun natuurlijke vijanden in hun ecologische eisen wel of niet sporen en of bepaalde plagen daardoor kunnen ontsnappen aan hun belagers.

Slotopmerking

Klimaatverandering zal, getuige de vele literatuur, grote en onvoorspelbare verschuivingen van plaagsoorten opleveren. Nederland zal in de toekomst onvermijdelijk te maken krijgen met nieuwe plagen die een bepaalde impact op bomen en het beheer zullen hebben. Om hierop te anticiperen is het een goede zaak om, door middel van de jaarlijkse monitoring, de vinger aan de pols te houden.

Literatuur

- Altenkirch, W., 1990. Zyklische Fluktuationen beim kleinen Frostspanner (*Operophtera brumata* L.). Allg. Forst- u. J.Ztg. 162 (1): 2-7.
- Bale, J.S., G.J. Masters, I.D. Hodkinson, C. Awmack, T.M. Bezemer, V.K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J.C. Coulson, J. Farrar, J.E.G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T.H. Jones, R.L. Lindroth, M.C. Press, I. Symrnioudis, A.D. Watt & J.B. Whittaker, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8 (6): 1-16.
- Bobbink, R. & L.P.M. Lamers. 1999. Effecten van stikstofhoudende luchtverontreiniging op vegetaties: een overzicht. Rapport Technische Commissie Bodembescherming R13. Den Haag. 77 pp.
- Burg, J. van den, 1990. Stickstoff und Säuredeposition und die Nährstoffversorgung niederländischer Wälder auf pleistozänen Sandboden. *Forst und Holz* 45 (20): 597-605.
- Buse, A. & J.E.G. Good. 1996. Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change. *Ecological Entomology* 21: 335-343.
- Buse, A., J.E.G. Good, S.J. Dury & C.M. Perrins. 1998. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.). *Functional Ecology* 12: 742-749.
- Buse, A., S.J. Dury, R.J.W. Woodburn, C.M. Perrins & J.E.G. Good. 1999. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of pedunculate oak, winter moth and tits. *Functional Ecology* 13: 74-82.
- CBS (1966). De Nederlandse bosstatistiek. Deel 9, Nederland, 1952-1963. 's-Gravenhage, Staatsuitgeverij.
- CBS (1971). De Nederlandse bosstatistiek 1964-1968. 's-Gravenhage, Staatsuitgeverij.
- CBS (1985). De Nederlandse bosstatistiek, deel 1: de oppervlakte bos, 1980-1983. 's-Gravenhage, Staatsuitgeverij.
- CBS (1989). De Nederlandse bosstatistiek, deel 2: landschappelijke beplantingen 1983-1984. 's-Gravenhage, Staatsuitgeverij.
- Clement, J. & L. Kooistra (2003). Eerste Bosstatistiek digitaal. Opbouw van een gegevensbestand. Wageningen, Alterra-rapport 50.
- Custers, C.J.L., 2003. Climate change and trophic synchronisation: a casestudy of the oak processionary moth. Studentverslag Wageningen University. 106 pp.
- Dirkse, G. M., W. P. Daamen, et al. (2002). Het Nederlandse bos in 2001, Expertisecentrum LNV: 60.
- Eerden, L. van der, W. de Vries & H. van Dobben. 1998. Effects of ammonia deposition on forests in the Netherlands. *Atmospheric Environment* 32 (3): 525-532.
- Ellis, W.N., Donner, J.H. and Kuchlein, J.H., 1997a, Recent shifts in distribution of microlepidoptera in the Netherlands. *Entomologische Berichten* 57 (8): 119-125.

- Ellis, W.N., Donner, J.H. and Kuchlein, J.H., 1997b, Recent shifts in phenology of Microlepidoptera, related to climatic change (Lepidoptera). *Entomologische Berichten* 57 (4): 66-72.
- Ellis, W.N., Kuchlein, J.H., and Vos, R. de, 2001, Hibernation matters in Lepidoptera, In: Van Oene, H., Ellis, W.N., Heijmans M.M.P.D., Mauquoy D., Tamis W.L.M., Van Vliet, A.J.H., Berendse F., Van Geel B., Van der Meijden R. and Ulenberg, S.A., Long-term effects of climate change on biodiversity and ecosystem processes. Dutch National Research Programme on Global Air Pollution and Climate Change, Bilthoven, pp. 67-77.
- Ferro, N.D., 1987. Insect pest outbreaks in agroecosystems. In: P. Barbosa & J.C. Schultz (eds). *Insect Outbreaks*. pp. 195-216. Academic Press, San Diego.
- Flückiger, W. & S. Braun, 1998. Nitrogen deposition in Swiss forests and its possible relevance for leaf nutrient status, parasite attacks and soil acidification. *Environmental Pollution* 102: 69-76.
- Harrington, R. & N.E. Stork (eds). 1995. *Insects in a changing environment*. Academic Press, London. p. 198-215.
- Hunter, M.D., 1998. Interactions between *Operophtera brumata* and *Tortrix viridana* on oak: new evidence from time-series analysis. *Ecological Entomology* 23: 168-173.
- Huttunen, S., 1984. Interactions of disease and other stress factors with atmospheric pollution. In: (M. Treshow, ed.) *Air pollution and plant life*. Wiley and sons, Chicester. p.321-356.
- Irwin, J.T. & R.E. Lee. 2003. Cold winter microenvironments conserve energy and improve overwintering survival and potential fecundity of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis*. *Oikos* 100: 71-78.
- Kuiper, L. C., 2000. Nederlands bos in beeld. Zeist, Stichting Probos.
- Leather, S.R., Walters, K.F.A. & J.S. Bale. 1993. *The Ecology of Insect Overwintering*, Cambridge University Press, Cambridge. 255 pp.
- Luitjes, J., 1977. De ontwikkeling van insecten in naaldhout vernield door de stormen van november 1972 en april 1993. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 49 (1): 10-26.
- Moraal, L.G., 1988. Invasie van dopluizen in Nederlandse steden. *Tuin en Landschap* 14: 20-21.
- Moraal, L.G., 1989. Spinselmotten opvallend aanwezig. *Tuin en Landschap* 15: 22-25
- Moraal, L.G., 1991. Aantastingen door insecten en mijten in 1990: in bossen, natuurgebieden en wegbeplantingen. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 63 (5): 116-124.
- Moraal, L.G., 1996a. Bionomics of *Haematoloma dorsatum* (Hom., Cercopidae) in relation to needle damage in pine forests. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 69 (5): 114-118.
- Moraal, L.G., 1996b. Evaluation of infestations by the poplar clearwing moth, *Paranthrene tabaniformis* Rott. In: *Proceedings 20th Session of the FAO International Poplar Commission*. p. 250-259, Budapest, October 1-4, 1996.
- Moraal, L.G., 1997a. Landelijke inventarisatie insectenaantastingen 1996: Wintervlinders breken alle records met kaalvraat in eiken. *Tuin en Landschap* 19 (11): 34-35.
- Moraal, L.G., 1997b. Vijftig jaar insectenplagen: landelijke registratie leert veel over insecten, bomen en struiken. *Tuin en Landschap* 19 (23): 26-29.

- Moraal, L.G., 1997c. Eikenprachtkever, *Agrilus biguttatus*, en eikensterfte: een literatuurstudie over aantastingen, levenswijze en verspreiding. IBN-Rapport 320. 24 p.
- Moraal, L.G., 1998. Eikensterfte en de eikenprachtkever. Bosbouwvoorlichting 37 (2): 34-38.
- Moraal, L.G., 2000. De paardenkastanjemineermot nieuw voor Nederland. Vakblad Natuurbeheer 39 (7): 111-113.
- Moraal, L.G., 2003a. Insectenplagen op bomen en struiken in 2002. Vakblad Natuurbeheer 42 (4): 63-67.
- Moraal, L.G., 2003b. Paardenkastanjemineermot aan kop in Insecten-Top 10. Tuin en Landschap 25 (16): 36-39.
- Moraal, L.G., 2003c. Insectenplagen op bomen en klimaatverandering. De Levende Natuur 104 (3): 90-93.
- Moraal, L.G. 2003d. Eikenprocessierups en klimaatverandering. Sectie C2.3, Natuurcompendium 2003. pagina 158.
- Moraal, L.G. & J. Hilszczanski, 2000. The buprestid beetle, *Agrilus biguttatus* (F.) (Col.: Buprestidae), a recent factor in oak decline in Europe. Journal of Pest Science 73 (5): 134-138.
- Moraal, L.G., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis & D.C. van der Werf. 2002. Veranderingen in insectenplagen op bomen: monitoring sinds 1946 maakt trends zichtbaar. Nederlands Bosbouw tijdschrift 74 (2): 29-32.
- Moraal, L.G., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis & D.C. van der Werf. 2003. Shifts of insect pests on trees. In: Van Vliet et al. (eds.). Challenging Times: towards an operational system for monitoring, modeling, and forecasting of phenological changes and their socio- economic impacts. Poster presentation; Book of Abstracts p. 85. International Conference European Phenology Network. 31 March – 2 April 2003, Wageningen.
- Oosterbaan, A., C.A. van den Berg, G.J. Maas & L.G. Moraal. 2001. Eikensterfte in Nederland: omvang en de rol van enkele achterliggende factoren. Alterra-rapport 236. 54 pp.
- Ortloff, W. & R. Schlaepfer. 1996. Stickstoff und Waldschäden: eine Literaturübersicht. Allg. Forst- u. J.-Ztg 167 (9/10): 184-201.
- Port, G.R., K. Barrett, E. Okello & A. Davison. 1995. Gaseous air pollutants: can we identify critical loads for insects? In: R. Harrington & N.E. Stork (eds). Insects in a changing environment. Academic Press, London. p. 441-453.
- Schelhaas, M.J., J. van Brusselen, A. Pussinen, E. Pesonen, A. Schuck, G.J. Nabuurs, V. Sasse. Outlook for the development of European forest resources. A study prepared for the European Forest Sector Outlook Study (EFSOS). Geneva Timber and Forest Discussion Paper, ECE/TIM/DP/XX. UN-ECE, Geneva.
- Schoonderwoerd, H. and W. P. Daamen (2000). Kwantitatieve aspecten van bos en bosbeheer in Nederland: Resultaten Houtoogststatistiek 1995-1999, Stichting Bosdata.
- Siepel, H., 1994. Structure and function of soil microarthropod communities. Thesis Agricultural University Wageningen.
- Smith, W.H., 1981. Forest stress: influence of air pollutants on phytophagous insects. p. 228-240. In: Air pollution and forests - interactions between air contaminants and forest ecosystems. Springer Verlag, New York.

- Speight, M.R. & D. Wainhouse. 1989. Ecology and management of forest insects. Clarendon Press, Oxford. 374 pp.
- Sutherst, R.W., 1990. Impact of climate change on pest and diseases in Australasia. *Search* 21: 230-232.
- Staatsboschbeheer (1946). De Nederlandsche boschstatistiek: samengest. door den Dienst van het Staatsboschbeheer. 's-Gravenhage, Staatsuitgeverij.
- Straw, N.A., 1995. Climate change and the impact of green spruce aphid, *Elatobium abietinum* (Walker), in the UK. *Scottish Forestry* 49: 134-145.
- Tauber, M.J., C.A. Tauber. Insect seasonality, diapause maintenance, termination and post-diapause development. *Annual Review of Entomology* 21: 81-107.
- Tauber, M.J., C.A. Tauber & S. Masaki. 1986. Seasonal adaptations of insects. Oxford University Press. 411 pp.
- Thomas, F.M. & C. Schafellner. 1999. Effects of excess nitrogen and drought on the foliar concentrations of allelochemicals in young oaks (*Quercus robur* and *Q. petraea*). *Journal of Applied Botany* 73 (5/6): 222-227.
- Tikkanen, O.P., H. Roininen, P. Niemelä, J. Tahvanainen & A. Zinojev. 1998. Use of host plants by *Operoptera brumata* (Lep., Geometridae) during the first recorded outbreak in the subcontinental boreal zone in Fennoscandia. *Journal of Applied Entomology* 122: 247-253.
- Treshow, M., 1984. Air pollution and plant life. Wiley & sons, Chicester.
- Visser, M.E. & F. Rienks, 2002. Ecologische relatieproblemen. *Natuur & Techniek* 3: 66-70.
- Visser, M.E. & F. Rienks, 2003. Klimaatsverandering rammelt aan voedselketens. *De Levende Natuur* 104 (3): 110-113.
- Watt, A.D., J.D. Whittaker, M. Docherty, G. Brooks, E. Lindsay & D.T. Salt. 1995. The impact of elevated atmospheric CO₂ on insect herbivores. In: R. Harrington & N.E. Stork (eds). *Insects in a changing environment*. Academic Press, London. p. 198-215.
- Williams, J.B., J.D. Shorthouse & R.E. Lee. 2003. Deleterious effects of mild simulated overwintering temperatures on survival and potential fecundity of rose-galling *Diplolepis* wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Journal of Experimental Zoology* 298A: 23-31.
- Witkowski, Z., J. Grzybek & P. Plonka. 1992. Effect of air pollution on the oak leaf biochemistry and herbivorous insect abundance in the Niepolomice forest. *Ekologia* 11 (1): 59-77.

Websites

- http://www.dow.wau.nl/msa/natuurkalender/Achtergrondinformatie/achtergrondinfo.asp#het_klimaat_verandert
- <http://www.knmi.nl/voorl/nader/klim/klimaatrapportage.html>
- http://www.dow.wau.nl/msa/epn/trends/graphs/vliet_oak_wageningen.htm
- http://www.dow.wau.nl/msa/epn/trends/graphs/vliet_horsechestnut_wageningen.htm
- <http://www.knmi.nl/reindex.html?/voorl/klimaat>
- <http://www.insectenweb.nl>