

Een belangrijke publicatie over de Nonvlinder

door

H. J. DE FLUITER.

In de reeks „Monogr. z. angew. Entomologie” verscheen in 1942 als no. 15 het in vele opzichten belangwekkende onderzoek van G. Wellenstein en zijn medewerkers over de nonvlinder (*Lymantria monacha* L.), getiteld: „Die Nonne in Ostpreuszen”; het behandelt de onderzoekingen, ingesteld gedurende de nonvlindergradatie van 1933—1937 op de „Rominter Heide”. Deze ruim 680 pagina's tellende monographie bevat een schat van waardevolle gegevens over de bionomie, oecologie, aetiologie en epidemiologie van de nonvlinder en zijn natuurlijke vijanden, terwijl de toegepaste entomoloog, en vooral de bosbouw-entomoloog, met bijzondere belangstelling zal kennis nemen van de gradologische onderzoekingen en de onderzoekingen, gedaan om te kunnen komen tot een juiste voorspelling van het verloop van een gradatie en het tijdig voorzien van omvang en bedreiging, die de plaag zal aannemen. Ook de onderzoekingen naar de wezenlijke oorzaken van de gradatie geven een juist beeld van de algemene gecompliceerdheid van dit zo cardinale probleem, voor welks oplossing de toegepaste entomoloog zo vaak geplaatst wordt. Tenslotte vormt het hoofdstuk „Vier Jahre Nonnenbekämpfung in Ostpreuszen” een epos op zichzelf.

Van groot belang is, dat dit grootse onderzoek, en de uiterst belangrijke resultaten, die erbij geboekt werden, slechts tot stand kon komen door een innige samenwerking van laboratorium- en veldonderzoekers en door een ideale samenwerking van wetenschap en praktijk. De gepubliceerde gegevens zijn ook voor de Nederlandse biologen, entomologen en bosbouwers van zo'n grote fundamentele waarde, dat ik meende goed te doen van deze monografie een korte overzichtelijke samenvatting te geven, een samenvatting, die in het werk zelf ten enenmale ontbreekt.

In zijn inleiding wijst Wellenstein op het feit, dat het veldonderzoek tot voor korte tijd nog een veel te sterk descriptief karakter droeg. Ook thans staan wij hier, in tegenstelling met andere takken van wetenschap, nog slechts aan het begin van het causaal-analytisch onderzoek. Terwijl men in het kunstmatig milieu van het laboratorium elk pro-

bleem door vrij eenvoudige experimenten kan onderzoeken en benaderen, zijn bij het veldonderzoek door de samengesteldheid van het inwerkende factorencomplex veel grotere proefseries en een veel groter aantal waarnemingen noodzakelijk om de foutenbronnen zo gering mogelijk te maken. Fundamenteel laboratorium-onderzoek is en blijft echter voor het werk van de veldbioloog als basisonderzoek noodzakelijk. De resultaten van dit lab.-onderzoek dienen echter te velde nog grondig getoetst en zo nodig gecompleteerd te worden. Zo werd als groot bezwaar van het lab.-onderzoek i.z. de nonvlinder o.m. steeds aangevoeld het feit, dat het proefmateriaal niet op het natuurlijke substraat, t.w. de levende tak, werd opgekweekt.

Bij het onderzoek werden de waarnemingen betreffende de klimaatsfactoren te velde uitgevoerd in z.g. „Engelse weerkastjes” met behulp van thermohygraphen (Lambrecht), max. en min. thermometers (Fuess) en normale thermometers (Fuess). Windsterkte en windrichting werden eveneens opgenomen. De klimatologische waarnemingen werden vergeleken met de waarnemingen van 2 weerstations gelegen op resp. 40 en 35 km afstand (resp. ten Z. en ten N. van Rominten).

Bij de bepaling van de mate van aantasting der complexen werd dankbaar gebruik gemaakt van het pophuid-onderzoek en van de vlindertelmethode. Bij de bestrijding van de plaag was men door de omstandigheden gedwongen direct zijn toevlucht te nemen tot een chemische bestrijding met arseen-prepareaten, daar aanvankelijk nog geen tegen de nonvlinderrupsen werkzaam contact-insecticide ter beschikking stond.

Pas in de winter 1934/35 werden de eerste contactvergiften tegen de nonvlinderrupsen vervaardigd; zij hadden als werkzaam element een dinitro-ortho-cresol-verbinding en waren zeer effectief. Door het grote aantal en het verschillende type van vliegtuigen, dat bij de bestuivingen van het grote areaal werd ingezet, was het mogelijk om ook betreffende de uitvoering en de techniek der vliegtuigbestuiving belangrijke waarnemingen te doen.

In het 2e hoofdstuk „Die Massenvermehrung der Nonne in den Staatsforsten des Regierungsbezirks Gumbinnen 1897—1902” geeft Helmut Fischer een overzicht van de nonvlinderplaag in bovengenoemd district.

Alhoewel wel gemeend werd, dat deze plaag zou zijn ontstaan als gevolg van neergestreken vlinderzwermen, uit Rusland afkomstig, staat thans wel vast, dat deze plaag zich ook hier autochtoon ontwikkeld heeft, als gevolg van de zeer gunstige weersgesteldheid in de zomers 1895—97; in deze jaren heersten er in de periodes van Mei—15 Aug. zeer hoge temperaturen; vooral de maand Juni (zo belangrijk in verband met de vreterij der oude rupsen naar aanleiding van het rijpen der geslachtsorganen!) was gekenmerkt door hoge temperaturen en zeer geringe neerslag. Ook de weersomstandigheden tijdens de grote vlindervlucht in 1897 waren zeer gunstig (droog en warm weer!).

De gradatie duurde ook hier 6 jaar (evenals de voorgaande van 1853—1858). In zuivere Pinus-complexen liep de gradatie echter sneller af dan in zuivere Picea-complexen. De opvallende vermeerdering, gepaard gaande met zware vreterij, duurde in de Pinus-complexen maar 3 jaar (sterke vlindervlucht — grootste vreterij — ineenstorting). Ook

bij deze plaag kwam reeds het teruglopen van het % ♀♀ in de populaties der opeenvolgende gradatie-jaren duidelijk naar voren (1897: 80 %; 1898, 60 %; 1899, 50 %; 1900, 15 %). Met het verloop van de gradatie nam ook hier met de jaren de mortaliteit onder de rupsen toe, gingen de verschillende ontwikkelingsstadia elkaar hoe langer hoe meer bedekken als gevolg van een vertraging in de ontwikkeling, waardoor ook de vlindervlucht naar een later tijdstip in 't jaar verschoven werd. Alhoewel dit ten dele aan in de latere jaren heersende ongunstige klimatologische factoren toegeschreven zal moeten worden, zal ook de door Mors (zie beneden) aangetoonde ontwikkelingsvertraging door algemene „degradatie“ (= zwakte) verschijnselen hiertoe bijgedragen hebben.

Wat de bestrijding betreft, zij opgemerkt, dat in de Pinus- en gemengde naaldhoutcomplexen hier naar het schijnt nog wel baat werd gevonden bij de bestrijding door de z.g. lijmbandenmethode. In de Picea-complexen daarentegen kwamen de rupsjes slechts zelden onder de lijmbanden terecht (slechts gemiddeld 10—20 % der rupsjes werd hier door de lijmbandenmethode van de Picea-kronen verwijderd gehouden; hier had de lijmbandenmethode, die bovendien zeer kostbaar was, dus geen zin!). Chemische middelen waren nog onvoldoende bekend of gaven teleurstellende resultaten. „Mehrjährige Erfahrungen hatten also gezeigt, dass man die Nonne mit den damals bekannten Mitteln nicht wirksam bekämpfen kann. Und so ergriff man bei der folgenden Gradation von 1906—1912 keine ernsthaften Gegenmassnahmen, sondern wartete ohnmächtig bis sie an Übervölkerungskrankheiten zusammenbrach“.

In het 3de hoofdstuk behandelt Hans Mors „Die Entwicklung der Nonne im Freiland unter besonderer Berücksichtigung des Klimas und der Fraspflanze“.

Dit hoofdstuk is voor ons van belang, omdat hierin de resultaten der laboratorium-onderzoekingen van Zwölfer e.a. vergeleken worden met, en getoetst worden aan de resultaten, verkregen bij het veldonderzoek, terwijl daarnaast vele andere lab.-waarnemingen, betrekking hebbende op de ontwikkeling, te velde gecontroleerd en gecompleteerd worden.

De breedte van de kopkapsel bleek ook te velde een zeer goed criterium te zijn om de larvenstadia I t/m V te onderscheiden. Voor L_V en L_{VI} leverde dit kenmerk echter geen duidelijke en betrouwbare verschillen meer op!

De embryonale ontwikkeling wordt door een rustperiode van ± 10 weken, die erfelijk gefixeerd is, en aansluit bij de door het klimaat geïnduceerde winterrust, in 2 perioden verdeeld. De herfstperiode sluit af met een verkleuring van het ei van grijswit over roodbruin naar zwartbruin. Het reeds volgroeide rupsje schemert dan door de eischaal heen en aan de micropyle wordt een luchtblaasje gevormd.

De duur der herfstperiode varieert van jaar op jaar en wordt duidelijk bepaald door de heersende temperatuur. In het voorjaar ligt het ontwikkelingsnulpunt volgens Zwölfer bij 5.4°C bij 80 % rel. luchtvochtigheid. Daarmede zet de voorjaarsperiode in. Het uitkomen der rupsjes geschiedt als een reactie op een hongerprikkel na opteren van de dooier-

voorraad ; het heeft plaats in het laatst van April of in de eerste helft van Mei, en variëert al naar de weersomstandigheden.

Het uitkomen der eieren geschiedt des te sneller en des te regelmatiger (meer gelijktijdig!) naarmate de temperatuur hoger is. Bij temp. tussen de 3° en 7° C bleven de rupsjes uren- ja zelfs dagenlang binnen de reeds doorgeknaagde eischalen zitten, zonder eruit te komen.

De eieren worden door de vlinders op de stammen van de wortels tot hoog in de kronen afgezet. Door de grotere verwarming der kronen in een gesloten bestand komen hier de eieren 't eerste uit. Behalve de luchttemperatuur speelt hierbij ook de stralingswarmte een rol.

Op vrijstaande bomen komen de eieren aan de stambasis het eerste uit. De werking der stralingswarmte uit zich ook in de volgorde van uitkomen der eieren aan de verschillende zijden van de stammen. Zij komen het eerst aan de Z.-zijde uit, vervolgens aan de O., W.- en N.-zijde. Verschillen in uitkomen van 3—13,5 dag werden waargenomen tussen N.- en Z.-zijde.

De eieren komen in een oud bestand eerder uit dan in jong bos ; in een open bestand eerder dan in een gesloten ; op heuvels en hellingen eerder dan in kommen en drassige terreinen. De eieren komen zowel overdag als 's nachts uit. Lage nachtemp. gaan echter het uitkomen 's nachts tegen.

Jonge, pas uitgekomen rupsjes zijn geel, doch kleuren binnen enkele uren uit via bruin tot zwart. Licht heeft op het uitkleuringsproces geen invloed ; wel de temperatuur (bij lage temp., bijv. daggem. 1.6°, max. 8.1° C, min. 0.0° C, geen uitkleuring!).

Na het uitkomen blijven de rupsjes nog kortere of langere tijd bij elkaar zitten in de z.g. „rupsenspiegels” alvorens zij zich naar de kruinen begeven. Lage temperaturen (6—11° C.) verlengen de „spiegeltijd” ; zo ook regen. Bij hogere temperaturen ($\pm 15^\circ$ C.) duurt deze spiegeltijd slechts kort en verspreiden de rupsjes zich reeds spoedig over de stam.

De jonge rupsjes kunnen zich in de kronen alleen voeden met de jonge Meischeuten ; op oude naalden kunnen zij zich niet verder ontwikkelen. De aanwezigheid van jonge Meischeuten is een noodzakelijkheid, willen de jonge rupsjes zich verder kunnen ontwikkelen op de sparren.

Bij aanwezigheid van niet uitgelopen knoppen kunnen deze knoppen aan- en uitgevreten worden. Het vreten aan nog weinig ontwikkelde knoppen (bijv. van de „late uitlopers”!) brengt echter een grote sterfte onder de rupsjes met zich mede.

Uit de veldwaarnemingen bleek, dat het uitlopen der sparren altijd iets later begint dan het uitkomen der rupsjes ; voorts bleek, dat de tijdsduur tussen uitkomen der rupsjes en uitlopen der sparren groter was, naarmate de temp. lager was. Dit iets later uitlopen der sparren heeft echter biologisch weinig waarde door de spiegeltijd der rupsjes en door het vermogen der jonge rupsjes om daarna nog 8—10 dagen te kunnen hongeren. Spiegeltijd en hongervermogen overbruggen de critieke periode, doch zijn daarbij beide weer zeer afhankelijk van de temperatuur (evenals het tijdsverschil tussen het uitlopen der sparren en het uitkomen der rupsjes).

Vertraging in het uitlopen der sparren kan ook veroorzaakt worden door bloei. In dit geval voeden de rupsjes zich ten koste van de bloeiwijzen,

die ook een zeer gunstig voedsel vormen! Het gelijktijdige optreden van bloem- en bladknoppen is zeer gunstig voor de voeding der jonge rupsjes.

In sparren-aanplantingen kan men „vroeg e uitlopers” en „late uitlopers” onderscheiden (hiertussen bestaan alle mogelijke overgangen). Slechts de vroeg e uitlopers bieden gunstige voedingsvoorwaarden aan de jonge rupsjes!

De ontwikkelingsduur der rupsen variëert met de temperatuur. Hij verloopt des te sneller naarmate het weer warmer is. Daarnaast zien wij in de loop der gradatie een vertraging in de ontwikkeling optreden, die gepaard gaat met een grotere sterfte, welke niet aan klimatologische factoren kan worden toegeschreven, doch eerder aan een toenemende verzwakking der populaties, al naarmate men dichter bij het einde der gradatie komt. Epidemiologisch interessant is, dat naarmate de gradatie voortschrijdt, de gemiddelden der afmetingen der kopkapsels groter worden, terwijl de variatiebreedte afneemt. Het aantal vervellingen der rupsen bedraagt 4—6, en hangt nauw samen met de voeding. Het verschil in aantal vervellingen gaat niet samen met sexeverschillen der rupsen. De grootte der poppen correleert met de temperatuur gedurende het laatste larvenstadium omdat deze weer de hoeveelheid opgenomen voedsel beïnvloedt. De grootte van de poppen correleert weer in positieve zin met de vruchtbaarheid der ♀♀, uit deze poppen voortgekomen!

De rupsen verpoppen zich, vooral bij sterke aantasting, in de kruinen, daarnaast ook op de stammen. De duur van het voorpopstadium, die slechts kort is (24—130 uur), wordt evenals de duur van het popstadium sterk door de temperatuur beïnvloed. De mannelijke rupsen verpoppen zich iets eerder dan de ♀. Het popstadium der ♂♂ duurt bij gelijke temp. iets langer dan dat van de ♀♀. Het grootste aantal vlinders komt dagelijks uit op het tijdstip van de hoogste temp. en de laagste rel. luchtvochtigheid. Het merendeel komt uit tussen 10 en 18 uur. Uit de waarnemingen bleek, dat de ♂ vlinders iets eerder (1—1,6 dg) uitkomen dan de ♀♀.

De totale ontw. duur (van uitkomen uit ei tot einde embryonale herfstperiode in zelfde jaar!) bedroeg per generatie 3,2—3,8 maand. De rest, dus 8,2—8,8 maand, brengt het dier als uitgegroeid rupsje binnen het ei door.

De „Temperatursommenregel”, zoals deze geprojecteerd werd door Blunck en uitgewerkt en verbeterd door Bodenheimer en Zwölfer, werd te velde getoetst. Hierbij bleek, dat, in tegenstelling met de gegevens verkregen uit lab.-experimenten, de totale effectieve temperatuursom voor de totale ontwikkelingsduur te velde 18% lager lag. De versnelling in de ontwikkeling werd v.n.l. veroorzaakt door een 35% snellere ontwikkeling der rupsen, die mede zijn oorzaak gevonden kan hebben in de gunstigere voedingsvoorwaarden in 't vrije veld (veldproeven wezen uit, dat rupsen, gevoed met dagelijks, of 2 × daags, vernieuwd afgesneden voedsel, zich aanmerkelijk langzamer ontwikkelden dan die welke zich voedden in kooien op levende takken!).

Door aanbrengen van de gewenste correctie bleek de „Temperatursommenregel” ook in de practijk voor de nonvlinder met succes toegepast te kunnen worden.

In het 4e Hoofdstuk behandelen Helga Mitscherlich en G. Wellenstein „Die Nonne an Früh- und Spättreiberformen der Fichte,” mede in verband met het feit, dat bij nonvlinderplagen altijd weer het groen blijven van enkele bomen temidden van zwaar aangetaste complexen opvalt. Men vermoedde, dat de oorzaak hiervan gezocht moest worden in het ongelijke uitlopen der sparren en/of in chemische verschillen tussen hun naalden. Uit de waarnemingen bleek, dat de jonge rupsjes op de „vroege uitlopers” van den beginne af aan gunstige voedingsvoorwaarden vinden. „Late uitlopers” worden door de rupsjes, die dan door overwaaien weer op de „vroege uitlopers” terecht komen, verlaten. Zijn deze laatste kaal gevreten, dan gaan de dan halfwassen rupsen over op de „late uitlopers” en blijven daarop tot de verpopping. Waarnemingen toonden een duidelijke vertraging in de ontwikkeling van de jonge rupsen op de „late uitlopers” aan; de oude rupsen ontwikkelden zich op beide typen even snel. De oudere rupsen op de „vroege uitlopers” waren echter veel gevoeliger voor ziekten dan die op de „late uitlopers” (sterkere selectie op de laatste?).

Bij chemisch onderzoek bleken de naalden van de „vroege uitlopers” en van de sterk aangetaste sparren in de eerste plaats een geringere hoeveelheid looizuur te bevatten dan de minder aangevreten „late uitlopers”. Betrouwbare conclusies waren uit de verzamelde gegevens echter nog niet te trekken.

De verschillen in vreterij, waargenomen bij vroege en late uitlopers, zullen naar alle waarschijnlijkheid in de eerste plaats hun oorzaak vinden in het uitlopen op verschillende tijden.

In het 5e Hoofdstuk bespreekt Hans Mors zijn waarnemingen over de „Aktivität und Frasz der Nonnenraupe in den verschiedenen Jahren ihrer Massenvermehrung”.

Door het krachtige spinvermogen zijn de jonge rupsjes in staat om zich snel te verspreiden. Na het uitkomen uit de eieren begeven de dieren zich al spoedig naar de kruinen. Vinden zij daar geen geschikt voedsel, dan laten zij zich aan spinseldraden weer naar beneden zakken. Zij begeven zich dan niet direct weer naar boven. Tegen het einde van de periode van het uitkomen der eieren neemt het zich laten zakken, mede door het dan uitgelopen zijn der knoppen, af, en overweegt het naar boven klimmen.

Bij overgang van L_{II} naar L_{III} overweegt bij warm droog weer het zich naar beneden begeven. Altijd als de rupsjes voedselgebrek hebben, gaan zij spinnen.

Het grootste aantal rupsen kwam gedurende de warmste uren op de bosbodem voor. In een goed benaaid sparrenbos beïnvloeden zware regen en wind het zich naar beneden begeven slechts in zeer geringe mate. In een dennenbos daarentegen kunnen door regen en wind vaak grote aantallen rupsen van de bomen afgeslagen worden! Spinactiviteit en temperatuur staan nauw met elkaar in verband.

De positieve phototaxis en de negatieve geotaxis der jonge rupsjes nemen af, naarmate de rupsen ouder worden; een gedeelte der oude rupsen is indifferent. In het crisisjaar en in het jaar van de ineensstorting bleek het spinvermogen der jonge rupsjes sterk te zijn afgenomen! Zowel jonge als oude rupsen kunnen, indien zij op de grond terecht zijn gekomen,

wederom in korte tijd door een duidelijk oriënteringsvermogen de dichtst-bijzijnde stam vinden. Zij kunnen echter geen onderscheid maken tussen geschikte of niet geschikte (bijv. kaalgevreten) bomen. Jonge rupsjes voeren eerst typische zoekbewegingen uit, doch bereiken ook bij een dichte bodembedekking bij gunstige voorjaarstemperaturen meestal weer in één dag de kruin van een nieuwe boom.

De rupsen vreten in 't donker bij dezelfde temp. altijd veel meer dan in 't licht. Op koude dagen kan echter onder invloed van de gunstigere dagtemp. de voornaamste vreterij ook wel overdag plaats vinden. Op warme dagen wordt evenwel ook te velde 's nachts het sterkst gevreten.

De vreterij stopt bij temp. beneden 5° C., evenals bij zware regenval. Verder wordt de vreterij sterk beïnvloed door de temp. (des te warmer het weer, des te meer voedsel wordt er opgenomen). De vreterij van de nonvlinderrupsen is zeer verkwistend, als gevolg van het feit, dat de rups ongaarne klimt op sterk beweeglijke bladeren of lange naalden, doch bij voorkeur op de verhoude twijg blijft zitten. Oude rupsen ($L_v - v_1$) vreten onafhankelijk van de temperatuur $\pm 32 \times$ zoveel als de jonge rupsen ($L_1 - III$), en $4.5 \times$ zoveel als de eerste 4 stadia. Door de verkwistende vreterij en haar grote voedselbehoefte is de volwassen nonvlinderrups slecht aangepast aan het dennen- en loofbos. De meestal korte duur der gradatie in deze bossen kan hiermede verklaard worden. In sparrenbossen daarentegen zijn de omstandigheden gunstiger en daár komen dan ook massavermeerderingen voor van een omvang, die elders onbekend is.

De vreterij aan de verschillende sparrentypen verloopt als volgt:

I Vroege uitlopers ¹⁾	II Gemiddelde ²⁾	III Late uitlopers ³⁾
1) openspringende knoppen, boven.	1) Meischeuten, beneden.	de boom wordt eerst verlaten om pas later weer door de oudere rupsen aangetast te worden
2) Meischeuten, beneden.	2) openspringende knoppen, boven.	De vreterij verloopt dan als bij I en II.
3) Oude naalden, beneden.	3) Oude naalden, beneden.	
4) Oude naalden, boven.	4) Oude naalden, boven.	
1) boven en beneden uitgelopen.	2) alleen beneden uitgelopen.	3) nog niet uitgelopen

In het eruptiejaar wordt de boom van beneden naar boven, in het crisisjaar van boven naar beneden kaal gevreten, hetgeen verklaard kan worden uit een afname der spincapaciteit, en een verandering in het reactievermogen der oude rupsen op licht, warmte en zwaartekracht-prikkels.

In het 6e Hoofdstuk bespreekt Hans Mors „Der Nonnenfalter während einer Massenvermehrung“

Het onderzoek naar de sexeverhouding wees duidelijk uit, dat in de loop der gradatie het % ♀♀ sterk afneemt (1933, 56 %; 1934, 51 %; 1935, 46 %; 1936, 26 %; 1937, 20 %). Deze achteruitgang moet naar alle waarschijnlijkheid toegeschreven worden aan endogene factoren als gevolg van degradatie-verschijnselen (grotere sterfte onder ♀ rupsen; zie ook de waarnemingen van Brandt, Z. f. angew. Ent., 1938, p. 87).

De levensduur der vlinders wordt door tijdens de vliegtijd optredende temperaturen en temperatuurschommelingen weinig beïnvloed; wel werden weer tussen de opeenvolgende jaren aanmerkelijke verschillen waar-

genomen (levensduur nam af naarmate het einde der gradatie naderde!). De levensduur der δ en φ vlinders is dezelfde. Onbevruichte φ φ leven langer dan bevruichte; δ δ , die niet gecopuleerd hadden, stierven echter eerder dan δ δ , die wél gecopuleerd hadden. Het zwermen der vlinders geschiedt uitgesproken 's nachts. De eigenlijke zwermtijd ligt tussen 22 u. en 3 u. 's morgens. Lage temperaturen werken het zwermen tegen. Slechts bij zware regenval heeft geen zwermen plaats.

Waarnemingen over 4 jaren wezen uit, dat 61,5 % der vlinders zwermde in het stamareaal, 38 % in het kroongebied en 0,5 % boven de kronen. φ vlinders lokken door het afscheiden van een geurstof de δ δ over een afstand van minstens 300 m aan. Naarmate de φ φ ouder worden, neemt het aanlokvermogen t.a.v. de δ δ af. De meeste φ φ worden reeds direct in de eerste 2 zwermnachten bevrucht. De gemiddelde vermeerderingspotentie der φ φ nam in de loop der gradatie-jaren sterk af (1933, 218; 1934, 176; 1935, 149; 1936, 127; 1937, 133). Onbevruichte φ φ gaan pas zeer laat tot het afzetten der eieren over. Bevruichte φ φ zetten 91—96 % der eieren af; onbevruichte φ φ slechts \pm 30 %. Onbevruichte eieren komen niet uit. Ook van de bevruichte φ φ kwam een, gedurende de diverse jaren, vrij constant klein gedeelte niet uit. Ongeveer de helft van het totale aantal afgezette eieren bevindt zich op de onderste 4 m stam. Boven de 12 m worden nog slechts zeer weinig eieren gevonden. Een afzetten der eieren op de takken vindt slechts bij zeer sterke massavermeerdering plaats. Bij de δ vlinders nam het copulatievermogen gedurende de gradatie af.

De vlinders zitten op vrijstaande bomen vnl. aan de N.-zijde (geen directe zonbestraling). In een gesloten bestand vindt men ze echter vrijwel gelijkmatig over de stammen verspreid. De φ φ geven de voorkeur aan ruwe, sterk beschubde of met Lichenen begroeide stammen; dit kan grote verschillen in sexeverhouding tussen de verschillende stammen onderling met zich mede brengen.

φ φ nemen slechts zelden deel aan de z.g. vlindervluchten. Deze bestaan voor het merendeel uit δ δ . Bevinden er zich φ φ onder, dan hebben deze meestal haar eieren reeds afgezet (restant, gem. 23 eieren, nog aanwezig!). Het ontstaan van nonvlindergradaties als gevolg van neerstrijkende zwermen wordt hierdoor wel zeer onwaarschijnlijk. De nonvlinderplagen ontstaan en ontwikkelen zich ter plaatse! Als typische, voor de epidemiologie zeer belangrijke, gradatieverschijnselen nam **Mors** waar:

- 1) een afname van het hongervermogen der ei-rupsjes,
- 2) een afname van het spinvermogen der jonge rupsen,
- 3) een algemene vertraging in de ontwikkeling der rupsen,
- 4) een toename der mortaliteit onder de rupsen,
- 5) een afname van de vruchtbaarheid der φ vlinders,
- 6) een afname in het copulatievermogen der δ δ ,
- 7) een afname in de levensduur van beide sexen,
- 8) een afname in het % φ φ .

Als oorzaak hiervoor neemt **Mors** aan een algemene degradatie gedurende de gradatie als gevolg van een onvoldoende selectie der ongunstige typen. Elk gradatiejaar heeft, wat de bovengenoemde factoren betreft, a.h.w. zijn typisch beeld.

(Wordt vervolgd.)

Een belangrijke publicatie over de Nonvlinder

door

H. J. DE FLUITER.

(vervolg)

In het 7e Hoofdstuk behandelt G. Wellenstein het onderwerp „Zum Massenwechsel der Nonne“.

Uit onderzoekingen, betreffende het voorkomen van de nonvlinder in de jaren tussen de gradaties in diverse bostypen, komt W. tot de volgende conclusie: De jaarlijkse schommelingen in aantasting, zomede in het % ♀♀, zijn zeer groot en daardoor juist kenmerkend voor de nonvlinder. De basispopulatie („eiserner Bestand“) is in de verschillende gebieden zeer verschillend; de gegevens wijzen er echter op, dat bossen met een hoge basispopulatie een naar verhouding gezonde levensgemeenschap bezitten, die enerzijds aan de nonvlinder voortdurend gunstige voedingsvoorwaarden biedt en daardoor de mortaliteit doet afnemen, anderzijds het insect zelfs bij talrijker optreden in bedwang weet te houden door een grotere omgevingsweerstand. De schommelingen in de basis-populaties zijn in sterke mate afhankelijk van de temperatuur; in ongebalanceerde biocoenen is de temperatuur de factor, die de aanleiding geeft tot een massale vermeerdering.

Bij een massavermeerdering kunnen wij de volgende fasen onderscheiden:

- 1) de voorbereidende jaren,
- 2) het eruptiejaar (hierin wordt de grootste schade aangericht),
- 3) het jaar van ineenstorting (crisisjaar).

Het verloop van een gradatie in Pinus-complexen is i.h.a. als volgt:
 1ste jaar: de zeer lage basispopulatie neemt plotseling sterk toe; 0,1—1,0 vlinders per stam; toename beperkt zich aanvankelijk tot kleine arealen, die altijd al als „haarden“ bekend stonden. Schade door vrerterij nog niet waarneembaar.

- 2e jaar : Tot de vlindervlucht is van het insect nog weinig te merken ; naaldverlies nauwelijks waarneembaar ($\pm 10\%$). Sterke vlindervlucht in de 't vorig jaar reeds sterker aangetaste gebieden (10—40 vl. per stam). De vele vlinders zijn een aanwijzing voor de met zekerheid het volgende jaar te verwachten hoofdvreterij.
- 3e jaar : Reeds in 't voorjaar sterke aantasting (duizenden rupsen in kruinen van 40—60 j. hout!). In Juni—Juli plotseling zeer sterke vreterij, die tot totale kaalvreterij leidt. Vlindervlucht in de sterk aangetaste complexen geringer dan 't vorige jaar. Aantal en grootte der eihoopjes is sterk afgenomen.
- 4e jaar : In de haarden van het vorige jaar en hun naaste omgeving komen nog vele rupsjes uit, die echter zeer zwak zijn. Mortaliteit groot. De rest wordt door parasitaire micro-organismen, roofinsecten en parasieten vernietigd.

De bomen worden hier meestal maar één keer kaal gevreten, terwijl dit in Picea-complexen $2 \times$ kan geschieden. Het verloop van de gradatie is in Pinus-complexen i.h.a. korter dan in sparren-bossen.

Aanleiding tot het ontstaan van een nonvlinderplaag geven de volgende factoren:

- 1) Warm droog weer tijdens de vlindervlucht.
- 2) Een koude, vochtige Aprilmaand, die gevolgd wordt door een warme Meimaand (het temp. verschil tussen deze maanden moet groot zijn om het uitkomen der eilegels en het uitlopen der knoppen te doen samenvallen).
- 3) Warme Juni- en Julimaand.
Ongunstig voor de nonvlinder zijn :
 - 1) Natte, koude Juli en Augustus, die de vlindervlucht ongunstig beïnvloeden.
 - 2) Warme, droge Aprilmaand, gevolgd door koude, hagel enz. in Mei of Juni.
 - 3) Koele en vochtige Juni—Juli-maand, die de ontwikkeling der rupsen vertraagt en de mortaliteit tijdens het vervellen verhoogt.

De temperatuur is de factor, die de mate van ontwikkeling van het insect bepaalt en die in de voorbereidende jaren de vermeerdering van het insect het sterkst beïnvloedt. De vochtigheid speelt een ondergeschikte rol. Slechts grote droogte in 't voorjaar heeft een nadelige invloed op de jonge rupsen, hoge vochtigheid in de zomer op de oude rupsen, poppen en vlinders. De wind werkt indirect als temperatuurfactor (afkoelend).

Slechts de combinatie van de sub 1 t/m 3 genoemde factoren kan een plaag in 't leven roepen, dan wel onderdrukken. Een eenmaal uitgebroken massavermeerdering kan door de weersgesteldheid wel beïnvloed, maar niet meer voortijdig gestopt worden. Haar verloop wordt vanaf een bepaalde hoogte van aantasting door andere, aan het gradatieverloop inherente factoren bepaald.

De door Zwölfer in lab.-proeven reeds waargenomen grote afhankelijkheid van de vermeerderingspotentie der vlinders van de temperatuur, zomede de gevoeligheid van de jonge rupsen voor de invloed van deze factor, werden te velde volkomen bevestigd. De vermeerde-

ringspotentie der nonvlinders wordt vnl. bepaald door de weersgesteldheid gedurende de oudere rupsenstadia. Hoge temperaturen verhogen de voedselopname, versnellen het stofwisselingsproces en hebben een hogere voortplantingspotentie der ♀♀ tot gevolg. Een warme en droge Juli—Augustus-maand is gunstig voor de vlindervlucht en stelt de paring veilig. Laat en plotseling inzettend voorjaarsweer beïnvloedt de ontwikkeling der jonge rupsen in gunstige zin. Treden deze verschijnselen in opeenvolgende jaren op, dan is de mogelijkheid voor een massavermeerdering aanwezig, vooropgesteld dat ook de voedsel-factor gunstig is. De beste voedselplant is *Larix*; onder de loofbomen is het de beuk. De betekenis van de ontwikkeling van knoppen en bloeiwijzen bij *Pinus* en *Picea* werd reeds eerder besproken. Voedselproeven op licht- en schaduwnaalden toonden aan, dat de mortaliteit bij voeding met lichtnaalden veel groter was dan bij voeding met schaduwnaalden; ook het % ♀♀ liep hierbij sterk uiteen (lichtnaalden 12%; schaduwnaalden 57%), evenals het aantal per ♀ voortgebrachte eieren (resp. 117 en 199).

Met toenemende aantasting treden de invloeden van de biotische factoren t.o.v. de abiotische factoren meer en meer op de voorgrond. Haar invloed wordt echter niet alleen bepaald door de populatie-dichtheid van het schadelijk insect, maar ook door de soortenrijkdom der biocoenose, die plaatselijk, al naar de samenstelling en opbouw van het bestand, zeer kan verschillen.

Overbevolking, resulterend in kaalvreterij, impliceert een groot energie- en reservestof-verbruik der oude rupsen met als resultaat een geringere vruchtbaarheid der ♀♀ en een algehele verzwakking der populatie, die zich ook nog uit in de mortaliteit onder de afgezette eieren. Tevens neemt met de toename der populatiedichtheid en de verzwakking der individuen de gevoeligheid voor virusziekten, bijv. de polyeder-ziekte, toe; het optreden van deze laatste vertoont een duidelijke afhankelijkheid van een ongunstige physiologische toestand der rupsen en van een weersgesteldheid met hoge temperaturen en hoge vochtigheid!

Binnen het algemene verspreidingsgebied geeft de nonvlinder de voorkeur aan bepaalde gebieden, waar zij dan tengevolge van gunstige levensvoorwaarden eerder tot massale vermeerdering overgaat dan elders. De bekendheid met deze gebieden is zeer belangrijk in verband met een tijdig onderkennen van het algemeen dreigende gevaar. Algemeen juist is, dat dichte, gesloten, windstille „Hochwaldbestände“, gelegen binnen grote woudcomplexen, voor de nonvlinder bij uitstek geschikte arealen zijn.

De sterke uitbreiding der nonvlinderplagen in de grote *Picea*-wouden van O. D u i t s l a n d vindt in het volgende een plausibele verklaring:

Het voor de nonvlinder, qua temp. en vochtigheid, optimale verspreidingsgebied valt samen met het natuurlijke verspreidingsgebied van de *Pinus-Quercus*, resp. *Picea-Fagus* bosassociaties, terwijl *Picea* als z u i v e r bestand oorspronkelijk slechts voorkwam op koelere en vochtige plaatsen boven 800 m.

Het kunstmatig aanplanten van *Picea* in monocultuur in het optimale verspreidingsgebied van de nonvlinder is de oorzaak van het in de laatste tijd herhaaldelijk desastreus optreden van de nonvlinder in deze complexen. Ook de regelmatige opbouw dezer complexen begunstigt het optreden van het insect (dit in tegenstelling met de onregelmatige bouw van de plentercomplexen en het gemengde bos).

In M.- en Z.-Duitsland bestonden de bossen uit beuk, eik, esdoorn en iep, terwijl *Pinus* vrijwel geheel ontbrak, en *Picea* en *Abies* slechts zeer zelden in monocultuur, doch meestal gemengd met loofhout, voorkwamen. Daarnaast traden eik, berk, es, hazelaar e.a. struik- en boomsoorten op. Door de mens werd echter dit beeld volkomen gewijzigd; het overwegend gemengde loofbos werd omgezet in een zuiver *Picea*-bestand met alle t.o.v. de nonvlinder daaraan verbonden gevolgen.

In het gemengde loofbos vindt de nonvlinder slechts bij de aanwezigheid van veel eiken (ruwe stam en laat uitlopend) enigermate gunstige ontwikkelingsvoorwaarden. De gedwongen voedselwisseling (als gevolg van het verharden der bladeren en de verkwistende vreterij) werken ongunstig t.o.v. de ontwikkeling der rupsen, evenals het grotere weerstand-biedende biotische complex. In zuivere *Pinus*-complexen komen de rupsjes eerder uit dan in het zuivere *Picea*-bestand. De dennen lopen daarentegen later en gelijkmatiger uit dan de sparren, waardoor de rupsjes langer moeten hongeren, tenzij een bloei hun gunstiger voorwaarden biedt. De verkwistende vreterij der oude rupsen leidt spoedig tot ontnaalden der oude takken, waardoor de rupsen dan aangewezen zijn op het minder geschikte Mei-lot. Het microklimaat in *Pinus*-complexen is bovendien slecht gebufferd. Zowel gunstige als ongunstige omstandigheden doen er snel en sterk hun invloed gelden. Dit alles brengt met zich mede, dat ook het zuivere *Pinus*-bestand geen ideaal bestand voor de nonvlinder is. Treden gradaties op, dan zijn zij beperkt tot kleinere arealen en van kortere duur.

Het gelijkmatig zuivere *Picea* bestand biedt door zijn gelijkmatige warmte, door zijn windstilte en hoge luchtvochtigheid de gunstigste ontwikkelingsomstandigheden. Ook de ruwe bast, de structuur van het kroonareaal en de wijze van uitlopen der knoppen beïnvloeden de ontwikkeling gunstig. Het koelere klimaat en de grotere gelijkmatigheid vertragen echter het gradatieverloop t.o.v. het *Pinus*-bos; de populatiedichtheid wordt er evenwel aanmerkelijk groter; zwaardere schade is daarvan het gevolg. Natuurlijke vijanden krijgen er, in tegenstelling met het loofbos en het *Pinus*-bestand, pas betekenis als de grootste schade al aangericht is.

In het 8ste Hoofdstuk bespreekt E. von Finck zijn „*Untersuchungen über die Lebensweise der Tachine Parasitigena segregata* Rond. in der Rominter Heide (1935), sowie einige Beobachtungen über Schlupfwespen“.

Het uitkomen der Tachiniden vond plaats in de 2e helft van Mei en de eerste van Juni. De ♂♂ verschenen 7—9 dagen eerder dan de ♀♀. Het uitkomen vond in de morgen en de eerste middaguren plaats. Er kwamen vrijwel evenveel ♂♂ als ♀♀ uit.

Zeer belangrijk is de waarneming, dat de Tachiniden uit het zwaarst aangetaste areaal verdwenen, terwijl in het randgebied een sterke toename der rupsenparasitering door Tachiniden, vermoedelijk aangevlogen uit het zwaarst aangetaste, ten dele kaalgevreten areaal, plaats vond. Een verlaten van het zwaarst aangetaste, kaalgevreten areaal kan gezocht worden in aldaar heersende ongunstige klimatologische omstandig-

heden (te droog, te zonnig), dan wel in de te sterke verontrusting der vliegen door de daar rondlopende hongerige rupsen (nadelige invloed hiervan op belegging der rupsen met eieren werd experimenteel aangetoond!).

Pupariumparasieten werden slechts in zeer gering aantal waargenomen. Andere Tachiniden en sluipwespen (v.n.l. *Pimpla* soorten en *Ichneumon disparis* Poda waren t.o.v. *Parasetigena* sterk in de minderheid.

In het artikel „Zum Massenwechsel der Tachine Parasetigena segregata Rond. in der Rominter Heide“ wijst O. F. Niklas erop, dat de mortaliteit door parasieten onder de overwinterende tonnetjes van deze Tachinide gering is. De meeste puparia gaan aan rotting te gronde (totale mortaliteit 19,2—22,2 %; schimmels 2,3—9,9 %; rotting en andere oorzaken 14,2—19,0 %; parasieten 2,7—2,3 %; resp. in de jaren 1936 en '37).

Het aantal puparia nam gedurende de winter bovendien nog af door de invloed van bodemdieren, vogels, kleine zoogdieren en wilde varkens. De activiteit van de vliegen bleek primair door de op hen inwerkende zonbestraling beïnvloed te worden; veel minder door de luchttemperatuur. Er viel een bestralingsoptimum waar te nemen. Alle ♀♀ bleken door ♂♂ gevonden en bevrucht te worden. De ♂♂ zijn het talrijkst in de zone vanaf de grond tot 2 m hoogte; in het bovenste kroongedeelte overwegen de eerste dagen de ♀♀; pas in de 2e helft der vliegtijd, komen zij ook in het benedenste kroongedeelte! Hun verplaatsing in de kronen is dus dezelfde als die der jonge rupsen! Het zich verplaatsen der vliegen van sterk naar zwak aangetaste gebieden werd door de waarnemingen van Niklas aangetoond.

Het optimale gebied voor het deponeren van eieren ligt bij middelmatige temperaturen (14—18° C) en naar verhouding hoge luchtvochtigheid. Bij het deponeren der eieren kiest de Tachinide de prooidieren uit naar hun grootte. De aantasting der rupsen door de polyederziekte bleek ook van invloed te zijn op de mate van parasitering. Vergeleken met zwaar zieke populaties waren in zwak zieke populaties 2,5 × zoveel rupsen met eieren belegd, terwijl 3,5 × zoveel eieren op de rupsen gelegd werden. Uit het verdere onderzoek bleek verder duidelijk de voorkeur der vliegen voor gezonde rupsen. De vliegen kunnen, in ieder geval vanaf Lv, met zekerheid polyederzieke rupsen van gezonde onderscheiden. Dit kan eerder oorzaak voor de waargenomen Tachiniden-verplaatsing naar de randgebieden zijn, dan de door v. Finck vermoede factoren.

De voornaamste vijanden der Tachiniden waren de vogels. Daarnaast stierven in 1936 ook vele Tachiniden door aantasting door *Entomophthora muscivora* Schroet. Bij lage luchtvochtigheid gaan ook vele vliegen te gronde (bij 28—33 % rel. luchtvochtigheid stierven de vliegen binnen 24 uur!).

Het leven der Tachinidenlarven in de rupsen wordt vrijwel uitsluitend bedreigd door polyederziek worden der rupsen. De critieke stadia der Tachiniden zijn: het eistadium, de pas uitgeboorde larve en de puparia in en op de grond. In het algemeen kan gezegd worden, dat *P. segregata* slecht aan haar gastheer is aangepast. Langzame toename der nonvlinderpopulatie met weinig ziekten der rupsen biedt echter aan de Tachi-

nide gunstige ontwikkelingsvoorwaarden. In dit geval stort de nonvlinderpopulatie één jaar vóór de Tachinidenpopulatie in.

O. F. Niklas bespreekt vervolgens „Die Lebensweise der Raupenfliege, *Parasetigena segregata* Rond. in der Rominter Heide im Hinblick auf eine biologische Bekämpfung der Nonne“.

Uit de gegevens, verzameld bij vroegere nonvlinderplagen, valt te concluderen, dat vaak de parasitering door Tachiniden zeer gering is; meestal bedraagt de gemiddelde aantasting 40—60 %, slechts zelden meer dan 80 %. De hoogste waarden treden bijna steeds tegen het einde der massavermeerdering op. Binnen het aangetaste areaal is de aantasting zeer onregelmatig en het gradatieverloop van de Tachiniden volgt lang niet altijd dat van haar gastheer; haar vermeerdering loopt, na een aanvankelijke toename, tegen het einde der gradatie vaak terug.

Uit de te Rominten verzamelde gegevens blijkt, dat daar het gradatieverloop der Tachiniden aanvankelijk één jaar achter blijft bij dat van haar gastheer. Waar deze laatste snel afloopt en spoedig ineens stort, bereiken de Tachiniden een jaar later hun hoogtepunt; bij langzaam toenemende nonvlinderaantasting haalt de Tachinide haar gastheer in; hoogtepunt en ineensstorting der gradatie van beide vallen dan vaak samen.

In de randgebieden is de aantasting door Tachiniden steeds hoog, terwijl zij in het gebied der hoofdvreterij op ditzelfde tijdstip juist gering is. Enig nuttig effect der Tachiniden is in complexen, die reeds vroeg zwaar door de nonrupsen bezocht worden, niet te verwachten. De gebieden van zwaarste rupsenvreterij worden mede door het daar vaak optreden van de polyederziekte door de Tachiniden verlaten; slechts in de randgebieden speelt de Tachinide t.o.v. het in toom houden der nonvlinderrupsen een belangrijke rol; hier ook blijven de rupsen lang gezond en worden zij vrijwel in hoofdzaak door de Tachiniden gedood.

De Tachinide is verder in de *Picea*-complexen op onze breedten uitsluitend aangewezen op de nonvlinder (daarnaast kan zij zich in loofbossen ook ontwikkelen op *Lymantria dispar* L. en *Stilpnolia salicis* L.).

Het nuttig effect der Tachinide wordt tegengewerkt door:

- 1) de mortaliteit onder de uit 't ei komende larven ($\pm 20\%$),
- 2) sterfte onder de rijpe larven door vogels,
- 3) „ „ „ puparia door roofvijanden, parasieten en bacteriën,
- 4) „ „ „ vliegen door roofvijanden en parasitaire schimmels,
- 5) „ „ „ vliegen door hitte en droogte,
- 6) verlies van eieren bij de vervelling der rupsen,
- 7) „ „ „ door het meer dan eens beleggen van dezelfde rups.
- 8) begrenzing der parasitering door de physiologische toestand der rupsen (polyederziekte!),
- 9) sterfte onder de larven door physiologische oorzaken,
- 10) „ „ „ „ „ onderlinge concurrentie bij te veel larven per rups.

Hieruit blijkt ook het onvoldoende aangepast zijn van de parasiet aan haar gastheer!

Van een eigenlijke biologische bestrijding door middel van deze Tachinide kan geen sprake zijn. Slechts in het randgebied kan het insect ons

waardevolle diensten bewijzen, doordat zij daar de taak van de chemische bestrijding, waarop wij voorlopig in de met kaalvreterij bedreigde complexen aangewezen zullen zijn, kan overnemen!

De waarnemingen van O. F. Niklas over de „Schlupfwespen in der Rominter Heide 1933—1936” wezen uit, dat de sluipwespen ook in vorige gradaties slechts van zeer geringe (0,3 tot 4%) regulerende betekenis zijn. De popparasieten schijnen wel de belangrijkste te zijn. Aan ♀ poppen werd in opvallende mate de voorkeur gegeven. De eieren der sluipwespen (*Pimpla*-soorten en *Protichneumon disparis*) worden in de volwassen rupsen en in de poppen afgezet. Het uitkomen der wespen begint met de verpoping der rupsen en gaat door tot in October. Een overliggen der sluipwespen schijnt ook mogelijk te zijn. De winter brengt de uitgekomen wesp buiten op beschutte plaatsen door. De vliegtijd duurt vanaf het volgende jaar April tot laat in de herfst. Het is nog niet zeker of de wespen langer dan een jaar kunnen leven. Het gradatieverloop der sluipwespen gaat parallel aan dat van de nonvlinder. De toename der sluipwespen gaat echter aanvankelijk snel, doch verzwakt dan ondanks sterke toename van de gastheer.

O. Steinfelt behandelt „Die Beziehungen zwischen Vogelwelt und Nonne in der Rominter Heide anlässlich der letzten Massenvermehrung”.

De voornaamste vijanden van de nonvlinder in de vogelwereld bleken te zijn ¹⁾: koolmees (*Parus m. major* L.; h.w.), kuifmees (*Parus c. cristatus* L.; h.w.), zwarte mees (*Parus a. ater* L.; h.w.), vliegenvangers (*Muscicapa h. hypoleuca* (Pall.); *Muscicapa p. parva* Bechst.; *M. s. striata* (Pall.); h.z.); vink (*Fringilla coelebs* L. z.); gaai (*Garrulus glandarius* L.; w.); Koekoek (*Cuculus c. canorus* L.; z.); grote bonte specht (*Dryobates m. major* (L.); h.w.); daarnaast deden ook boomklever (*Sitta europaea homeyeri* Hart.; h.w.), boomkruiper (*Certhia f. familiaris* L.; h.w.); pimpelmees (*Parus c. caeruleus* L.; h.w.); *Parus p. palustris* L.; h.w.); *Parus atricapillus tischleri* L.; h.w.; staartmees (*Aegithalos c. caudatus* (L.); w.); goudhaantje (*Regulus r. regulus* (L.); w.); spreeuw (*Sturnus v. vulgaris* L.; h.z.), roodborstje (*Erithacus r. rubecula* (L.); z.) en winterkoning (*Troglodytes t. troglodytes* (L.); z.) hun werk.

In de zuivere *Picea*- en in de gemengde *Picea*-*Pinus*bossen is voor de holenbroeders vrijwel geen geschikte broedgelegenheid; dit in tegenstelling met de gemengde bossen en loofbossen; ook de vogels, die voor het nestelen aangewezen zijn op struikgewas, voelen zich in de eerstgenoemde complexen niet thuis. Slechts de grondbroeders vinden er geschikte omstandigheden.

In de *Picea*-complexen is daardoor het evenwicht verstoord tussen insectenwereld en vogelwereld, tussen voedingsmogelijkheden en broedgelegenheid, en deze evenwichtverstoring bevordert het optreden van insectenplagen, w.o. de nonvlinderplaag. Door het aanbrengen van nestkastjes kan aan de holenbroeders woongelegenheden verschaffd worden.

De eieren der nonvlinders worden, doordat zij afgezet worden op verborgen plaatsen op de stammen, zomede door hun kleinheid en hardchaligheid, slechts in geringe mate en dan nog slechts door enkele vogel-

¹⁾h = holenbroeder; w = zomer- en wintervogel; z = alleen zomervogel.

soorten (spechten, boomkruipers en boomklevers) bedreigd. De betekenis van de eiverdelging door vogels is echter nog lang niet volledig onderzocht. De rupsen zijn voor de vogels het meest aantrekkelijke stadium, ondanks de beharing. De poppen zijn door hun onbewegelijkheid en onopvallende kleur weer beter beschermd. Van de vlinders wordt echter de grootste tol geheven.

Waarnemingen wezen verder uit, dat ook de vogels slechts in het randgebied de uitbreiding van de plaag bij en in bedwang kunnen houden, waardoor zij ook hier, evenals de Tachiniden, plaatselijk van grote betekenis zijn. De parasieten van de nonvlinder worden in veel geringere mate door de vogels bedreigd dan de nonvlinder zelf. Alhoewel de betekenis van het vogelbestand voor de bosbouw nog zeer onvoldoende exact onderzocht en daardoor ook nog zeer onvoldoende bekend is, kan toch reeds gezegd worden, dat de avifauna onzer bossen in verband met de regulatie der insectenpopulaties van grote betekenis is. Wil men echter van de vogels een nuttig effect sorteren, dan moet gezorgd worden voor voldoende broedgelegenheid. Dit kan in de zuivere Picea- en Pinus-complexen geschieden door het aanbrengen van nestkastjes, het beplanten van hiaten met loofbomen en het aanbrengen van een struikvegetatie als ondergroei. Dit alles zal dan tevens de thans zeer onevenwichtige biocoenose dezer zuivere bestanden ten goede komen. (slot volgt).

Een belangrijke publicatie over de Nonvlinder

door

H. J. DE FLUITER

(slot)

G. Wellenstein behandelt vervolgens de „Überwachung der Nonne und Vorhersage ihrer Massenvermehrung“.

De juiste voorspelling van het verloop van een gradatie van een onzer schadelijke insecten, zomede het tijdig voorzien van de omvang en de bedreiging, die de plaag zal aannemen resp. vormen, is, na het opsporen van de toe te passen werkzame vergiften, heden het kernpunt van de bosbescherming. De waarde van deze prognose is des te groter, naarmate men op een vroeger tijdstip, doch daarom niet minder nauwkeurig, het gevaar herkennen en daardoor ondervangen kan. Deze doelstelling is t.a.v. de nonvlinder bereikt, terwijl bij dennenspanner en dennenuil eitellingen in het voorjaar de proeftellingen der poppen completeren moeten.

Een goede prognose kan verkregen worden door :

1. *De vlindertelling.* Door hun lichte kleur zijn de nonvlinders in het bos opvallende verschijningen. Zij vliegen bovendien op een tijdstip, dat er genoeg werkvolk ter beschikking is. Een telling der vlinders tot 3 m stamhoogte geeft een goed idee van de populatiedichtheid. Het begin van de vliegtijd kan met behulp van de warmtesomregel bepaald worden. In verband met de activiteit der vlinders kunnen de tellingen het best in de vroege morgenuren uitgevoerd worden. Omstandigheden maken het echter meestal gewenst om de tellingen gedurende de hele dag te doen plaats vinden. Bij de keuze der proefstammen moet in verband met de voorkeur der ♀♀ op de ruwheid der stammen gelet worden (bomen met bast van gemiddelde ruwheid moeten gekozen worden!) Ook de diameter der te controleren stammen moet het gemiddelde benaderen.

De telling der vlinders vindt dan plaats van 1 Juli tot het einde der zwermtijd op bepaalde, duidelijk aangegeven boomgroepen, die om de 3 dagen tot 3 m hoogte afgezocht worden. Men begint om 6 u. 's morgens en zet de observaties 8 uur voort, hoe de weersgesteldheid ook is. Het is noodzakelijk om de ♂♂ en ♀♀ apart te noteren. Deze tellingen moeten uitgevoerd worden in alle bossen, die ooit van de nonvlinder te lijden hadden; in het algemeen zijn dit dus Picea-complexen van even oude bomen, aangeplant in de vorm van monoculturen, die aan de nonvlinder hoge temperaturen, hoge luchtvochtigheid en voldoende zwermruimte bieden.

Indien midden Augustus bij 3 op elkaar volgende rondgangen geen

vlinders meer waargenomen worden, kan men de vlindervlucht als geëindigd beschouwen.

Correlatie van gevonden aantallen met erop volgende vreterij.

In Pinusbestand:

Klasse van aantasting	Aantal vlinders per stam tot 3 m	Aantal ♀♀ per stam tot 3 m	Veroorzaakte schade
I	30	15	zeer sterke vreterij
II	15—30	8—15	sterke vreterij
III	5—15	3—8	geringe vreterij
IV	0—5	0—3	geen schade

In Picea-bestand:

I	55	28	75-100 % naaldverlies
II	33—55	20—28	50- 75 % „
III	20—33	11—20	25- 50 % „
IV	0—20	0—11	25 % „

2. Pophuidonderzoek. (Gemakkelijker uitvoerbaar, grotere nauwkeurigheid, betere vergelijkbaarheid met gepasseerde vreterij).

Bij dit onderzoek komen ook de door het gradatie-verloop in het leven geroepen wijzigingen in de teeltkracht der populatie tot uiting in een verschuiving van het % ♀♀, van de grootte der poppen en de mortaliteit. Het bezwaar bij deze methode wordt gevormd door het moeilijke onderscheid tussen oude en nieuwe pophuiden. Daarom moet het pophuidonderzoek zo gauw mogelijk na het eindigen van de vlindervlucht ingesteld worden!

De eiproductie der uitgekomen ♀♀ vertoont een nauwe correlatie met de pophuidbreedte (de grootste breedte der 2 eerste, op de basis der vleugelscheden volgende, abdominale ringen wordt gemeten en daarvan wordt het gemiddelde genomen!) Het pophuidonderzoek is economisch pas dan verantwoord, indien bij de voorafgaande vlindertelling minstens 5 ♀♀ per stam aangetroffen worden, daar voor dit onderzoek proefstammen geveld moeten worden (1 stam op 10 ha in de vlakke; in bergstreken 3 op 10 ha). Voor de verdere techniek, methodiek en waardering bij deze methode zie men p. 503—505.

Eitellingen, rupsentellingen en poptellingen zijn, mede vanwege de grote aanklevende onnauwkeurigheid, als prognostische hulpmiddelen te verwerpen.

Ter controle van de schommelingen der basispopulatie („eiserer Bestand") zijn alleen vlindertellingen uit economisch oogpunt gemotiveerd en uitvoerbaar. Bij optredende gradaties hebben in Picea- en Pinus-complexen het pophuidonderzoek en de vlindertelling de grootste prognostische waarde. In gemengde bossen moet, de omstandigheden in aanmerking genomen, met de vlindertelling genoegen genomen worden.

Proeflijmringen op diagonaalsgewijze door het bestand verspreid staande proefboomgroepen, met het doel de naar boven klimmende jonge rupsjes te tellen, zijn ook een goed hulpmiddel om de populatiedichtheid te bepalen, vooropgesteld, dat de rupsjes bij elke controle gedood worden

L₁ wordt niet meegeteld; komt deze veel voor, dan worden de waarnemingen afgebroken!). In het algemeen blijken 300 eirupsjes per stam naderend gevaar aan te duiden! Ook door kunstmatige kweek der eieren en rupsen in de winter onder gunstige omstandigheden van temperatuur en vochtigheid zou tijdig uitsluitel verkregen kunnen worden omtrent de constitutie der a.s. nonvlinderpopulatie (deze is immers afhankelijk van het gradatie-verloop). Veel gegevens zijn hierover echter nog niet beschikbaar zodat van deze methode ook nog niet de juiste prognostische waarde bekend is.

Voor die gevallen, waarin men eigenlijk reeds te laat is, wordt tenslotte nog een „Schnellprognoseverfahren" vermeld, dat een vereenvoudigd eieren-verzamelen (methode Sch w e r d t f e g e r, 1941), een tellen der rupsenspiegels (te omlijmen!), een verzamelen der poppen resp. pophuidjes tot 2 m stamhoogte en het uitleggen van doeken voor het opvangen der faeceskorrels ter bepaling van de vreterij-sterkte omvat.

In zijn „Untersuchungen zur Nonnenprognose Wellensteins und die Bedeutung gradologischer Merkmale" publiceert H. Mors de resultaten van zijn onderzoek over de betrekkingen tussen popgewicht, resp. pophuidbreedte en aantal eieren, met als doel een veiligere en meer betrouwbare prognose.

Een foutenbron, die het pop-wegen aankleeft, is het gewichtsverlies (20—40 %) door uitwendige invloeden (temperatuur en rel. luchtvochtigheid); bovendien bleek het popgewicht te variëren, nl. groter te worden, naarmate de verpopping voortschreed; ook het onderscheiden van dode en levende poppen levert moeilijkheden op; bovendien duurt het popstadium slechts kort en is de tijd voor onderzoek daardoor beperkt. Gezocht werd daarom naar een andere correlatie tussen pop en aantal afgezette eieren en deze werd gevonden in de verhouding pophuidbreedte/aantal eieren. Deze verhouding wisselt echter in de loop van een gradatie. Aangetoond kon worden, dat het wezen der verhouding een gradologische factor is; de verhouding zelf is steeds typerend voor de stand der gradatie: 3 curven, resp. betrekking hebbende op het begin, het hoogtepunt en de ineenstorting der gradatie, worden gegeven (p. 551).

In „Vier Jahre Nonnenbekämpfung in Ostpreussen" deelt G. Wellenstein de opzet, uitvoering en resultaten der bestrijding van de nonvlinderplaag mede.

Op historische gronden kon de den in O. Pruisen door een nonnenvreterij nauwelijks bedreigd worden. Bestrijding zou daarom alleen dáár nodig zijn, waar de spar door aantal en waarde ingrijpen wenselijk maakte, 't geen vooral gold voor de ook uit statigisch oogpunt belangrijke sparrenwouden langs de O.-grens.

De lijmringsmethode bleek, doordat de ♀♀ de eieren grotendeels deponeerden boven 2 m stamhoogte, geen effect te sorteren; het wegvangen der vlinders tot 6 m hoogte had plaatselijk succes; de plaag was daarvoor op de Rominter Heide echter reeds te ver voortgeschreden. Daarom was men daar aangewezen op bestrijding met chemische vergiften.

Pyrethrum- en Rotenon-paraeparaten, Lymantrin II en Hestha sorteer-

den zelfs bij doseringen van 100 kg/ha geen voldoende effect. 10 % Detal, Lipan, Effusan e.a. werden in 't lab. met succes getoetst, doch konden te velde nog niet voldoende in 't groot toegepast worden. Van belang was voorts, dat vastgesteld werd, dat toepassing van arseenstuifmiddelen in hoeveelheden van 100 kg/ha slechts dan effect sorteerde als de aantasting niet hoger was dan 300 ♀ pophuidjes per 10 m² kroon. Had men echter reeds in het begin de beschikking gehad over dinitro-ortho-cresol, dan zouden doseringen van 100—200 kg/ha de nonvlinder toen reeds met vrij grote zekerheid vernietigd hebben, zonder de sparren noemenswaardig te beschadigen.

Grote arealen moesten nu bestoven worden met 80—100 kg calciumarsenaat per ha, een bestuiving, die bij gunstig weer een rupsenmortaliteit van 80—90 % sorteerde. Toxisch waren de dinitro-ortho-cresolen echter te prefereren; uit verstuivingstechnisch oogpunt hadden de arseenverbindingen door hun fijnkorreligheid de voorkeur!

Algemeen bleek, dat het toedienen van een grote dosis vergif in een verre te prefereren was boven de verstuiving van dezelfde hoeveelheid over meerdere dagen. De dinitro-ortho-cresol stuifmiddelen waren het redmiddel. Had men met de arseen-verstuivingen door moeten gaan, dan zou óf het bos óf het wild voor het grootste gedeelte verloren zijn gegaan.

Het volgende bestrijdingsschema resulteerde uit de onderzoeken:

- a) Hoe vroeger de bestrijding ingezet wordt, des te beter.
- b) De bestrijding met chemische vergiften moet ingezet worden als 90 % der rupsjes in de kronen zitten, en dan zo snel mogelijk beëindigd worden.
- c) ochtendbestuivingen hadden meer succes dan avondbestuivingen.
- d) Doseringen van 100 en meer kg/ha verzekeren een voldoende succes.
- e) Calc. arsenaat stuifmiddelen hebben tegenover Dinitro-ortho-cresolen 3 nadelen, waardoor zij in sparren-complexen niet in aanmerking komen: a) zij werken te langzaam, b) zijn te afhankelijk van het weer, en c) in de benodigde doseringen ook te gevaarlijk voor andere levende organismen.
- f) Dinitro-ortho-cresol-giften moeten ineens toegediend worden (verdeling over meerdere dagen verzakt in sterke mate het effect).
- g) Dezelfde arealen moeten in verband met de grote teeltkracht van de nonvlinder minstens in 2 op elkaar volgende jaren bestoven worden.
- h) De bestrijding moet op z'n laatst in het 4e voorbereidingsjaar ingezet worden en in het jaar van sterkste vreterij vroegtijdig gestopt worden.
- i) De dinitro-ortho-cresolen zijn gevaarlijk voor de mens en eisen het nemen van voorzorgsmaatregelen. Voor vissen zijn zij reeds in geringe dosis, voor vogels en zoogdieren pas bij toepassing van grotere hoeveelheden, dodelijk; ook de Tachiniden zijn zeer gevoelig voor deze gifstof!

Het effect der bestuivingen kan in Pinus-bossen door rupsentellingen, in Picea-complexen het beste door faecesmetingen gecontroleerd worden.

In de beide volgende hoofdstukken behandelen J. Reier en G. Wellenstein resp. „Die Entwicklung der Flugzeugbekämpfung in technischer Hinsicht” en het onderwerp: „Zur Frage der Kennzeichnung von Flugfeldern bei der Forstbestäubung”.

Zij bespreken de perfectionering der verstuivingsinstallaties, hun invloed op vorm en hoedanigheid der geproduceerde gifstofwolk, de wenselijkheid en produceerbaarheid van een stuifwolk met aanhoudende roterende eigen beweging, en het zo onaangename en zeer bezwaarlijke „nastuiven” der vliegtuigen.

Algemeen bleek verder, dat de jongere stadia der te bestuiven schadelijke bosbouwsecten het gevoeligst zijn. Naarmate de dieren ouder worden, moeten grotere quanta insecticide verstoven worden. Ook de mate van benaaiding der te bestuiven complexen is van groot belang ten aanzien van de hoeveelheid te verstuiven insecticide. Bij een vliegsnelheid van 110 km/per uur voldeed het uitwerpen van 3—9 kg gifstof per seconde. Dit komt bij een stuifwolkbreedte van 25 m overeen met een dosering van 40—120 kg/ha, als de stuifwolken zonder open ruimte naast elkaar over het areaal gelegd worden. De wens naar de constructie van een vliegtuigtype, dat speciaal voor verstuivingen bestemd en ontworpen is, en dat aan zeer speciale eisen van bouw en constructie moet voldoen, wordt naar voren gebracht (geheel metalen constructie en metalen propeller, snel stijvermogen; in staat zijn korte bochten te maken; een grote zweefcapaciteit bezitten; op kunnen stijgen van korte startbaan; af kunnen remmen tot op minstens 150 km/per uur; piloot met vrij uitzicht; aan de vleugelbevestiging worden ook speciale eisen gesteld; laag gebouwd landingstoestel; sterke vering en remmen; voldoende ruimte voor verstuivingsinstallatie!).

Bij het aangeven der te bestuiven arealen was men eerst aangewezen op vlag- en rooksignalen. Men wist deze methoden door het gebruik van ballonnen te perfectioneren en gebruikte op het laatst ellipsoïde ballonnen, vervaardigd uit katoenen stof met een geprepareerde huid (rubberimpregnatie) van 6 m³ inhoud.

Tenslotte behandelen O. F. Niklas, resp. O. Steinfatt en G. Wellenstein de invloed der toegepaste insecticiden op de insecten- resp. vogel- en zoogdierenwereld, en op de flora der bestoven bossen, in 2 artikelen, resp. getiteld: „Die Wirkung der Nonnenbe-giftung auf die Kerbtierwelt” en „Folgeerscheinungen der Giftbestäubung auf die höheren Tiere und die Pflanzenwelt”.

De bestuivingen met arsenicum-prepareaten hadden op de diverse insectensoorten een zeer verschillend effect. Na de bestuivingen waren vrijwel alle muggen en dagvlinders geheel verdwenen; nauwelijks gele-den hadden een kleine vliegensoort (Diptera-Muscidae), Tabaniden en Odonata. De Pyrethrum-bestuivingen hadden een duidelijke invloed op de Tettigonidae, Aphididae, Elateridae, Curculionidae, Tipulidae, Tachinidae, Lithosiinae en diverse onbehaarde Lepidoptera-larven.

Door de bestuivingen met calcium-arsenaat gingen bij 37 imkers 65 % van alle korven te gronde; ook buiten het bestoven areaal gingen vele korven dood als gevolg van lekken in de verstuivingsinstallaties (het beruchte „nastuiven”) der overvliegende vliegtuigen. Dinitro-ortho-cresol-verbindingen veroorzaakten geen merkbare verliezen onder de bijenstand. Ook de Tachiniden-stand wordt door de bestuivingen beïnvloed, het minst door de maagvergiften. De bestuiving kan echter zó aangepast worden aan de ontwikkeling der Tachiniden, dat beide hun volle tol van de non-vlinderpopulatie kunnen heffen.

De eerste calcium-arsenaat bestuivingen met een dosering van 50—80 of gemiddeld 54 kg/ha eisten van de vogelwereld slechts geringe offers. De vreterij der rupsen werd er wel door verminderd, doch het effect was onvoldoende. Daardoor moest, bij gebrek aan contact-vergiften, het volgende jaar nogmaals tot bestuiving met arsenicum-praeparaten worden overgegaan, waarbij gemiddeld 100 kg calc. arsenaat per ha toegediend werd. Deze hoeveelheid was net voldoende om een vernietiging van het bestand te voorkomen. Zij bracht echter ernstige nevenverschijnselen met zich mede in de vorm van schade aan het vee (dat men ondanks de waarschuwingen niet verwijderd had!). Koeien en ganzen werden ziek; enkele stierven zelfs. De melkproductie liep bij alle koeien sterk terug (van 17 l op 2 l per dag), bovendien had de melk een groene kleur en kon slechts dienen voor varkensvoer; de dieren waren na 14 dg. sterk vermagerd, doch herstelden zich toen reeds weer. De slechte melkproductie hield 1 maand aan. Onder het wild werden slachtoffers gemaakt onder edelhert, ree en haas (bij bestuiving met motorverstuivers van Meritol, 101 kg/ha).

Toediening van meer dan 50 kg arseen-stuifmiddel¹⁾ per ha bracht algemeen ernstige schade met zich mede. De gehele zangvogelfauna werd in de met arsenicumpraeparaten bestoven arealen vrijwel geheel uitgeroeid (mezen vertoonden een iets grotere resistentie; gaaien zijn zeer gevoelig; zaad- en vruchteneters bleken het minst gevoelig).

De dinitro-o-cresol praeparaten werkten veel gunstiger en richtten vrijwel geen schade aan de vogel- en zoogdierfauna aan. Zij bleken echter niet onschadelijk voor de mens te zijn (vliegers en met de gifstof werkend personeel kregen ontstekingen aan ogen en slijmvliezen; honden verloren hun eetlust en kregen een gele kleur!). Op de plantenwereld hadden deze praeparaten echter een veel nadeliger effect in de vorm van verbrandingsverschijnselen. Bij een gemiddelde dosering van 65 kg/ha was deze beschadiging echter van ondergeschikte betekenis. Ernstiger waren de beschadigingen bij een dosering van 90 kg/ha (afwerpen der naalden!). Het effect van de bestuiving werd vergroot door een bestuiving van een groot kwantum ineens en door hoge temperaturen, gepaard gaande met hoge luchtvochtigheid. Opgemerkt werd, dat verschillende bomen verschillend op de bestuiving met de contactinsecticiden reageerden; de oorzaak hiervan is nog niet bekend.

Bij afdrijven der bestuivingswolken naar bouwland werd ernstige schade aangericht aan wortelen, beetwortelen, lupine, kool, spinazie, erwten, wikke en haver; ook op de bosweiden traden verbrandingsverschijnselen op, evenals op de ondergroei van kruiden!

De dinitro-o-cresolen hebben het voordeel, het werkzame bestanddeel onder invloed van het weer binnen enige dagen te verliezen. Zij hebben een uitgesproken „shock”werking op de bestoven organismen, die nog door gunstige omstandigheden van temp. en vochtigheid en door de dosering geaccentueerd kan worden.

Des te eerder de bestuiving toegepast wordt op de jonge rupsen, des te groter is het effect en des te geringer is de kans op verbrandingsverschijnselen. De dinitro-o-cresolen werken sneller in dan de maagvergiften (calcium arsenaten) en zijn in alle opzichten boven deze te prefereren.

Wageningen, Lab. v. Entomologie der L.H., Sept. 1947.

¹⁾ calcium arsenaten met een concentratie van 12—17% As_2O_5 .