

Relatie tussen het bos en zijn minifauna

Het bosbeheer zou volgens het overheidsbeleid moeten worden afgestemd op het tot stand brengen van zo volledig mogelijk ontwikkelde boslevensgemeenschappen. In het onderstaande zal worden ingegaan op de vraag hoe groot een ingreep (of natuurlijke storing) mag zijn zonder dat het systeem gevaar loopt en zonder dat bossoorten een te groot risico lopen uit het systeem te verdwijnen.

Doelstelling

Het grootste deel van het Nederlandse bosareaal heeft drie hoofdfuncties: houtproductie, recreatie en natuurbehoud. Volgens het overheidsbeleid, zoals vastgelegd in het Meerjarenplan Bosbouw, zou het bos deze functies ook in de toekomst moeten kunnen blijven vervullen. In feite komt dit neer op een duurzaam gebruik van het bos. Het beheer zal dan ook moeten worden afgestemd op het tot stand brengen van 'een zo volledig mogelijk ontwikkelde boslevensgemeenschap' (Meerjarenplan Bosbouw 1984). Dit betekent onder andere dat er bij het beheer rekening gehouden zal moeten worden met bossoorten, d.w.z. met soorten die voor hun voortbestaan van bos afhankelijk zijn.

Om deze doelstellingen te kunnen bereiken is kennis nodig over de effecten van menselijk ingrijpen op de stabiliteit van boscosystemen en dus ook op de overlevingskansen van bossoorten. Dit vergt enerzijds kennis over de omstandigheden waaronder bos-

Summary

The Dutch government promotes a forest management aiming at the development of ecosystems which are as complete as possible. Such a management includes forest invertebrates as well. In this paper, the consequences of increasing disturbance intensity of a forest ecosystem is discussed in relation to the susceptibility of the forest and the survival chance of its forest species. An example is given of the consequences of forest fragmentation for two wood ant species: *Formica rufa* and *F. polyctena*. These species react differently on the same disturbance intensity, although they share the same habitat.

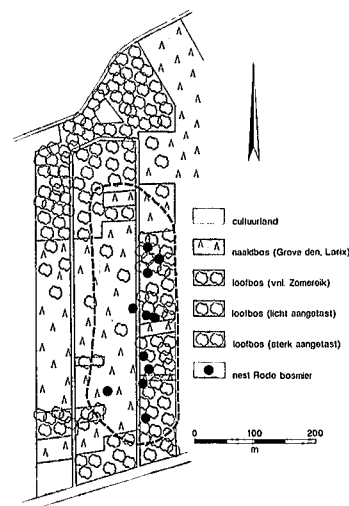
Some recommendations are given for forest management in order to lower the risk of extinction of forest species. The importance of small open areas for a number of forest insects is illustrated, as well as the importance to save old living and dead trees.

soorten leven en anderzijds kennis over de invloed die bossoorten op het systeem hebben.

Storing door vraat

Ongewervelde diersoorten komen doorgaans niet regelmatig verspreid in het bos voor, maar meer bijeen (geclusterd) op de beste plekken. Aantasting van planten door vraat van fytofage insecten doet zich dan ook meestal slechts lokaal voor. Alleen bij het bereiken van hoge dichtheden heeft uitbreiding plaats vanuit de brongebieden over grotere oppervlakten. Dergelijke bevolkingsexplosies doen zich voornamelijk voor onder invloed van gunstige weersomstandigheden, al zijn daarbij de hoeveelheid beschikbaar voedsel en de dichtheid aan prooien en parasieten eveneens van belang. De snelheid waarmee een soort zich verspreidt hangt niet alleen af van zijn verspreidingsvermogen, maar ook van de habitatkwaliteit van het bos rond het brongebied. Het volgende voorbeeld moge dit verduidelijken:

In 1988 werd een deel van een bosje (van 12 ha) sterk aangetast



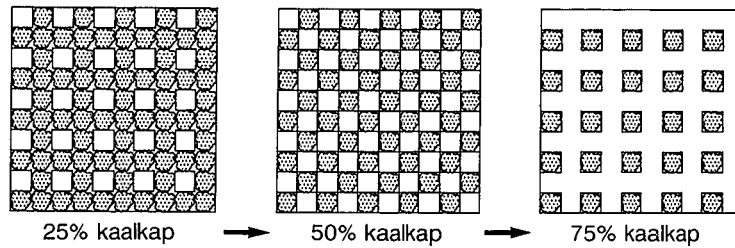
Figuur 1

■ **Locale aantasting van een bosje (van 12 ha) door rupsen van de kleine wintervlinder (*Operophtera brumata*).**

Local disturbance of a woodlot (of 12 ha) by caterpillars of *Operophtera brumata*.

door rupsen van de kleine wintervlinder (*Operophtera brumata* L., Fig. 1). Deze rupsjes vreten de jonge bladeren van verscheidene soorten loofbomen. Het betreffende bosje bevat voor de soort geschikte gedeelten (loofbos), die gescheiden zijn door ongeschikt

gebied (naaldbos). De verbreding van deze soort vanuit het brongebied vindt vrijwel uitsluitend plaats door rupsen die zich aan spinseldraden laten wegzweven. In open land kunnen de rupsen op deze wijze afstanden van enkele honderden meters overbruggen (Schwerdtfeger 1981), maar binnen het bosje ondervinden de rupsen grote weerstand bij de verbreding. Bovendien wordt een der geschikte plekken bezet door een belangrijke predator: de kale rode bosmier (*Formica polycetna*). Dit deel van het bosje bleef dan ook geheel onaangetast. Een op houtproductie ingestelde bosbeheerder zal geneigd zijn de wintervlinder schadelijk te noemen en de rode bosmier nuttig, maar in ander opzicht zien we dat beide soorten een bijdrage leveren aan de handhaving van een zekere heterogeniteit in het bos. Weliswaar is de invloed van de wintervlinder slechts tijdelijk, omdat vrijwel alle kaal gevreten bomen weer uitlopen, maar waar groepen bomen sterven, zoals na aantasting van een denbos door de gewone dennebladwesp (*Diprion pini*), zal de structuur van het bos langduriger worden beïnvloed: er ontstaan open plekken waar al vrij snel bomen en struiken zullen opstaan. In een homogene opstand zal hierdoor de structuurvariatie toenemen en dus ook de verscheidenheid aan leefplekken (microhabitats). Als gevolg hiervan zal de diversiteit aan soorten er groter worden (Murdoch et al. 1972, Greenstone 1984, Boomsma et al. 1987). Toename van de heterogeniteit kan ook leiden tot een toename van de stabiliteit (veerkracht) van het systeem. Deze verhoogde stabiliteit is niet te verwachten op grond van de grotere diversiteit (Goodman 1975, Levin & Wilson 1980), maar omdat aantalsfluctuaties bij toename van de heterogeniteit beter



Figuur 2

■ Toename van het aantal regelmatig verdeelde kaalkapperdelen (van 1 ha) in een bos van 100 ha.
Increase of the number of regularly distributed clearcutting units (of 1 ha) in a forest of 100 ha.

worden gedempt door verschillen in microklimaat, door afname van de bereikbaarheid van het voedsel en door toename van het aantal soorten predatoren en parasieten (voor literatuuroverzicht: ten Houten de Lange 1984). Het voorgaande houdt in dat een geringe storing kan leiden tot een grotere heterogeniteit en daardoor tot een grotere stabiliteit van het systeem. De vraag is nu hoe groot de storing (kaalvraat, windworp, brand, kap) mag zijn zonder dat het bossysteem gevaar loopt. Strikter geformuleerd: hoe groot mag de storing zijn zonder dat bossoorten een te groot risico lopen uit het systeem te verdwijnen?

Versnippering van een bosgebied

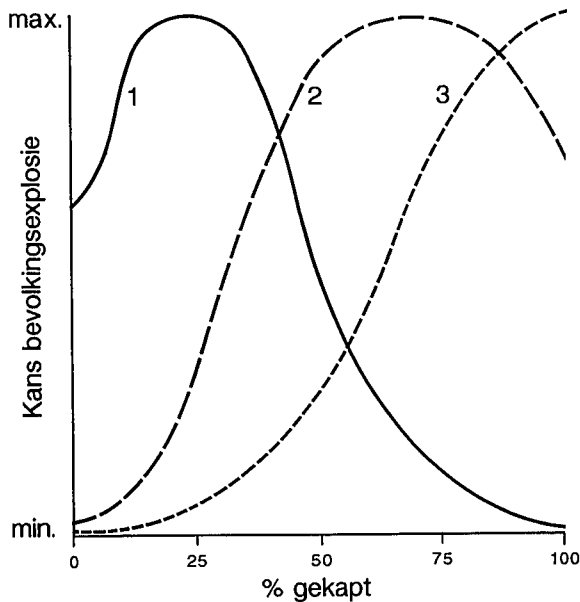
Om beter te kunnen voorspellen welke soorten gevoelig zijn voor een storing als kaalkap, zouden we als gedachtenexperiment de intensiteit van een dergelijke storing kunnen opvoeren door in een bos van 100 ha steeds meer bos-

percelen (van 1 ha) te kappen. Terwille van de eenvoud zouden we daarbij een regelmatig patroon kunnen aanhouden (Fig. 2). Als we aannemen dat bospercelen alleen met elkaar zijn verbonden als ze over een lengte van 100 m aan elkaar grenzen, dan zal de gemiddelde grootte van aaneengesloten bosoppervlakten zeer sterk afnemen nadat 25% van het bos is gekapt. Tevens zal de verbreedingsweerstand voor bossoorten sterk toenemen, vooral voor bossoorten die niet kunnen vliegen en zich niet of nauwelijks door open terrein verplaatsen. Te denken valt hierbij aan pissebedden, duizendpoten, miljoenpoten en brachyptere

■ Optimaal successiestadium van een denbos voor drie soorten fytofage kevers.
Optimal stage of succession of a pine forest for three phytophagous beetle species.

Figuur 3

	I	II	III	IV
Coleoptera	jonge fase	dichte fase	stakenfase	boomfase
Gr.dennesnuitkever (<i>Hylobius abietis</i>)	█	-----		
Dennescheerder (<i>Tomicus piniperda</i>)			█	█
Molmboktor (<i>Ergatus faber</i>)				█



Figuur 4

■ Verloop van de kans op een bevolkingsexplosie van drie soorten fytofagekevers in een dennenbos dat in toenemende mate wordt versnipperd door kaalkap. Changes in the chance of the occurrence of a population explosion of three phytophagous beetle species in a pine forest by increasing the number of clearcutting units.

bosloopkevers. Versnippering van een bosgebied zal dus vooral voor deze soorten nadelige consequenties kunnen hebben.

Waarschijnlijk reageren niet alle bossoorten direct negatief op toenemende versnippering van het bos. Ter illustratie wil ik de mogelijke consequenties nagaan voor drie soorten kevers die in dennenbos leven en zich goed kunnen verbreiden (Fig. 3):

1. de grote dennesnuitkever (*Hyllobius abietis*), die vooral in de jonge fase van de bosontwikkeling is te vinden,
2. de dennescheerder (*Tomicus piniperda*), die vooral in de staken- en boomfase van het bos voorkomt en
3. de molmboktor (*Ergatus faber*), die vooral in de oudere boomfase optreedt.

De molmboktor is voor zijn voortplanting aangewezen op oude vermolmde bomen. Voor deze soort betekent een toename van

het aantal kaalkapperzellen zowel het verlies van oude bomen als een ongunstige beïnvloeding van het bosklimaat, temeer daar de kans op windworp wordt vergroot. Hierdoor zal zijn overlevingskans kleiner worden, al kan de soort aanvankelijk van de toename van open plekken profiteren, aangezien de meer dan 8 cm lange larven gedurende hun vierjarige ontwikkeling niet alleen dik dood hout nodig hebben, maar ook voldoende zonnearmte (Brauns 1976).

Voor de dennescheerder, die voor zijn voortplanting niet alleen op kwijnende dennen is aangewezen, maar ook op geveld en omgewaaide stammen, worden de omstandigheden daarentegen wel gunstiger na windworp. De kans op een bevolkingsexplosie zal vrijwel parallel lopen aan de kans op windworp tot op het moment dat de geschikte bomen schaars worden (Franklin & For-

man 1987).

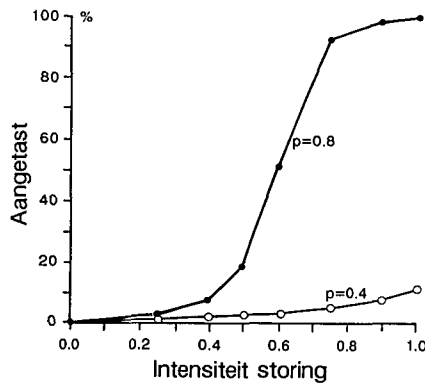
Voor de grote dennesnuitkever is te verwachten dat de kans op een bevolkingsexplosie eveneens toeneemt naarmate er meer percelen worden gekapt. Op kaalkapvlakten van voormalig dennenbos komt deze soort soms massaal voor. De larven vreten er aan de wortels van de gekapte bomen, terwijl de volwassen kevers zich te goed doen aan de jonge dennen (Brauns 1976). In figuur 4 is het verloop van de kans op een bevolkingstoename voor de drie genoemde soorten geschetst. Het verloop van de lijnen is hypothetisch, maar de figuur geeft in ieder geval duidelijk aan dat bossoorten geheel verschillend kunnen reageren op fragmentatie van het bos, althans aanvankelijk. Bij voortdurende van de gefragmenteerde situatie zullen alle bossoorten op den duur nadeel ondervinden van de verkleining van het bosareaal.

Bovenstaand voorbeeld is slechts bedoeld om te laten zien dat bossoorten tegengesteld op een ingreep kunnen reageren. Eigenlijk zijn kapvlakten van 100 x 100 m te groot voor handhaving van een goed bosklimaat. Ter verkleining van het uitsterfrisico van stenotop bossoorten zou veel kleinschaliger moeten worden gekapt.

Habitatversnippering

In het bovengenoemde fictieve voorbeeld is uitgegaan van een homogeen bos, maar in de praktijk is een bos niet overal even geschikt als leefgebied voor een soort, d.w.z. binnen een bos is het leefgebied van bossoorten vaak versnipperd. Iedere geschikte plek kan een locale populatie van een soort bevatten, maar deze zal vroeg of laat uitsterven tengevolge van willekeurige fluctuaties in het milieu (milieustochasticiteit) en in de populatie zelf (demografische stochasticiteit). Rekolonisatie van lege plekken is mogelijk

Figuur 5



zolang er nog plekken bezet zijn en individuen in staat zijn om het onleefbare gebied tussen de plekken te overbruggen. De handhaving van de soort in een gebied hangt af van de verhouding tussen de gemiddelde uitsterfsnelheid van de locale populaties en de gemiddelde kolonisatie-snelheid van lege habitat-plekken. Indien de gemiddelde uitsterfsnelheid groter is dan de gemiddelde kolonisationsnelheid en deze situatie jaren achtereen voortduurt, dan zal de soort uit het gebied verdwijnen (Opdam 1987).

Storingsgevoeligheid van het bos

Een bos is ook niet overal even gevoelig voor storingsen. Zo zal de dennescheerder in een gemengde opstand alleen (kwijnende) dennen kunnen aantasten. Als we twee bossen, die in gevoeligheid verschillen, vergelijken met betrekking tot de mate van aantasting die een storing te weeg kan brengen, dan zien we dat bij toenemende intensiteit van de storing een groter deel van het bos wordt aangetast en wel des te meer naarmate het bos gevoeliger is (Fig. 5).

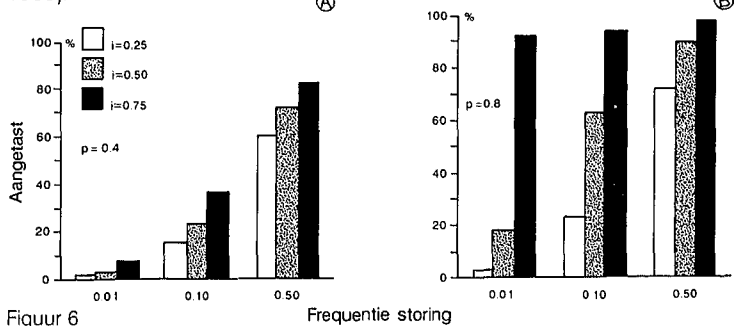
Ook de frequentie waarin een storing optreedt is van belang. Figuur 6a laat dit zien voor een bos dat

■ *Procentuele aantasting van een bos als functie van storingsintensiteit voor twee verschillende begintoestanden van storingsgevoeligheid van het bos: 40% (p=0.4) en 80% (p=0.8) storingsgevoelig (naar: M.G. Turner et al., 1989).*

Percentage of a forest affected by disturbance of different intensities in situations of different initial susceptibility of the forest: 40% (p=0.4) and 80% (p=0.8) susceptible (after: M.G. Turner et al., 1989).

■ *Procentuele aantasting van een bos als functie van storingsintensiteit en storingsfrequentie voor twee verschillende begintoestanden van storingsgevoeligheid van het bos: 40% (p=0.4) en 80% (p=0.8) storingsgevoelig (naar: M.G. Turner et al., 1989).*

Percentage of a forest affected as a function of both disturbance intensity and disturbance frequency in situations of different initial susceptibility of the forest: 40% (p=0.4) and 80% (p=0.8) susceptible (after: M.G. Turner et al., 1989).



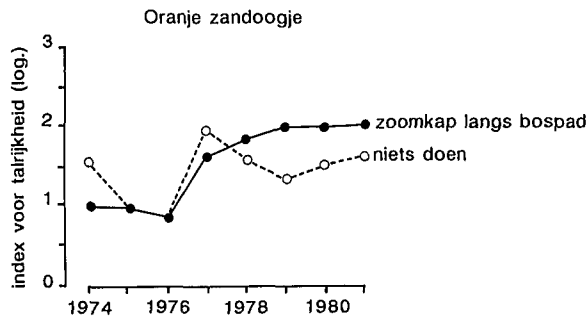
Figuur 6

slechts voor 40% gevoelig is voor een bepaalde storing. Toenemende storingsfrequentie veroorzaakt een aanzienlijke toename van het aangetaste bos, zelfs al is de intensiteit van de storing laag. Als het bos voor 80% gevoelig is zal alleen bij een lage storingsintensiteit een steeds groter deel van het bos worden aangetast bij toename van de storingsfrequentie (fig. 6b). Als de storingsintensiteit hoog genoeg is, dan zal ook bij een lage storingsfrequentie een aanzienlijk deel van het bos worden aangetast (Turner et al. 1989). De storingsgevoeligheid van een bos kan worden verlaagd door het bos heterogener te maken. In een natuurlijk bos komen alle ontwikkelingsfasen naast elkaar voor en is daardoor minder storingsgevoelig dan een cultuurbos.

Open plekken

In een min of meer natuurlijk bos zullen storingsen door insektenvraat of windworp doorgaans slechts lokaal optreden. Als gevolg hiervan ontstaan er tijdelijke open plekken in het bos. Volgens Koop (1986) wordt 10-15% van de oppervlakte van een natuurlijk bos ingenomen door dergelijke open plekken. Ze zijn van belang voor bossoorten die hier een belangrijk deel van hun voedsel halen. De boshommel (*Bombus sylvestris*) en de boomhommel (*B.hypnorum*) vinden hier de meeste bloemen waar ze nectar en stuifmeel kunnen verzamelen.

Figuur 7



■ *Herstel van een lokale populatie van het oranje zandoogje (Pyronia tithonus) na verbreding van de berm langs een bosrand middels zoomkap: de indexwaarde (log) is gebaseerd op tellingen langs vijf beheerde en vijf onbeheerde bospaden (naar: Pollard, 1982).*
 Recovery of a local population of the Hedge brown (*Pyronia tithonus*) by widening rides in a forest: the index value (log) is based on counts along five managed and five unmanaged rides (after: Pollard, 1982).

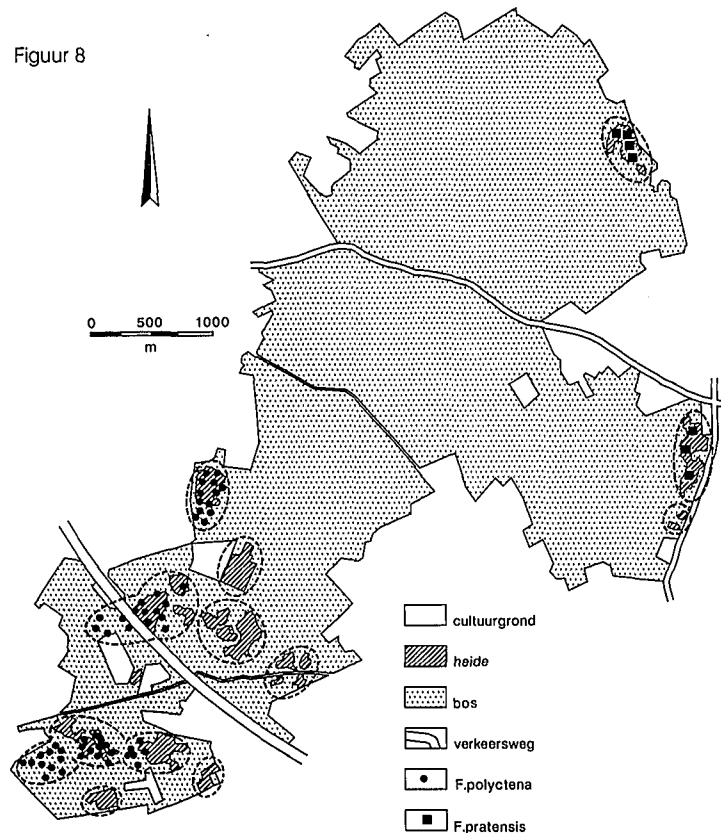
aantal open plekken is hier voornamelijk beperkt tot enkele heideveldjes. Voor de rode bosmier zijn deze plekken op te vatten als habitat-eilanden. Ongeveer de helft van deze habitat-eilanden zijn bezet door een populatie (Fig. 8). Zolang de habitatkwaliteit van zo'n plek goed blijft kan een bosmierenvolk zich er vele tientallen jaren handhaven, maar als zo'n

plek dicht groeit en te schaduwrijk wordt, zal het volk tijdig moeten verhuizen naar een betere plek. Dit is echter alleen mogelijk als de dichtstbijzijnde plek niet verder dan 100 m van het nest afligt. Kwaliteitsverlies van het woongebied verhoogt niet alleen de uitsterfkans van een bosmierenvolk, maar ook van soorten die in bosmierennesten leven en geheel van de mieren afhankelijk zijn. Van deze mierengasten zijn in ons land tientallen soorten kevers bekend (Schmitz 1915, Donisthorpe 1927). Voor deze soorten zijn mierennesten de habitat-eilanden in

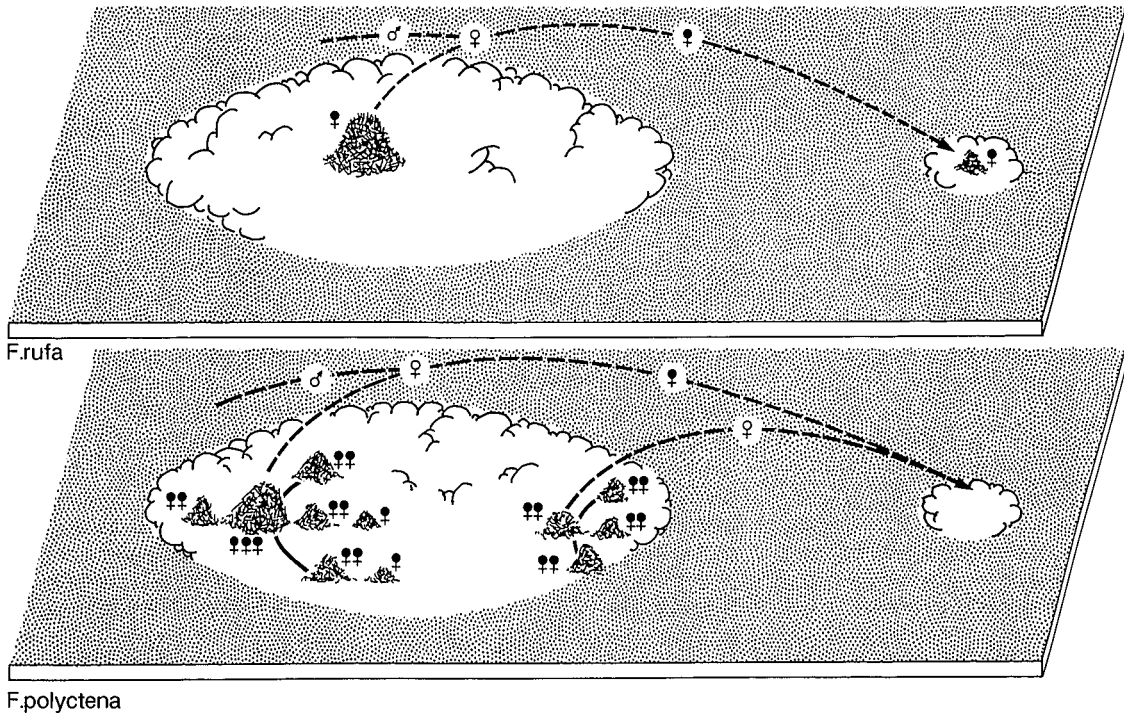
■ *Habitat-eilanden van rode bosmieren in het Bergherbos (incl. Hoher Heide: ca. 1950 ha) (naar: P. Verkade en A. Wientjes, intern verslag 1986).*
 Habitat islands of red wood ants in a forest (ca. 1950 ha).

Ook vlinders zijn voor het verzamelen van nectar voornamelijk op open bloemrijke plekken aangevoerd (Helmer 1983). Door lokale populaties van het oranje zandoogje (*Pyronia tithonus*) jaarlijks te tellen, toonde Pollard (1982) aan dat een lokale populatie sterk achteruitging nadat de berm langs een bospad meer in de schaduw kwam te liggen. Na verbreding van de open ruimte middels zoomkap, herstelde de populatie zich weer (Fig. 7). Open plekken zijn ook van belang voor bossoorten die gedurende een bepaald deel van hun leven veel zonnewarmte nodig hebben. Zo profiteren rode bosmieren van zonnewarmte voor een snelle ontwikkeling van het broed. Ze bouwen hun nest dan ook bij voorkeur aan de noordrand van een open plek in het bos of aan de zuidrand van het bos, vooral als het bos dicht is en schaduwrijk. Zo'n situatie doet zich voor in het Bergherbos bij 's-Heerenberg. Het

Figuur 8



Figuur 9



■ *Vershil in verbreidingsstrategie tussen twee soorten van de rode bosmier: Formica rufa en F. polyctena.*
 Different dispersal strategies of two species of red wood ants: *Formica rufa* and *F. polyctena*.

een bosgebied. Volgens Franc (in druk) behoren deze myrmecofiele kevers tot de meest kwetsbare en bedreigde groep van insecten. Lege habitatplekken die verder van een bosmierenkolonie afliggen kunnen vliegend worden bereikt door jonge koninginnen, maar de kans op vestiging is zeer gering (Mabelis, in druk). Een plek, waar een lokale populatie uitsterft, zal dan ook niet gauw worden gerekoloniseerd, al lijkt *Formica rufa*, die zich voornamelijk vliegend verspreidt succesvoller in dit opzicht dan *F. polyctena*, die zich voornamelijk lopend verspreidt (Mabelis & Soesbergen 1989).

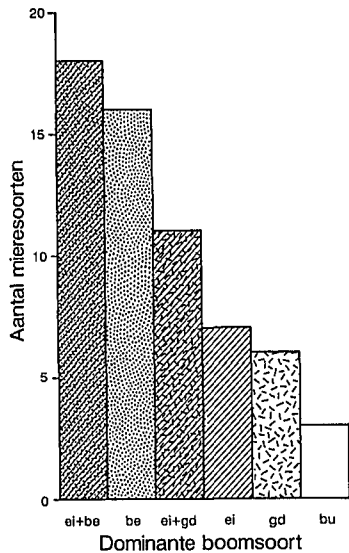
Overlevingsstrategieën van bosmieren

Het verschil in verspreidingsvermogen van de twee bosmiersoorten houdt verband met het aantal koninginnen in het nest: *F. rufa* bezit één koningin (of enkele koninginnen), terwijl *F. polyctena* zeer veel koninginnen in het nest heeft. Het voordeel van veel koninginnen is dat de soort zich ook lopend kan verspreiden, namelijk door het afsplitsen van dochternesten. Gedurende een dergelijk nestafsplitsingsproces wordt een deel van de koninginnen door de werksters meegenomen naar de nieuwe nestplaats. Zo ontstaat een kolonie van nesten waartussen werksters en voedsel kan worden uitgewisseld. Het uitsterfrisico van het volk wordt op deze wijze gespreid in de ruimte. Pas na verloop van jaren kan de kolonie uiteenvallen in verscheidene lokale populaties (Fig. 9). Het transport van koninginnen naar

reeds gebouwde nesten is een zeer veilige manier om nageslacht te verspreiden, terwijl aan het uitvliegen van jonge koninginnen grote risico's zijn verbonden. Nestafsplitsing is echter alleen goed mogelijk in grote leefgebieden zonder barrières, maar als het leefgebied sterk versnipperd is, kan de verspreiding beter plaatsvinden door jonge koninginnen te laten uitvliegen. In het Nationaal Park 'De Hoge Veluwe' is het aantal kolonies van *F. rufa* de laatste 25 jaar dan ook sterk gestegen als gevolg van de opslag van bosjes in open terrein, terwijl het aantal kolonies van *F. polyctena* enigszins is gedaald. Laatstgenoemde soort heeft op de toename van beschikbaar habitat voornamelijk gereageerd door meer dochternesten af te splitsen (Mabelis 1986).

Op grond van het verschil in verspreidingsvermogen van de twee soorten mogen we verwachten

Figuur 10



■ **Miersoortenrijkdom van verschillende bosstypen; ei = zomereik, be = berk, gd = grove den, bu = beuk, gegevens: Westhoff en Westhoff -de Joncheere (1942).** Number of ant species found in different types of Dutch forests, ei = oak, be = birch, gd = pinetree, bu = beech, data: Westhoff and Westhoff-de Joncheere (1942).

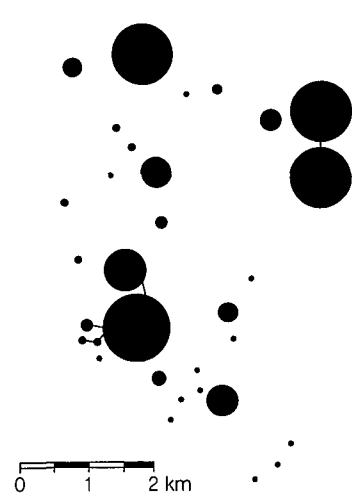
dat ze verschillend zullen reageren op toenemende versnippering van een bosgebied. Laten we een schaduwrijk eikenbeukenbos als voorbeeld nemen: zolang er enkele open ruimten verspreid in het bos voorkomen zal de 'vliegende soort' (*F. rufa*) zich beter kunnen verbreiden dan de 'lopende soort' (*F. polyctena*), maar naarmate het aantal open ruimten toeneemt ontstaan er meer mogelijkheden om dochternesten af te splitsen langs de bosrand. Als op deze wijze veel open ruimten lopend te bereiken zijn, zal *F. polyctena* succesvoller zijn bij zijn verbreiding dan *F. rufa*. Bij voortgaande kaalkap zullen de resterende bosjes echter steeds moeilijker lopend te bereiken zijn en zal *F. rufa* zich weer beter kunnen verbreiden dan *F. polyctena*. Uit het voorgaande blijkt dat twee

nauwverwante soorten met dezelfde habitatpreferentie toch verschillend kunnen reageren op eenzelfde ingreep, i.c. versnippering van het bosgebied. We zullen ons dus niet te gauw moeten laten verleiden tot het doen van generaliserende uitspraken over de effecten van ingrepen op de overlevingskans van bossoorten. We kunnen stellen dat de constante aanwezigheid van open plekken in het bos van belang is voor een groot aantal bossoorten, maar in hoeverre de overlevingskans van de (meta)populatie van die bossoorten wordt beïnvloed door het aantal, de omvang en de onderlinge afstand van de open plekken, is nog onbekend.

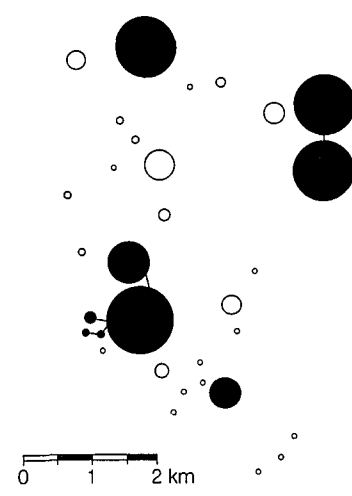
Successie

In een natuurlijk bos zijn de meeste open plekken gering van omvang: hun diameter varieert van minder dan één tot 2,5 x de boomhoogte (Koop 1986). Ze groeien dan ook meestal vrij snel weer dicht. Elders ontstaan echter weer nieuwe open plekken door windworp of vraat. Een zekere dynamiek zorgt voor de handhaving van variatie in structuur en soortensamenstelling van het bos. Weliswaar kan de natuurlijke successie van de vegetatie plaatselijk tot een zekere eenvormigheid leiden, vooral bij een aangeplant bos, maar deze zal op den duur weer verdwijnen door het optreden van een of andere storing. Alleen in kleine bossen kan de ontwikkeling naar meer eenvormigheid gepaard gaan met een verarming van het soortenbestand. Op grond van het aantal miersoorten dat bij de inventarisatie van een aantal bosstypen werd gevonden, krijgen we een indruk van de mate waarin het aantal soorten in een bos op droge zandgrond zou kunnen afnemen als het bos zich ontwikkelt van een eikenberkenbos via een eikenbeukenbos naar een puur

Figuur 11



■ **Voorkomen van twee soorten mieren in een aantal bosjes, die verschillen in grootte en mate van isolatie a. Myrmica ruginodis, b. Formica polyctena.** Occurrence of two ant species in a number of woodlots, which differ in size and degree of isolation a. *Myrmica ruginodis*, b. *Formica polyctena*.



beukenbos (Fig. 10).

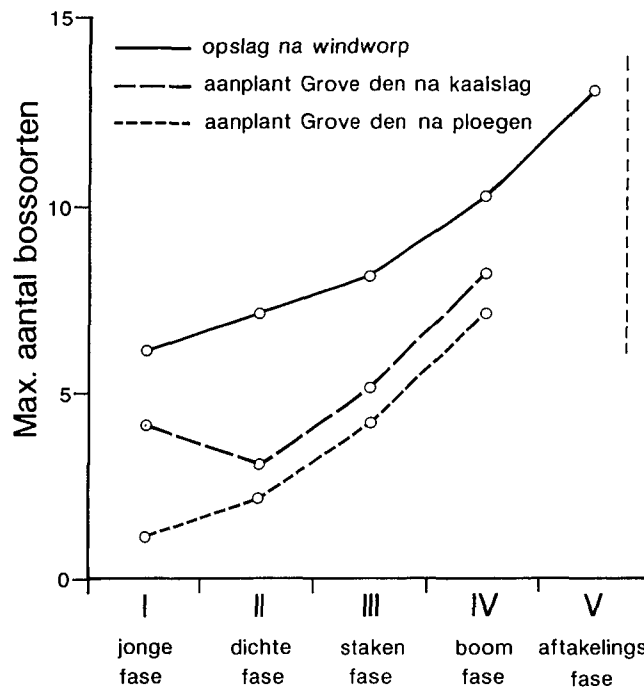
Soorten met een goed kolonisatievermogen zullen zich weer snel in het bos vestigen zodra er een geschikte plek beschikbaar komt,

maar soorten die zich moeilijk vestigen zullen niet gauw terugkomen als ze eenmaal uit het bos zijn verdwenen. Het verschil in kwetsbaarheid van soorten kan worden geïllustreerd aan de verspreiding van twee miersoorten in een agrarisch landschap met bosjes: de Bossteekmier (*Myrmica ruginodis*) komt in ieder bosje voor, terwijl de kale rode bosmier (*F. polyctena*) alleen in relatief grote bossen is te vinden. Alleen hier zijn voldoende mogelijkheden voor lokale populaties om uit te wijken naar een geschiktere woonplek (Fig. 11 a en b). Ter vermindering van het uitsterfrisico van bossoorten waarvan het leefgebied verloren dreigt te gaan als het bos homogener wordt, kan de beheerder besluiten niet te wachten op natuurlijke storingen, maar zelf in te grijpen, bij voorbeeld door groepenkap toe te passen.

Oud bos

Gedurende de ontwikkeling van open terrein naar bos neemt het aantal bossoorten geleidelijk toe. Figuur 12 geeft een indruk van het maximaal aantal miersoorten dat in een Nederlands dennenbos voor kan komen indien het als een natuurlijk bos wordt beheerd. Tevens laat de figuur zien dat er minder miersoorten te verwachten zijn naarmate de bosbouwkundige maatregelen meer ingrijpend zijn. Van de 16 miersoorten die als bossoort kunnen worden aangemerkt, bouwen er acht soorten hun nest in hout: twee soorten voornamelijk in liggende stammen en takken en zes soorten in bomen. Een van die boombewoners, de reuzemier (*Camponotus ligniperda*), wordt nog maar zeer sporadisch in ons land gevonden. De soort nestelt hier bij voorkeur in oude bomen. Een niet gering aantal insectensoorten komt voornamelijk in oude bossen voor. Velen van hen hebben oude bomen of vermolmde

Figuur 12



boomstammen nodig voor hun voortplanting (Mabelis 1983, Gutowski 1986). De grotere houtbewonende soorten maken er een langdurige larvale ontwikkeling door, zoals het vliegend hert (*Lucanus cervus*): 5-6 jaar in oude eiken, de molmboktor (*Ergatus faber*): 3-4 jaar in vermolmde naaldbomen en de reuzehoutwesp (*Sirex gigas*): 2-6 jaar in oude grove dennen. Voor het behoud van deze karakteristieke soorten is het van belang dat een deel van de bomen hun fysiologische leeftijd kunnen bereiken.

Conclusie

Het streven naar zo volledig mogelijk ontwikkelde boslevensgemeenschappen, zoals aangegeven in het Meerjarenplan Bosbouw, kan in praktijk worden gebracht door te zorgen voor veel structuurvariatie in het bos, zowel horizontaal (open-dicht) als verticaal (gelaagdheid). Door toename van de heterogeniteit neemt de stabiliteit van het bos-

■ *Toename van het aantal bossoorten (mieren) in de loop van de ontwikkeling van een dennenbos na verschillende storingen: ploegen en aanplant, kaalslag en aanplant en massale windworp.*
 I = jonge fase, II = dichte fase, III = stakenfase, IV = boomfase, V = aftakelingsfase (de gegevens zijn gebaseerd op waarnemingen in verschillende terreinen in Nederland).

Increase of the number of forest species (ants) in the course of the development of a pine forest after different disturbances: ploughing and planting, clearcutting and planting, windthrow.

I = young stage, II = thicket, III = pole stage, IV = mature stage, V = decay stage (data are based on observations in different areas in the Netherlands).

systeem in het algemeen toe. Enerzijds krijgen fytofage soorten minder kans om zich explosief uit te breiden en anderzijds neemt de uitsterfkans van bossoorten af. Voor een aantal bossoorten is het van belang dat er constant open

plekken in het bos aanwezig zijn op onderling bereikbare afstanden. Door het dichtgroeien van bestaande open plekken en het ontstaan van nieuwe open plekken (door windworp of vraat) zal er een mozaïekstructuur kunnen ontstaan van verschillende ontwikkelingsstadia van het bos. In cultuurbossen zal omvormingsbeheer veelal noodzakelijk zijn om voldoende variatie te verkrijgen.

Verder is de soortensamenstelling van het bos voor veel bossoorten van belang. Bossoorten hebben meer relaties met inheemse soorten dan met exoten: honderden insectensoorten leven op de zomereik en slechts enkele soorten op de douglasspar (Brauns 1976). Voor veel houtbewonende soorten hangt de overlevingskans af van het aantal oude bomen (van een bepaalde soort) dat in het bos aanwezig is. Er zal dan ook naar moeten worden gestreefd dat tenminste een deel van de bomen zijn maximale leeftijd kan bereiken en dat er ook voldoende zware dode stammen in het bos achterblijven.

Literatuur

- Boomsma, J.J., A. Mabelis, M.G.M. Verbeek & E.C. Los, 1987. Insular biogeography and distribution ecology of ants in the Frisian Islands. *J. Biogeogr.* 14: 21-37.
- Brauns, A., 1976. Taschenbuch der Waldinsekten. Band 1 + 2, Gustav Fischer Verlag Stuttgart, 817 p.
- Donisthorpe, H. St. J. K., 1927. The guests of British ants. George Routledge and sons Ltd., London, 244 p.
- Franc, V. (in druk). Myrmecophilous beetles of Slovakia with special regard to their endangerment and perspectives of protection. Proc. Fourth Eur. Congress of Entomology, Gödöllő 1991.
- Franklin, J.F. & R.T.T. Forman, 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: Ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1(1): 5-18.
- Goodman, D., 1975. The theory of diversity-stability relationships in ecology. *The Quarterly Review of Biology* 50 (3): 237-266.
- Greenstone, M.H., 1984. Determinants of web spider species diversity; vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia* 62: 299-304.
- Helmer, W., 1983. Het Bentheimerwald, een bosecologische studie. RIN Leersum, intern rapport, 84 p.
- Koop, H., 1986. Omvormingsbeheer naar natuurlijk bos: een paradox? *Nederlands Bobouwtijdschrift* 58 (1/2): 2-11.
- Levins, R. & M. Wilson, 1980. Ecological theory and pest management. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 287-308.
- Mabelis, A., 1977. Artenreichtum von Ameisen in einigen Waldtypen. In: *Vegetation und Fauna* (Red. R. Tüxen), J. Cramer, Vaduz: 187-208.
- Mabelis, A., 1983. De betekenis van dood hout voor ongewervelde dieren. *Nederlands Bobouwtijdschrift* 55 (2/3): 78-85.
- Mabelis, A., 1986. Why do young queens fly? Proc. 3rd Eur. Congress of Entomology (H.H.W. Veltuis ed.), Amsterdam 1986, part 3: 461-464.
- Mabelis, A. & M. Soesbergen, 1989. Verspreiding van rode bosmieren in relatie tot grootte en isolatie van hun woongebieden. In: *Insectenfauna en Natuurbeheer* (W.N. Ellis ed.), *Wet. Med. KNNV* 192: 49-52.
- Mabelis, A. (in druk). Wood ants in fragmented woodlands. Proc. Fourth Eur. Congress of Entomology, Gödöllő 1991.
- Meerjarenplan Bosbouw, Beleidsvoornemen, 1984. Ministerie van Landbouw en Visserij/Staatsuitgeverij, 's-Gravenhage, 80 p.
- Murdoch, W.W., F.C. Evans & Ch. Peterson, 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53: 819-828.
- Opdam, P., 1987. De metapopulatie: model van een populatie in een versnipperd landschap. *Landschap* 4(4): 289-305.
- Pollard, E., 1982. Monitoring butterfly abundance in relation to the management of a nature reserve. *Biological Conservation* 24: 317-328.
- Schmitz, H., 1915. De Nederlandsche mieren en haar gasten. *Publ. Natuurhist. Genootschap in Limburg*: 93-238.
- Schwerdtfeger, F., 1981. Die Waldkrankheiten. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin: 486 p.
- Ten Houte de Lange, S.M., 1984. Ruimtelijke heterogeniteit en fauna, een literatuurstudie. *Landschap* 4(3):196-215.
- Turner, M.G., R.H. Gardner, V.H. Dale & R.V. O'Neill, 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos* 55: 121-129.
- Westhoff, V. & J.N. Westhoff-de Joncheere, 1942. Verspreiding en nestoecologie van de mieren in de Nederlandsche bosschen. *Med. van het Comité ter bestudering en bestrijding van insectenplagen in bosschen*. 9, 76 p.