

# Nederlandsch Boschbouw-Tijdschrift

OPRICHTER Dr J. R. BEVERSLUIS

Orgaan van de Nederlandsche Boschbouw Vereeniging

21e Jaargang

No. 2

Februari 1949

## Oorspronkelijke Bijdragen

### DE BODEMFAUNA IN ONZE BOSSEN (1)

door

J. VAN DER DRIFT

(Instituut voor toegepast biologisch onderzoek in de Natuur, Oosterbeek)

Weinig mensen zijn zich bij een wandeling door een bos met enigszins redelijke strooiselvertering ervan bewust, dat onder iedere voetstap die zij op het bodemdek zetten een zeer groot aantal organismen leven, organismen, waartoe niet alleen bacteriën en schimmels behoren maar ook een groot aantal dieren. De geringe afmetingen van deze laatste enerzijds en de verborgen levenswijze anderzijds zijn oorzaak dat zij zich lang niet in die belangstelling verheugen die andere leden van de dierlijke levensgemeenschap van het bos hebben. En toch hoe heel anders ziet een bos en vooral zijn bodemoppervlak eruit, wanneer niet een zeer veelsoortige levensgemeenschap onafgebroken zijn invloed op het bodemdek doet gelden. We kennen ze allen de bossen op de armste zandgronden, waar jaar na jaar het loof- of naaldstrooisel zich op dat van vorige jaren afzet en zonder belangrijke verandering jarenlang blijft liggen. Hier is het organisch leven in de bodem zeer eenzijdig en vrijwel beperkt tot destructieve schimmels, die de cellulose van het afgevallen blad aantasten en afbraakproducten met vrije zuurgroepen achterlaten, die een sterk remmend invloed hebben op de ontwikkeling van een harmonische levensgemeenschap in het strooisel. En juist die harmonische levensgemeenschap is het die door zijn levensprocessen de in het plantenmateriaal vastgelegde stoffen aantasten en in omloop houden. Deze stoffen blijven thans in een voor de planten onbereikbare vorm achter en kunnen slechts door ingrijpende maatregelen gemobiliseerd worden.

Het andere uiterste zien we in bossen waarin jaarlijks vallend strooisel in enkele jaren tijds verteert. Een rijk organisch leven waarin bacteriën en aardwormen een overheersende rol spelen maakt deze snelle omzetting mogelijk. Primaire oorzaak voor dit gunstig verloop is de rijkdom aan verwerende mineralen die adsorptiecomplexen leveren. Deze adsorbenten kationen der voedingszouten die bij de verwerking van het bodemmateriaal en de mineralisatie der organische afvalproducten vrijkomen, houden ze binnen de bewortelingszône van het vegetatiedek en handhaven een betrekkelijk hoge pH. Onder deze omstandigheden kan zich een organismengemeenschap ontwikkelen die de voedingsstoffen in om-

(1) Voordracht gehouden op de 19e Wetenschappelijke Cursus van de Nederlandsche Boschbouw Vereeniging te Wageningen op 15 October 1948.

loop houden en die samen met het adsorptiecomplex in de bodem deze voedingsstoffen voor uitspoeling beschermen.

Tussen deze beide uitersten van bosturf op zuivere kwartsgronden en vlotte, geleidelijke strooiselomzetting op voedselrijke gronden bevindt zich een heel spectrum van vormen van strooiselomzetting, die behalve door de chemische gesteldheid van de grond natuurlijk ook in sterke mate beïnvloed worden door de fysische eigenschappen daarvan, door klimaat, topographie, cultuurmaatregelen, en last but not least door de soorten waaruit de levensgemeenschap van het bos is samengesteld.

Op de eerste plaats is natuurlijk van belang het vegetatiedek dat de aard van het uitgangsmateriaal van de strooisellaag bepaalt. Van nog groter belang zijn echter de organismen die in de strooisellaag hun activiteit ontplooiën. Naast bacteriën, schimmels, algen en hogere planten zijn dit dieren die van protozoën tot gewervelde dieren in de bosbodem vertegenwoordigd zijn: de bodemfauna.

Het doel van ons onderzoek naar de bodemfauna is haar betekenis te leren kennen voor de levensgemeenschap van het bos: haar rol bij de kringloop van de stof, de afbraak van het strooisel en het in omloop houden van de voedingsstoffen, haar rol bij het handhaven of verbreken van het evenwicht in de levensgemeenschap, in het ene geval door het vormen van een biologische weerstand tegen de massale ontwikkeling van een enkele soort, in het andere geval door het zelf voortbrengen van soorten die het evenwicht bedreigen.

Dit doel is slechts bereikbaar wanneer we beschikken enerzijds over methoden om de bodemfauna quantitatief te analyseren en anderzijds over inzicht in de levensverrichtingen van de fauna en dit laatste ook zoveel mogelijk in quantitatief opzicht.

Zijn ons eenmaal samenstelling en levensverrichtingen van de fauna en daarmee haar betekenis voor het bos als levensgemeenschap bekend, dan kunnen we ons einddoel gaan nastreven: beïnvloeding van de bodemfauna op zodanige wijze dat deze ook in onze cultuurbossen optimaal bijdraagt tot de vorming van een harmonische levensgemeenschap met een regelmatige ongestoorde kringloop van de stof.

#### *Het begrip „bodemfauna”.*

Het is nuttig thans eerst te omschrijven wat we hier onder bodem en bodemfauna willen verstaan.

Onder bodem willen we verstaan het samengesteld geheel van doorworteld mineraal substraat inclusief het op- en ingebracht, afgestorven organisch materiaal.

Onder bodemfauna verstaan we, het deel van de dierlijke levensgemeenschap van het bos, dat voor kortere of langere tijd zijn woonplaats vindt in de bodem, ongeacht of de betrokken dieren hier actief zijn of de bodem uitsluitend benutten als rustplaats tijdens overwintering of verpopping.

Het is duidelijk dat de bodemfauna op deze wijze opgevat een gemeenschap is van wisselende samenstelling: Verpoppende en overwinterende dieren behoren slechts gedurende een korte periode tot de bodemfauna, soorten die slechts als larve de bodem bewonen kunnen tijdelijk gedurende het volwassen stadium in de bodemfauna ontbreken.

In de bodemfauna zijn alle stammen van het dierenrijk die aan een

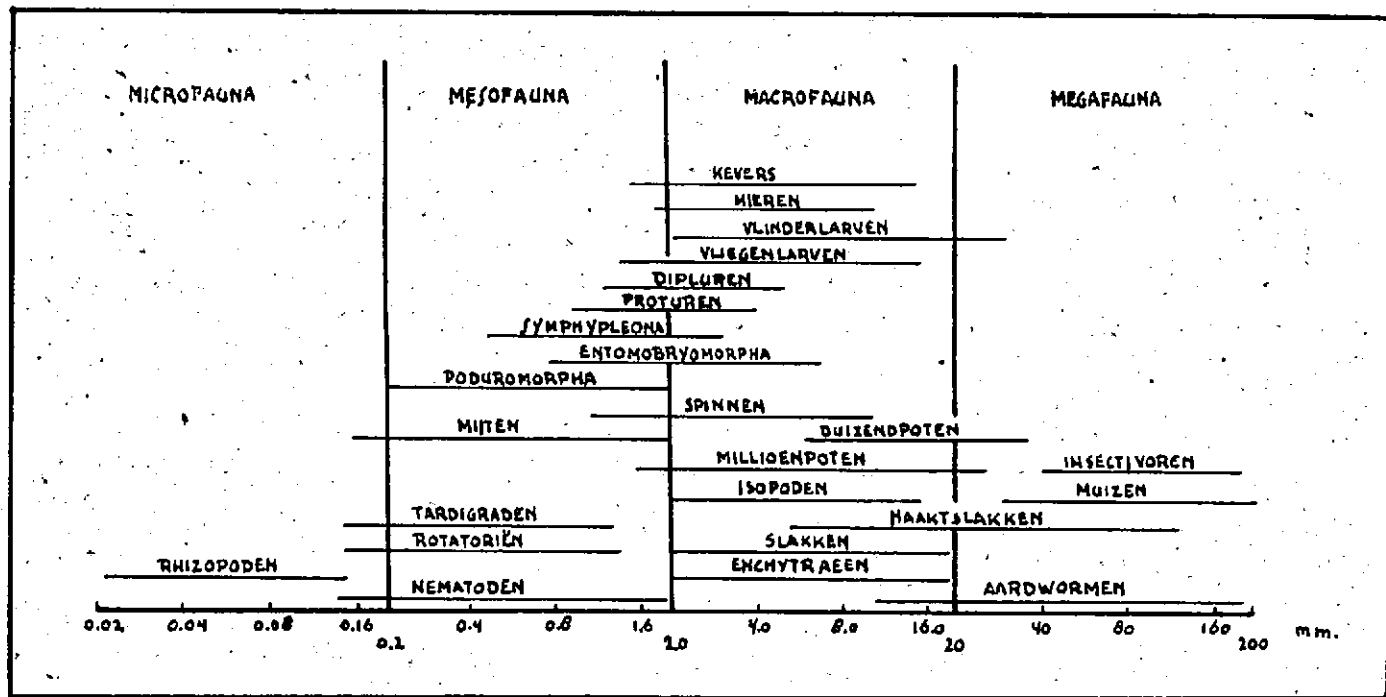


Fig. 1. Range van de lichaamsgrootten van de belangrijkste diergroepen van de bodemfauna.  
Symphyleona, Entomobryomorpha en Poduromorpha: drie groepen van springstaarten.



Fig. 2. Macrofauna uit 4 liter goed verterend beukenstrooisel: emelten (*Tipula scripta*), wormen (*Dendrobaena octoëdra*), miljoenenvormen (*Cylindrojulus silvarum*, rechts onder), duizendvormen (*Lithobius* sp.), isopoden (N. en W. van Centrum), hooiwagens (O. van Centrum), bastaardschorpioen (Z. van Centrum), kortschildkever (N.W. van Centrum).



Fig. 3. Enkele microarthropoden uit beukenstrooisel: springstaart (o a. boven het Centrum), Parasitidae (roofmijten) links boven en onder het midden, Oribatei (hoornmijten) N.O. en Z.W.

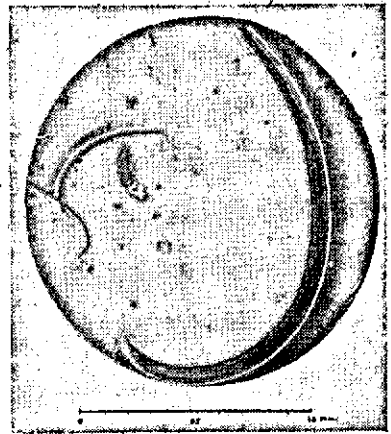


Fig. 4. Enkele nematoden van uiteenlopende grootte: N.W. van Centrum en rechts boven: tardigraden (mosbeertjes)

terrestrische levenswijze zijn aangepast vertegenwoordigd. Dit houdt in dat de lichaamsgrootten der dieren van enkele hondersten millimeters tot meer dan een decimeter variëren. Een overzicht van de variatie in grootte van de belangrijkste diergroepen geeft figuur 1, waarin op de horizontale as de lengten in mm in een logaritmische schaal zijn aangebracht.

Naar hun afmetingen kunnen we de fauna indelen in vier groepen: micro-, meso-, macro- en megafauna waarvan de grenzen zodanig gekozen

zijn dat de gemiddelde lengte in elke groep  $10 \times$  zo groot is als die in de voorgaande groep. De plaatsen der grenzen, resp. 0,2, 2 en 20 mm, werden min of meer in overeenstemming gebracht met de lengte afmetingen van de belangrijkste diergroepen. Zo behoren de rhizopoden geheel tot de microfauna, mosbeertjes, raderdiertjes, nematoden, poduromorphe springstaarten en proturen bijna uitsluitend tot de mesofauna, enchytraeën, isopoden, duizendpoten en millioenpoten, de meeste insecten en spinnen tot de macrofauna, de aardwormen en de vertebraten tot de megafauna. Een indruk van verschillende diervormen geven figuur 2—4.

We kunnen de bodemfauna ook uit andere gezichtspunten bekijken. Nemen we b.v. de gebondenheid van de soorten aan de bodem als levensmilieu, hun trouw, als uitgangspunt dan kunnen we op overeenkomstige wijze als de plantensociologie dit doet bij haar associaties, onderscheid maken tussen soorten die uitsluitend in de bodem of bepaalde lagen hiervan voorkomen (exclusieve soorten) en soorten die behalve hier ook op andere plaatsen normaal worden aangetroffen: naar gelang van de graad van gebondenheid: selectieven, preferenten of indifferenten. Bij verschillende mijten- en springstaartensoorten is dit laatste b.v. het geval. Behalve in de bovenste strooisellagen komen deze soorten op en onder boomschors en in de lage kruidenvegetatie voor.

De aanpassing van veel soorten aan de typische geaardheid van de bodem als levensmilieu is er echter oorzaak van dat veel soorten exclusieve bodembewoners zijn. Door de uiteenlopende levensomstandigheden in de verschillende lagen van de bodem ligt het voor de hand dat bepaalde soorten bij voorkeur of zelfs uitsluitend in bepaalde lagen van de bodem worden aangetroffen. In de edaphische (= bodem-) levensgemeenschap kunnen zo onderscheiden worden: echte grondbewoners (euedaphon), strooiselbewoners (hemiedaphon) en bewoners van het bodemoppervlak (epèdaphon).

De specialisatie kan nog verder gaan zodat verschillende soorten selectief of preferent aan een bepaalde laag van het strooisel zijn gebonden.

Dieren die in de bodem worden aangetroffen, maar hierin niet thuis horen en door een of andere oorzaak hierin terecht zijn gekomen worden geoxenen genoemd. Voorbeelden zijn door regen of wind naar beneden gevallen bewoners van de boomkronen: mijten, kevers, rupsen.

Ook de gebondenheid aan de bodem van het individu gedurende zijn ontwikkeling kan als indelingsprincipe beschouwd worden. Een exclusieve bodembewoner b.v. hoeft niet in al zijn ontwikkelingsstadia aan de bodem als levensmilieu gebonden te zijn. Is dit wel het geval dan spreken we van geobionten. Wormen, duizendpoten en talrijke keversoorten zijn hier enkele voorbeelden van. Dat deze volledige gebondenheid aan de bodem zijn consequenties heeft b.v. bij de uitbreiding van het woongebied is duidelijk. Door de meestal langzame voorbeweging van deze soorten heeft de vestiging op nieuwe daartoe geschikte terreinen slechts langzaam plaats. In de Wieringermeer werd b.v. de uitbreiding van het woongebied van enkele wormensoorten op  $\pm 1\frac{1}{2}$  m per jaar vastgesteld.

Brengt een soort slechts een deel van zijn levenscyclus in de bodem door dan wordt hij tot de geophielen gerekend. Vliegenlarven, ritnaalden, vlinderpoppen, overwinterende imagines van wantsen, kevers e.a. behoren tot deze groep.

Tenslotte kunnen we de bodemfauna indelen naar de voedselrelaties. In grote trekken onderscheiden we :

aphagen, dieren die in het geheel niet eten; overwinteraars, poppen.

Zij hebben in de levensgemeenschap alleen betekenis als voedsel voor roofdieren en parasieten.

phytophagen, dieren, die zich voeden met levende plantendelen. In de bodem kunnen we van deze groep alleen worteleeters of rhizophagen verwachten.

saprophagen of detritus eters, die hun voedsel vinden in afgestorven plantendelen. In deze groep hoort uiteraard het grootste deel van de bodemfauna thuis.

predatoren, soorten die van roof leven en zich daarbij heel vaak weinig gespecialiseerd tonen.

parasieten en parasitoiden: die ook ten koste van andere levende dieren leven, maar vaak wel sterk gespecialiseerd zijn.

fungivoren of schimmeleters vormen ook een belangrijk deel van de bodemfauna. Fungivorie is heel vaak gecombineerd met saprophagie.

necrophagen leven van dierlijk aas en hebben in dit opzicht een zeer belangrijke sanitaire functie in de levensgemeenschap.

coprophagen voeden zich met excrementen van andere dieren.

Uit deze opsomming blijkt hoe verschillend de voedingswijzen van de bodemfauna zijn. Nog ingewikkelder wordt de zaak echter doordat er maar weinig soorten zijn die zich tot een enkele voedingswijze beperken. Ritnaalden b.v. kunnen zich behalve met afvalstoffen ook met levende wortels en zelfs met dierlijke stoffen voeden, van emelten geldt hetzelfde en zo zijn er talrijke voorbeelden. Toch zijn de meeste dieren op grond van hun overheersende voedingswijze wel bij een van de bovengenoemde groepen in te delen en voor het verkrijgen van een inzicht in de betekenis van de bodemfauna in zijn geheel en de samenstellende soorten afzonderlijk is dit ook noodzakelijk.

Willen we ons inzicht in de levensgemeenschap echter verdiepen dan kunnen we niet stil blijven staan bij soortenlijsten en algemene voedselrelaties, maar dan moeten we zowel de fauna als de verrichtingen van deze fauna in quantitief opzicht bestuderen. Het ligt voor de hand dat we ons hierbij moeten beperken. Vooral die soorten zullen in onze belangstelling staan die zich door hun talrijkheid en hun levenswijze als bijzonder belangrijk in de levensgemeenschap onderscheiden. Ongetwijfeld zullen ook de minder talrijke soorten tesamen een belangrijk effect hebben in het huishouden van de samenleving. In het algemeen verloop hiervan, zoals dit door de soorten met de grootste bevolkingsdichtheid wordt bepaald, zullen ze slechts een ondergeschikte wijziging kunnen brengen.

#### *Quantitatieve Analyse.*

Hoe kunnen we deze veelzijdig samengestelde bodemfauna zo sterk variërend in grootte, lichaamsvorm en levenswijze quantitatief analyseren?

Een quantitatieve analyse kan op twee verschillende wijzen bedreven worden.

De eerste manier is die van het vergelijkend quantitatief onderzoek.

Uitgangspunt hierbij is dat men dezelfde onderzoeksmethoden toepast op verschillende terreinen of in hetzelfde terrein op verschillende tijden en de resultaten van deze onderzoekingen met elkander vergelijkt. De methoden hoeven er dus niet op gericht te zijn alle exemplaren van een soort in handen te krijgen. Voorwaarde is echter dat de onderzoekingen plaats hebben onder volkomen gelijke omstandigheden en in terreinen waarin de toegepaste methoden vergelijkbaar zijn. Aan deze voorwaarden is vaak moeilijk te voldoen.

Wil men b.v. de fluctuaties van een bepaalde soort in een bos in de verschillende jaargetijden onderzoeken dan kan men daartoe op bepaalde tijden een oppervlakte-eenheid in het bos afzoeken. De weersomstandigheden in de verschillende jaargetijden zijn echter heel anders en beïnvloeden de activiteit van de dieren. Wordt deze gunstig beïnvloed dan zullen t.g.v. de grotere activiteit de dieren gemakkelijker opvallen en daardoor in grotere aantallen gevangen worden. De verhoudingen der vangsten spiegelen dan niet alleen de fluctuatie in dichtheid, maar ook de fluctuatie in activiteit af.

Wil men twee gelijktijdig uitgevoerde tellingen van een strooiselbewoner in twee bossen met sterk verschillend bodemdek met elkaar vergelijken dan moet men rekening houden met het feit dat de tellingen in een bos met een dunne strooisellaag het werkelijk voorkomende aantal dieren veel beter benaderen dan tellingen in een 10 cm dikke ruwe humuslaag.

Behalve van tellingen per oppervlakte-eenheid kan men bij een vergelijkend kwantitatief onderzoek ook de tellingen per tijdseenheid verrichten. In nog sterkere mate dan bij tellingen per oppervlakte-eenheid speelt hierbij de ervaring en de concentratie van de onderzoeker een belangrijke rol.

De tweede manier is die van het absoluut kwantitatief onderzoek. Hierbij moeten we van elke toegepaste methode de doelmatigheid kennen. In het algemeen richten we ons bij dit onderzoek bij voorkeur op die methode die ons een zo groot mogelijk aantal van de aanwezige dieren van de onderzochte groep van de fauna in handen geven. Over de wijze waarop de doelmatigheid van een bepaalde methode onderzocht kan worden komen we straks terug.

Het voordeel van het absoluut kwantitatief onderzoek boven het vergelijkende kwantitatief onderzoek is duidelijk. Alleen door absolute dichtheidsgegevens zullen we in staat zijn het huishouden van een levensgemeenschap te bestuderen. Zelfs al is het nog niet mogelijk de doelmatigheid van alle methoden vast te stellen dan heeft nog de bewuste keuze van de meeste effectieve methode het voordeel dat deze ons minimumwaarden van de dichtheid van de fauna geeft die de werkelijkheid nog wel niet ten volle maar dan toch in aanzienlijke mate benaderen.

Absoluut kwantitatief onderzoek van de bodemfauna heeft dus tot doel de populatiedichtheid van de soorten waaruit deze bodemfauna is samengesteld te leren kennen. Voor de grootste dieren, de vertebraten biedt een dergelijk onderzoek grote moeilijkheden. De enige mogelijkheid is het toepassen van de Lincolnindex-methode. Op deze methode komen we nog terug. Voor de kleinere dieren, meso- en macrofauna, is een onderzoek van steekmonsters mogelijk.

In principe is het mogelijk om de grote elementen van de macrofauna

op directe wijze door telling in monsters van bepaalde grootte vast te stellen: In de practijk blijken de resultaten hiervan echter zo onbevredigend, dat deze overigens voor de hand liggende methode voor het bepalen van absolute dichtheden onbruikbaar is. De oorzaken hiervan zijn gelegen in de zeer complexe aard van de strooisel- en humuslagen enerzijds en in de lichtschuwheid, de grote spelheid en de onopvallende kleuren en vormen van de bodemfauna anderzijds. Voor diergroepen waarvoor deze laatste bezwaren niet gelden of waarvoor een indirecte methode niet uitvoerbaar is kan of moet de directe wijze van onderzoek worden toegepast. Dit is b.v. het geval met mierenkolonies die door hun betrekkelijke grootte en immobiliteit op oppervlakken van  $10 \times 10$  m geteld kunnen worden (Quispel, Westhof) en met vlinderpoppen en slakken die niet door middel van kunstgrepen quantitatief te verzamelen zijn. We zullen in deze laatste gevallen altijd rekening moeten houden met soms belangrijke afwijkingen van de werkelijke dichtheden.

In het algemeen zijn we voor quantitatief onderzoek van micro-, meso- en macro-fauna op indirecte methoden aangewezen.

Voor we ingaan op deze indirecte verzamelmethode moeten we de aard en de grootte van de monsters beschouwen.

Wat betreft de aard van de monsters hebben we de keuze uit monsters met gelijk oppervlak en monsters met gelijk volume.

Daar de dieren, waarom het bij het onderzoek van deze monsters gaat niet op maar in de strooisellaag leven is het voor de vergelijking van hun populatiedichtheid noodzakelijk deze dichtheid per eenheid van volume uit te drukken. Het eenvoudigst is het dus de quantitatieve bepalingen te verrichten in monsters van een bepaald volume. Ook al kunnen we het volume van een monster van een bepaald oppervlak vrij nauwkeurig bepalen, toch kunnen de aantallen, vastgesteld in het monster pas na omrekening op eenzelfde volume vergeleken worden. Een voordeel hebben oppervlaktemonsters, wanneer we voor quantitatieve berekeningen (b.v. strooiselverbruik per  $m^2$ ) toch het gemiddeld aantal per eenheid van oppervlakte moeten kennen. Bij een bekende gemiddelde dikte van de strooisellaag of door het bepalen van het oppervlak dat een monster van bepaald volume inneemt, zijn de dichtheden per volume-eenheid om te rekenen tot aantallen per oppervlakte-eenheid. Het benaderend karakter van de meeste eindberekeningen laat de onnauwkeurigheid van de omrekening meestal wel toe.

De grootte van de monsters is op de eerste plaats afhankelijk van de lichaamsgrootte van de onderzochte diergroep. Daar de gemiddelde lichaamslengten van micro-, meso- en macrofauna zich verhouden als 1 : 10 : 100, verhouden de gemiddelde lichaamsvolumina van in vorm overeenkomende dieren zich als 1 : 1000 : 1.000.000 en zullen ook de monsters waarin deze drie groepen onderzocht worden zich tot elkaar in dezelfde orde van grootte moeten verhouden: worden de monsters voor de microfauna uitgedrukt in  $mm^3$  dan is dit voor de mesofauna in  $cm^3$  en voor de macrofauna in  $dm^3$ .

Daarnaast dienen de monsters een zodanige grootte te hebben, dat de soortensamenstelling van de onderzochte diergroep er voldoende in tot uitdrukking komt en dat het technisch mogelijk is de betrokken soorten er quantitatief in te verzamelen.

Voor de mesofauna bleek  $40\text{ cm}^3$  een bevredigende grootte, voor de



macrofauna werden de monsters op 4 dm<sup>3</sup> gesteld. Om uit de steekmonsters een beeld van de fauna te kunnen vormen moeten de monsters liefst in een zo groot mogelijk aantal parallellen genomen worden, zodat statistische bewerkingsmethoden erop kunnen worden toegepast.

Het is van belang hier even op de bemonsteringstechniek in te gaan.

De uiteenlopende geaardheid van de lagen die we in de bosbodem kunnen onderscheiden maakt het a priori waarschijnlijk dat de fauna in de verschillende lagen ook verschillend is samengesteld. Voor een juist beeld van de kwantitatieve samenstelling van de fauna is het dus nodig alle lagen apart te onderzoeken. Zo werd bij een onderzoek naar de dierlijke levensgemeenschap in de bodem van een beukenbos het organisch bodemdek in vier lagen onderscheiden: de jongst gevallen strooisellaag of Fo (afgeleid van het Zweedse woord förna, dat strooisel betekent), de een-jaar oude strooisellaag F<sub>1</sub>, de meer dan een jaar oude strooisellaag de Fx-laag, en tenslotte de humuslaag grotendeels bestaande uit zwarte amorphe humus, de H-laag. Van de zandbodem werd slechts de bovenste laag onderzocht, die enigszins met humus verrijkt was en waartoe de bodemfauna voor zover deze het organisch bodemdek verlaat, zich beperkt. Het nemen en afmeten van de monsters had plaats met behulp van maatdozen van resp. 40 cm<sup>3</sup> en 4 dm<sup>3</sup> inhoud. Materiaal uit een bepaalde homogene laag werd voorzichtig in de maatdoos gedaan zodanig dat geen holtes tussen het materiaal achterbleven. De luchtdroge gewichten van deze monsters gaven duplicerende waarden zodat de monsters zondermeer onderling vergeleken konden worden.

Wat zijn nu de verzamelmethoden die op de monsters van verschillende grootten worden toegepast?

De onderzoeksmethode van de microfauna, waartoe uitsluitend de rhizopoden behoren, berust op het opslibben van monsters waarvan een klein gedeelte microscopisch wordt onderzocht.

Voltz kon op deze wijze in een vochtig eiken-haag-beukenbos tot ± 20.000 thecamoeben per cm<sup>3</sup> vast stellen. In een grove dennenopstand bedroeg dit aantal maximaal 7200. Het onderzoek van strooiselmonsters levert bij deze techniek grote moeilijkheden. De grote aantallen waarin deze dieren voorkomen, hun snelle ontwikkeling en grote fluctuaties maken een kwantitatief onderzoek naar deze groep echter zeer noodzakelijk.

Een methode, waarbij een zeer groot aantal groepen van de meso- en macrofauna kwantitatief of vrijwel kwantitatief gevangen wordt is de uitdrogingsmethode volgens Tullgren. Hierbij wordt het monster op een zeef met een maaswijdte die afhankelijk is van de te vangen dieren uitgespreid. Deze zeef bevindt zich in een trechter, waarboven kooldraadlampen het bodemmonster licht verwarmen, (max. 30° C). Hierdoor droogt het monster geleidelijk van boven naar beneden uit. Bijna de gehele fauna tracht deze uitdroging te ontgaan door naar beneden te kruipen. Ze vallen hierbij tenslotte door de zeef en worden via de trechter in een verzamelglasje met een dodende en conserverende vloeistof opgevangen.

Alle dieren die door een exoskelet van chitine tegen lichte uitdroging bestand zijn — en hiertoe behoort het merendeel van de groepen van meso- en macrofauna — worden op deze wijze voor een hoog percentage

gevangen. Voor verschillende mijten, springstaarten, duizendpoten en kevers werden percentages van 90—100 vastgesteld.

Om deze nauwkeurigheid te bepalen werden strooisel- en humusmonsters in Tullgren-apparaten uitgezeefd en de dieren levend gevangen. Nadat alle dieren uit de monsters verdreven waren en dit door herhaling gecontroleerd was, werden de monsters door bevochtigen weer in normale conditie gebracht en de levende dieren naar de soorten geteld weer in de monsters vrijgelaten. Na enige dagen werden de monsters met de bekende bevolking opnieuw uitgedroogd en de gevangen dieren geteld. Eén omstandigheid blijft altijd een belemmering voor het vaststellen van de juiste aantallen. Tijdens de overgang van het ene ontwikkelingsstadium in het volgende, de vervelling, zijn de meeste arthropoden in een toestand, waarin zij niet op uitwendige omstandigheden reageren. Deze phase is echter ten opzichte van de normale bewegelijke toestand van korte duur terwijl het mogelijk is dat de temperatuurverhoging in het monster de duur hiervan nog vermindert. De tekorten hierdoor veroorzaakt zijn waarschijnlijk van ondergeschikt belang.

Ook de grotere wormensoorten zijn in staat de uitdroging van het substraat te ontvluchten, maar leveren soms moeilijkheden doordat zij in de trechter achterblijven en verdrogen. Door controle der trechters zijn de aantallen hiervan echter nog steeds vast te stellen. In de monsters van 4 dm<sup>3</sup> werden aanzienlijke verliezen vastgesteld van groepen waarvan de lichaamsgrootte juist ligt op het overgangsgebied tussen meso- en macrofauna dus 1—3 mm. Blijkbaar zijn deze dieren niet in staat aan de uitdroging in de  $\pm$  4 cm dikke laag te ontkomen en verdrogen ze in het monster. Doordat deze dieren in de 40 cm<sup>3</sup> monsters te weinig talrijk voorkomen is het voor deze groepen gewenst monsters van tussenliggende grootte te gebruiken b.v. 400 cm<sup>3</sup>.

De kleinere wormen, enchytraeën, nematoden, raderdiertjes en mosbeertjes worden slechts in zeer geringe aantallen of geheel niet in de vangstresultaten aangetroffen: zij verdrogen en gaan daarbij in een anabiotische toestand over of kapselen zich in waardoor ze tegen ongunstige omstandigheden beschermd zijn. Om van deze groepen de kwantitatieve verhoudingen te leren kennen, dompelen we de monsters, gewikkeld in een stuk fijnmazig kaasdoek, in een met water gevulde trechter. Vooral het aantal aaltjes, dat zich in de loop van enkele dagen uit het materiaal loswerkt en in de trechters naar beneden zakt is enorm groot. Bij een serie waarnemingen in 40 cm<sup>3</sup> monsters beukenhumus varieerde het tussen 1250 en 2700. Het aantal enchytraeën, rotatoriën en tardigraden bedroeg slechts enkele tientallen. Voor enchytraeën, die aanmerkelijk groter zijn dan de overige groepen, duidt dit echter op een zeer grote bewoningsdichtheid. Ook deze groep kan beter in monsters van tussengelegen grootte b.v. 400 cm<sup>3</sup> bestudeerd worden.

De doelmatigheid van de methode voor deze dieren kon nog niet worden nagegaan zodat niet valt te zeggen hoe het aantal gevangen dieren zich verhoudt tot het aantal aanwezige dieren. De vastgestelde minimaantallen zijn vaak echter al zo hoog dat de betekenis van deze dieren in de levensgemeenschap aanzienlijk moet zijn.

De macrofauna wordt verzameld in monsters van 4 dm<sup>3</sup>. Hoewel dit volume voor dieren van deze grootte (2—20 mm) in vergelijking met

het volume van de monsters voor de mesofauna  $10 \times$  zo klein is, worden de talrijkste soorten regelmatig, zij het in niet grote aantallen, aangetroffen. Voor de regelmatig verspreide soorten met grote dichtheid is deze grootte dus voldoende. Soorten met een geringer dichtheid worden sporadisch in de monsters aangetroffen en uit hun aantallen is hun bevolkingsdichtheid onmogelijk af te leiden. In het algemeen zullen deze dieren als gevolg van hun geringe dichtheid slechts een weinig belangrijke rol spelen in de levensgemeenschap. Een uitzondering vormen de zeer actieve en vraatzuchtige grotere loopkevers, aaskevers en kortschildkevers en wolfspinnen.

Voor het kwantitatief onderzoek van deze soorten werd een methode uitgewerkt die gebaseerd is op de activiteit van deze dieren in de voortplantingstijd en bij het zoeken naar prooidieren.

In het terrein van onderzoek worden op onderlinge afstanden van b.v. 10 m blikken bussen ingegraven. Bij het snel rondlopen van kevers en spinnen over de bosbodem valt een deel der dieren in de bussen en kan hieruit niet ontvluchten. Indien we zouden weten welk deel van de rondlopende fauna in de bussen valt, dus ook weer hoe groot de doelmatigheid van de methode is, dan zouden we uit de vangsten de absolute dichtheid kunnen berekenen.

Het is zonder meer duidelijk dat deze methode meer dan de zoeven besproken uitdrogingsmethode voor verschillende soorten een zeer verschillende doelmatigheid van vangen zal hebben. Snelle bewegelijke soorten zullen in grotere mate gevangen worden dan trage soorten; grote soorten in sterker mate dan kleine soorten. Voor elke soort, waarvan we de dichtheid willen bepalen zullen we dus afzonderlijk het percentage moeten vaststellen dat in de bussen gevangen wordt.

Dit heeft plaats met behulp van de z.g.n. Lincolnindex. Op het proefterrein worden van de soorten waarvan we de dichtheid willen bepalen een groot aantal dieren, die tevoren gevangen en gemerkt werden, vrijgelaten. Gedurende een of twee weken worden gemerkte en ongemerkte dieren gevangen. Indien nu aan bepaalde voorwaarden voldaan wordt, mogen we het percentage van de autochtone dieren, dat gevangen is gelijk stellen aan het percentage dat van de gemerkte dieren is teruggevangen. Deze laatste verhouding, de Lincolnindex, is bekend en ook het totaal aantal gevangen ongemerkte dieren zodat hieruit de populatiedichtheid is te berekenen.

De voorwaarden waaraan hierbij voldaan moet worden zijn:

1. dat de vrijgelaten dieren zich volkomen normaal gedragen;
2. dat ze het terrein van onderzoek niet verlaten;
3. dat er geen nieuwe dieren tijdens het onderzoek uitkomen of dieren van buiten het proefterrein aangelokt worden.

Door ervaring en onderzoek is gebleken dat bij een aantal soorten aan deze voorwaarden in voldoende mate voldaan wordt. Het ontbreken van een stijging in de waarde van de verhouding tussen nieuwe vangsten en terugvangsten is hier het bewijs voor.

Niet voor alle soorten is deze methode echter toe te passen. Soorten waarvoor de doelmatigheid zeer gering is (b.v. kleine soorten) worden in te gering aantal gevangen om voldoende dieren te kunnen merken. Enkele zeer bewegelijke soorten (b.v. de grote Carabussoorten) verlaten het proefterrein en vallen dus ook buiten deze methode. Bij wolfspinnen

is de grote moeilijkheid zonder beschadiging een blijvende merkteken aan te brengen.

Het kwantitatief onderzoek van de bodemfauna geeft ons inzicht in talrijke vraagstukken: horizontale verspreiding, verticale verspreiding, seizoenfluctuaties en de invloed van klimatologische factoren hierop. In sommige gevallen kunnen we uit de gegevens gevolgtrekkingen maken betreffende levenscyclus en ontwikkelingsduur. Dit alles wat betreft soorten. Daarenboven geeft het ons inzicht in de uiterst gecompliceerde samenstelling van de dierlijke levensgemeenschap, bestaande uit soorten van zodanig uiteenlopende grootten dat deze voor een groot deel geheel buiten elkaars directe beïnvloeding leven: micro-, meso- en macrofauna.

Het is niet mogelijk op al deze kwesties hier uitvoerig in te gaan. In het algemeen blijkt de macrofauna in bossen met een geleidelijke strooiselomzetting zowel kwalitatief als kwantitatief rijker vertegenwoordigd te zijn dan in bossen met een stagnerende strooiselomzetting. In deze laatste neemt ook de mesofauna een belangrijke plaats in.

Daar ons eerste doel bij het onderzoek was de strooiselfauna in bossen met langzame strooiselomzetting te leren kennen is hiervan ons inzicht het meest volledig.

Enkele resultaten van een uitvoerig onderzoek in een 80-jarig beukenbos zonder ondergroei en met een goed gedifferentieerde strooisellaag mogen hier genoemd worden.

De horizontale verspreiding der meeste soorten blijkt in dit bos betrekkelijk gelijkmatig, hoewel de dichtheid van plaats tot plaats sterk kan variëren. Enkele soorten maken een uitzondering. Zo blijken b.v. enkele springstaarten plaatselijk in vrij grote dichtheden voor te komen. Dit is verklaarbaar uit het feit dat verschillende springstaartensoorten vraat- en vervellingsgezelschappen vormen (Strebel). Ook de kleine duizendpoten, de Geophilidae, komen soms plaatselijk in vrij grote dichtheid voor. Het opvallendst is deze plaatselijke concentratie bij verschillende vliegenlarven b.v. *Lycoria sociata* en *Bibio hortulans*, die in kolonies van enkele honderden tot duizenden exemplaren kunnen voorkomen.

De horizontale verspreiding van kevers en spinnen blijkt vaak allern minst homogeen te zijn. Verschillende loopkevers blijken hun grootste dichtheid te hebben op plaatsen met een los bodemdek. Wolfspinnen concentreren zich voornamelijk op lichte plaatsen en langs de randen van een opstand.

De verdeling der soorten over de verschillende lagen van het bodemdek is afhankelijk van de geschiktheid van de betrokken laag als levensmilieu. Voeding, temperatuur, licht en vooral vochtigheid spelen hier een belangrijke rol. Alle soorten blijken een specifieke verspreiding in verticale richting te bezitten, die echter door klimaatsfactoren als droogte en vorst sterk gewijzigd kan worden. Hierbij zien we in het algemeen dat die soorten der microarthropoden die hun optimum hebben in de bovenste strooisellaag minder sterk beïnvloed worden door deze klimaatsfactoren dan soorten die hun optimum hebben in de diepere strooisellagen. Ook door de laatste soorten wordt echter het organische bodemdek niet verlaten.

De fluctuaties in aantallen gedurende het verloop van het jaar worden veroorzaakt door geboorte en sterfte van dieren. Bij de macrofauna is

de geboorte meestal beperkt tot een of enkele perioden gedurende het jaar: de jongste stadia treden slechts gedurende een beperkt deel van het jaar op; bij vele microarthropoden heeft eiproductie gedurende het hele jaar plaats, misschien met uitzondering van perioden van grote droogte en strenge koude, wanneer ook de ontwikkeling der jeugdige stadia veel langzamer verloopt. Zowel bij mijten als springstaarten zien we dan ook gedurende het hele jaar dieren van alle ontwikkelingsstadia naast elkaar voorkomen.

Ook bij millioenpoten treffen we het hele jaar larven aan. Dit is echter een gevolg van de langzame ontwikkeling van deze dieren. Vliegen- en keverlarven worden ook afhankelijk van hun ontwikkelingssnelheid het gehele jaar door of slechts gedurende een deel van het jaar aangetroffen.

Een indruk van de dichtheid van verschillende soorten van meso- en macrofauna in het betrokken beukenbos geeft het volgende overzicht:

Mesofauna	aantallen per 40 cm <sup>3</sup>				aantallen per m <sup>2</sup> , alle lagen
	Fo	F1	Fx	H	
Nothrus silvestris (mijt)	9	15	108	41	58000
Platynothrus peltifer (mijt)	8	5	1	—	2600
Pseudotritia minima (mijt)	—	—	3	27	5800
Oribatei (hoornmijten) totaal	36	111	326	160	210000
Overige mijten	26	67	72	35	55000
Springstaarten totaal	24	50	77	50	58000
Macrofauna	aantallen per 40 dm <sup>3</sup>				aantallen per m <sup>2</sup> , alle lagen
	Fo	F	H	Al	
Dendrobaena octoëdra (worm)	16	61	19	2	30
Geophilidae (duizendpoten)	—	18	131	172	172
Cylindrojulus silvarum (millioenenpoot)	9	52	95	22	88
Staphylinidae larv. en im. (kortschildkevers)	102	295	177	50	224
Athous subfuscus larv. (ritnaald)	2	49	254	121	218
Fannia spec. (vliegenlarve)	10	14	3	2	8

Wordt vervolgd.