

1992

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek

Bosjes in het cultuurlandschap als ecologische eilanden voor ongewervelden; de rol van oppervlakte en isolatie

A.A. Mabelis & M.C. van Velden

ibn-dlo



**Bosjes in het cultuurlandschap als ecologische eilanden voor ongewervelden;
de rol van oppervlakte en isolatie**

A.A. Mabelis & M.C. van Velden

RIN-rapport 92/9

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)

Leersum

1992

INHOUD

VOORWOORD

1	INLEIDING	5
1.1	Vraagstelling en doel	5
1.2	Keuze van soortengroepen	6
2	MATERIAAL EN METHODE	9
2.1	Het onderzoekgebied	9
2.2	Bemonsteringsmethoden	9
2.3	Habitat- en omgevingsvariabelen	12
2.4	Determinatie	12
2.5	Analyse van de gegevens	14
3	RESULTATEN	16
3.1	Loopkevers	16
3.1.1	Verspreiding van soorten	16
3.1.2	Multipele regressieanalyse	18
3.1.3	Analyse op soortniveau	27
3.1.4	Samenvatting en conclusies	30
3.2	Miljoenpoten	31
3.2.1	Inleiding	31
3.2.2	Verspreiding van soorten	31
3.2.3	Multipele regressieanalyse	36
3.2.4	Discussie	36
3.3	Duizendpoten	37
3.3.1	Inleiding	37
3.3.2	Verspreiding van soorten	37
3.3.3	Multipele regressieanalyse	39
3.3.4	Discussie	39
3.4	Pissebedden	40
3.4.1	Inleiding	40
3.4.2	Verspreiding van soorten	41
3.4.3	Multipele regressieanalyse	44
3.4.4	Discussie	44
3.5	Huisjesslakken	45

3.5.1	Inleiding	45
3.5.2	Verspreiding van soorten	46
3.5.3	Multipele regressieanalyse	46
3.5.4	Discussie	48
3.6	Mieren	48
3.6.1	Inleiding	48
3.6.2	Verspreiding van soorten	50
3.6.3	Multipele regressieanalyse	51
3.6.4	Discussie	54
4	SAMENVATTING EN CONCLUSIES	55
5	LITERATUUR	61
	DANKWOORD	68

1 INLEIDING

1.1 Vraagstelling en doel

In kleinschalige agrarische cultuurlandschappen zijn landbouwgronden verweven met min of meer natuurlijke landschapselementen, zoals bosjes, houtwallen, houtsingels, hagen en wegbermen. De soortensamenstelling van deze kleine elementen verschilt sterk van die van de aangrenzende landbouwgronden. De laatste decennia is er een sterk groeiende belangstelling voor de functies van deze elementen.

Er kunnen drie soorten biologische functies aan de elementen worden onderscheiden:

1. Habitatfunctie: een soort leeft tijdelijk of constant in het element en komt daar tot reproductie.
2. Refugiumfunctie: een soort leeft voornamelijk in het cultuurland, maar gebruikt het element als overwinteringsgebied of als tijdelijk uitwijkgebied.
3. Corridorfunctie: een soort gebruikt het element om zich te verplaatsen van de ene naar de andere habitatplek.

Bij planologische diensten en de Landinrichtingsdienst is een grote behoefte aan ecologische gegevens ten behoeve van de planvorming. Verwacht wordt dat met behulp van de resultaten van het onderzoek aan kleine landschapselementen voorspellingen kunnen worden gedaan over de effecten van ingrepen in het landschap op de overlevingskansen van soorten. Mede op grond van deze voorspellingen kunnen inrichtingscriteria worden ontwikkeld.

De afdeling Landschapsecologie van het RIN is in 1986 een onderzoek gestart naar de betekenis van kleine landschapselementen in het cultuurlandschap voor populaties van planten en dieren. In dat jaar werd ook een studiedag aan dit onderwerp gewijd (Opdam et al. 1986).

Het onderzoek naar de ecologische betekenis van kleine landschapselementen kan op drie verschillende manieren worden aangepakt:

1. **Patroononderzoek:** onderzoek naar de verspreiding van organismen, dat wil zeggen het interpreteren van verspreidingspatronen met behulp van landschapsvariabelen. Dit kan leiden tot hypothesen over processen die in het betreffende landschap werkzaam zijn met het oog op de overlevingskansen van plant- en dierpopulaties.
2. **Procesonderzoek:** onderzoek naar de dynamiek van geïsoleerde populaties in een cultuurlandschap (extinctie, dispersie en kolonisatie).
3. **Simulatieonderzoek:** onderzoek naar de relatieve betekenis van diverse

relevant geachte parameters en naar mogelijke consequenties van hun wisselwerking op lange termijn.

Door de afdeling Landschapsecologie worden de volgende soortengroepen onderzocht: broedvogels, kleine zoogdieren, ongewervelden en besdragende heesters. Het onderzoek aan ongewervelden beperkt zich tot dusverre tot patroononderzoek. De vraag is of de grootte en de ligging van bosjes in een cultuurlandschap van invloed is op de kans van het voorkomen van bossoorten.

1.2 Keuze van soortengroepen

Van alle everttebratengroepen werd de bruikbaarheid voor het onderzoek nagegaan. De volgende criteria zijn hierbij gehanteerd:

1. Aantal soorten per diergroep dat in houtwallen en bosjes kan worden verwacht op grond van beschikbare literatuurgegevens: inventarisaties van houtwallen in Sleeswijk-Holstein (Tischler 1948), in de omgeving van Gorssel (Mörzer Bruyns 1947), in Friesland (Fokkema 1978), in Z.W.-Duitsland (Zwölfer et al. 1984) en inventarisaties van bosjes in Sleeswijk-Holstein (Tischler 1958) en in W.-Duitsland (Mader 1981). Van een diergroep moeten minimaal 5 soorten in een element voor kunnen komen om in aanmerking te komen voor onderzoek.
2. Van diergroepen waarvan niets bekend is over het voorkomen in bosjes en houtwallen is het aantal inheemse soorten, volgens Chinery (1975), als criterium genomen.
3. Inventarisatiemethode. De diergroep moet op een standaardmanier bemonsterd kunnen worden.
4. Dispersiecapaciteit. Tenminste een deel van de soorten van een diergroep moet over een gering dispersievermogen beschikken.
5. Seizoensperiodiciteit. Bij een beperkte monsterperiode is het van belang te weten in welk deel van het seizoen de vangkans van de soorten het grootst is.

De gegevens van de diverse everttebratengroepen zijn samengevat in tabel 1. Op grond van bovenstaande criteria is het niet eenvoudig om voor èèn groep te kiezen. Het leek ons dan ook het meest verantwoord om voor meerdere groepen te kiezen die met èèn vangmethode te inventariseren zijn. De methoden die het meest frequent in de tabel voorkomen zijn: sleepnet, kloppen, vangpotten en het nemen van grond- en strooiselmonsters. Van deze methoden lijkt het gebruik van vangpotten het minst arbeidsintensief. Deze methode is goed standaardiseerbaar, evenals het nemen van strooiselmonsters. De keuze viel op het gebruik van vangpotten voor het inventariseren van op

GROEP/ORDE	AANTAL SOORTEN IN BOSELEMENT	BRON	AANTAL SOORTEN IN BEL/NED	INVENTARISATIE METHODE	DISPERSIE CAPACITEIT	SEIZOENS- PERIODICITEIT	OPMERKINGEN
Franjestaarten	X		3	Handvangst	-	X	
Diptera	X		1	Grondmonster	-	X	
Protura	X		<50	Strooiselmonster	-	X	
Springstaarten	X		200	Strooiselmonster	-	X	
Haften	X		60	Net	-	zomer	nabijheid van water
Libellen	X		70	Net	+	zomer	
Steenvliegen	X		X	Net of stenen keren	+/+	voorjaar-najaar	waterkant + vegetatie
Sprinkhanen en krekels	X		40	Net	+	zomer-najaar	
Oorwormen	2	a	5	Net of kloppen	+	voorjaar-najaar	
	3	b					
Hout- en Stof- luizen	X		X	Sleepnet of kloppen	-	voorjaar-najaar	
Wantsen	42	b	700	Sleepnet of kloppen	+	voorjaar-najaar	veel soorten fytofaag
	73	c					
Cicaden	29	c	X	Sleepnet of kloppen	+	voorjaar-najaar	veel soorten fytofaag
Bladluizen	10	c	X	Sleepnet of kloppen	+	voorjaar-najaar	waardplantwisseling
Schildluizen	1	c	X	Sleepnet of kloppen	-	voorjaar-najaar	veel soorten fytofaag
Tripsen	X		132	Sleepnet of kloppen	+	voorjaar-najaar	veel soorten fytofaag
Gaasvliegen	12	c	60	Sleepnet of kloppen	+	voorjaar-najaar	veel uitwisseling met het cultuurland
Schorpioenvliegen	5	b	6	Sleepnet of kloppen	+	mei-augustus	echte haagdieren
Dagvlinders	7	c	60	Zicht	+/+	zomer-najaar	
Overige vlinders	spanners:32 uiltjes:16 spinners:9 Microlep.:51	c	2100	Vlindernet, sleepnet lichtvallen of kloppen	+	voorjaar-najaar	
	muggen:30	c					
Diptera	vliegen:45 zweefvl.:30	c	X	Sleep- of vlindernet	+/+	voorjaar-najaar	
		c					
Mieren	X		45	Handvangst en vangpotten	+/+	voorjaar-najaar	
Overige Hymenop- tera	blad- en halm- wespen:46 galwespen:7 sluipwespen:164 wespen en bijen	c	400	Kloppen, sleepnet, zichtwaarnemingen en vallen			
Trichoptera	X		170	Net	+	voorjaar-herfst	
Loopkevers	19	a	300	Vangpotten en hand- vangsten	-/+	voorjaar, herfst	goede en slechte verbreiders, voorjaars- en/of najaarsactief
	30	c					
	24	d					
Overige kevers	kortschild.:64 Clavicornia:21 Polyformia:28	c	1000	Vangpotten, hand, sleepnet en kloppen	+	voorjaar-herfst	
Spinnen	47	a	450	Vangpotten, kloppen en sleepnet	+	mei-oktober	
	22	b					
	60	c					
	59	d					
	31	e					
Hooiwagens	7	a	21	Vangpotten, kloppen en sleepnet	+	mei-oktober	
	6	b					
Miljoenpoten	11	a	46	Vangpotten en grondmonsters	-	voor- en najaar	
Duizendpoten	4	a	37	Vangpotten en handvangsten	-	voor- en najaar	geen Nederlandse tabel
	10	c					
Regenwormen	7	a	28	Grondmonsters	-	voor- en najaar	veel soorten komen in het cultuurland voor
Pissebedden	5	a	34	Vangpotten	-	voor- en naajaar	
	6	c					
Landslakken	10	a	100	Strooiselmonsters	-	voor- en najaar	in het najaar volwassen dieren
	27	c					
	27	f					

Tabel 1. Gegevens Evertetragengroepen ten behoeve van keuze voor onderzoek.
X = onbekend. Bron: a. Tischler 1958, b. Zölfer 1984, c. Tischler 1948, d. Mader 1981,
e. Fokkema 1978, f. Mörzer Brujns 1947; Disp. cap.: - gering, + matig, + goed.

de bodem levende evertibraten met relatief gering dispersievermogen: pissebedden, miljoenpoten, duizendpoten, loopkevers en mieren. Landslakken, die bekend staan om hun geringe dispersievermogen werden bemonsterd door het nemen van strooiselmonsters.

2 MATERIAAL EN METHODE

2.1 Het onderzoekgebied

Het Twentse stuwwallengebied ten noordoosten van Almelo wordt gekenmerkt door een grote verscheidenheid aan landschapselementen: bosjes, houtwallen, weilanden en akkers. In een deel van dit gebied, begrensd door Vasse, Reutum en Ootmarsum, werden 22 bosfragmenten geïnventariseerd die qua oppervlakte en mate van isolatie sterk van elkaar verschillen (zie figuur 1). De bosjes liggen alle op een stuwwal, op een hoogte van meer dan 30 meter. De bodem varieert van zwak tot sterk lemig zand.

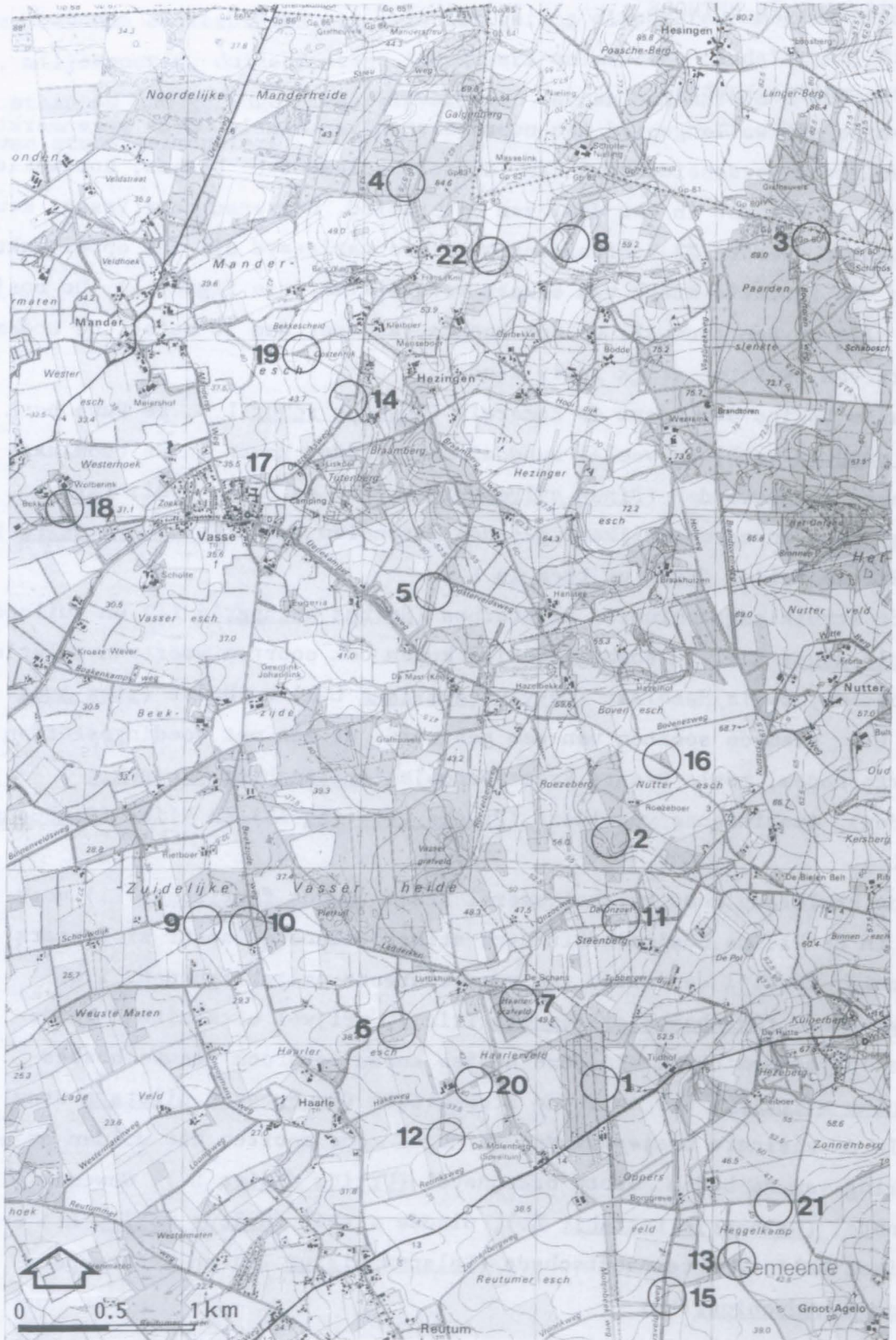
In alle bosjes domineert de Zomereik (Quercus robur L.). De Ruwe berk (Betula pendula Roth) is veelal subdominant. Verder komen in de boomlaag nogal eens de Grove den (Pinus sylvestris L.) en de Larix (vnl. Larix decidua) voor en op wat rijkere gronden bovendien Beuk (Fagus sylvatica L.) en de Ratelpopulier (Populus tremula L.).

In de struiklaag domineren Lijsterbes (Sorbus aucuparia L.) en Vuilboom (Frangula alnus L.). In sommige bosjes komen ook soorten voor van relatief rijke bodems, zoals Hazelaar (Corylus avellana L.) en Hulst (Ilex Aquifolium L.), alsmede soorten van een gestoorde of een met voedingsstoffen verrijkte bodem, zoals Drents krenteboompje (Amelanchier lamarckii Schroeder), Amerikaanse vogelkers (Prunus serotina L.) en Vlier (Sambucus nigra L.).

In de kruidlaag komt vrijwel overal Braam (Rubus fruticosus L.) voor. Vooral in de kleine bosjes heeft deze stikstofminnende soort zich sterk uitgebreid, terwijl een soort van voedselarmere omstandigheden, i.c. Bochtige Smele (Deschampsia flexuosa Trin.), vrijwel uitsluitend in de grotere bosjes domineert. In deze bosjes komen soms ook Blauwe bosbes (Vaccinium myrtillus L.) en Brede stekelvaren (Dryopteris dilatata Gray) voor. In de kleinere bosjes vinden we nogal eens soorten die duiden op een verrijking van de bodem: Grote brandnetel (Urtica dioica L.), Gewone hennepnetel (Galeopsis tetrahit L.), Gladde witbol (Holcus mollis L.) en sporadisch zelfs Zwarte nachtschade (Solanum nigrum L.) en Waterpeper (Polygonum hydropiper L.).

2.2 Bemonsteringsmethoden

Voor het vangen van op de bodem levende evertelaten werden vangpotten gebruikt, al zijn er bepaalde bezwaren aan verbonden (Greenslade 1964, Southwood 1971). Zo zouden vangpotten niet gebruikt kunnen worden voor de



○ Vanglocaties

Fig. 1. Ligging van de bemonsterde bosjes (N. Twente).

bepaling van de kwantitatieve samenstelling van de bodemmacrofauna binnen een gebied en kunnen ze evenmin gebruikt worden voor een vergelijking van de aantallen van een soort die in verschillende gebieden zijn gevangen. Zolang echter de gesommeerde vangsten van een soort over een heel jaar (of tenminste over een heel voortplantingsseizoen) worden beschouwd als een relatieve maat voor de gemiddelde dichtheid van die soort rond de vangpotten, is deze kritiek niet terecht (Den Boer 1979). De algemene opinie is momenteel dat de techniek van het gebruik van vangpotten voor het bemonsteren van gebieden op het voorkomen van loopkevers beter is dan alle andere methoden die ter beschikking staan (Thiele 1977, Den Boer 1986).

De vangpotten bestaan uit een plastic buiten- en binnenpot (doorsnede 10 cm). Op deze wijze kan de binnenpot eenvoudig worden geleegd en teruggeplaatst zonder dat de vangkans wordt beïnvloed. De pot werd afgesloten met een kippengaasje om te voorkomen dat kleine zoogdieren in de pot zouden vallen. Een houten dakje diende inregenen te voorkomen. Het geheel werd met een metalen pin bijeengehouden. De potten werden voor èènvijfde gevuld met conserveringsvloeistof (ethyleenglycol, 50%).

Per bos (fragment) werden 5 potten gebruikt, ongeacht de oppervlakte. Door het aantal vangpotten per gebied constant te houden kunnen de kwaliteiten van de vanglocaties beter met elkaar worden vergeleken (Webb & Hopkins 1984). Volgens Stein (1965) geven 5 vangpotten reeds een goede indruk van de rijkdom aan loopkevers van de vanglocatie. De 5 potten werden voor zover mogelijk op èèn lijn geplaatst met een tussenruimte van 10 meter.

Met de vangpotten werd gevangen in de periode van 5-26 juni en van 18 september-2 oktober 1986. Deze perioden werden gekozen omdat pissebedden, miljoen- en duizendpoten vooral in het vochtige voor- en najaar actief zijn en bij de loopkevers sommige soorten alleen in het voorjaar en andere soorten alleen in het najaar actief zijn (Haacker 1968). Tijdens het legen van de potten werd de ethyleenglycol afgegoten en werden de vangsten op alcohol (70%) gezet.

Voor het inventariseren van huisjesslakken werden per bos (fragment) 5 strooiselmonsters (25 x 25 cm) genomen nabij de locatie met vangpotten. De strooisellaag werd ter plekke gezeefd met twee in elkaar passende zeven (maaswijdte 2 en 0,7 mm). Het materiaal dat op de grofste zeef bleef liggen (takjes en bladeren) werd nauwkeurig onderzocht op het voorkomen van slakjes. Het materiaal dat op de fijnste zeef bleef liggen werd meegenomen en op het instituut aan een nadere inspectie onderworpen. De monsters werden genomen in de tweede helft van september 1986; ten eerste omdat landslakken

vooral dan actief zijn en ten tweede omdat de meeste soorten volwassen zijn in die periode (Gittenberger et al. 1984). Naaktslakken werden niet bemonsterd omdat de vangst hiervan erg weersafhankelijk is; bij droog weer zitten de naaktslakken diep in de grond (Kernay & Cameron 1980).

2.3 Habitat- en omgevingsvariabelen

Om vangstverschillen van de potten binnen een bosje en van de potten tussen de bosjes onderling beter te kunnen interpreteren werden een aantal habitatvariabelen opgenomen binnen een straal van 5 meter rondom de vangpotten:

1. dikte strooisellaag (cm);
2. bedekkingspercentage moslaag (schaal 0-5);
3. bedekkingspercentage kruidlaag (schaal 0-5);
4. bedekkingspercentage struiklaag (schaal 0-5);
5. bedekkingspercentage boomlaag (schaal 0-5);
6. aantal oude bomen (omtrek > 100 cm);
7. aantal dode bomen;
8. aantal stronken;
9. aanwezigheid van dood hout op de grond.

De schaal van de bedekking van de diverse lagen had de indeling:

0 - 0%	3 - 25 - 50%
1 - 1 - 10%	4 - 50 - 75%
2 - 10 - 25%	5 - 75 - 100%

De habitatkenmerken werden in september 1986 opgenomen.

Van het bos(je) werden oppervlakte, leeftijd en diverse omgevingsvariabelen bepaald. De leeftijd van de bosjes werd geschat met behulp van stafkaarten uit 1973, 1952, 1933, 1901 en 1848. De omgevingsvariabelen hadden betrekking op de oppervlakte aan bos, de totale lengte aan houtwallen en de totale weglengte binnen een cirkel met een straal van 100, 250 en 500 m rond het centrum van de vanglocaties (zie fig. 2). Verder werd de oppervlakte aan landbouwgrond (maisland of grasland) binnen een cirkel met een straal van 100 m rond de vanglocatie bepaald. De waarden van de diverse bos- en omgevingsvariabelen staan in bijlage 1.

2.4 Determinatie

De vangsten werden uitgezocht en de volgende groepen werden gedetermineerd: Pissebedden: determinatie door M. van Velden met een Nederlandse tabel (Polk 1959).

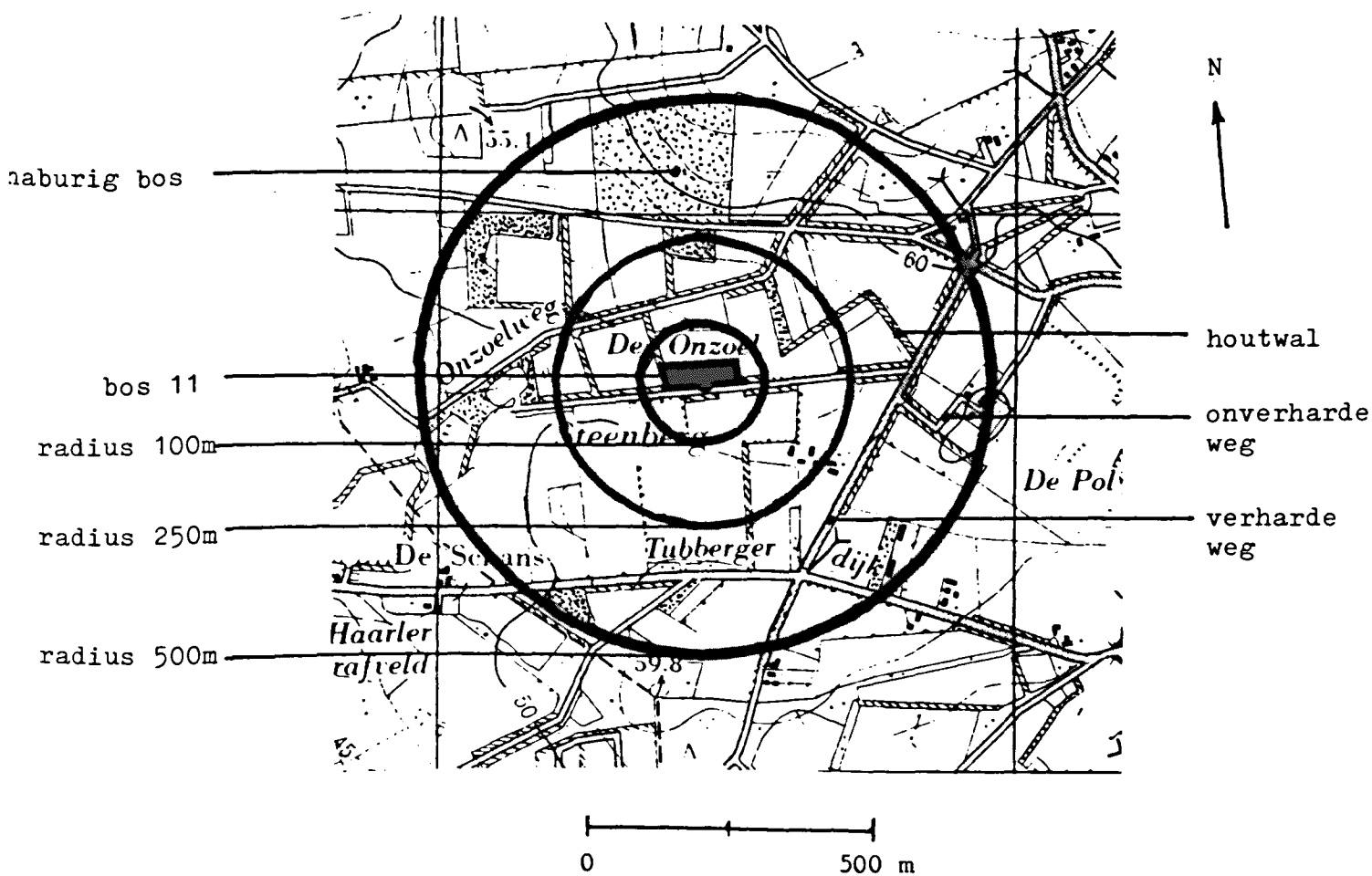


Fig. 2. Omgevingsvariabelen van een der vanggebieden (bosje nr. 11).

Miljoenpoten: determinatie door M. van Velden met een Nederlandse tabel (Jeekel 1953).

Duizendpoten: determinatie door M. van Velden met een Engelse tabel (Eason 1964) en een Duitse tabel (Stresemann 1976).

Determinaties van pissebedden, miljoen- en duizendpoten werden gecontroleerd door C.F. van de Bund; de miljoenpoten gedeeltelijk ook door C.A.W. Jeekel.

Loopkevers: determinatie door M. van Velden met een Midden-Europese tabel (Freude et al. 1977) en een Engelse tabel (Lindroth 1974).

Mieren: determinatie door A. Mabelis (van Boven 1986).

Landslakken: determinatie door M. van Velden met een Nederlandse tabel (Gittenberger et al. 1984).

2.5 Analyse van de gegevens

Het aantal soorten (S) van de verschillende diergroepen werd bepaald per vangpot. Het aantal soorten werd hiertoe gesommeerd over de twee vangperioden. Om na te gaan in hoeverre de gemeten variabelen de variatie in het soortenaantal kan verklaren werd met een multiple regressie volgens GENSTAT (Alvey et al. 1982) uitgevoerd. Alvorens het verband tussen de omgevingsvariabelen en het aantal soorten te onderzoeken werd eerst gecorrigeerd voor verschillen in biotoopeigenschappen van de vangpotlocaties. Hiertoe werd op de residuen van het verband tussen aantal soorten en habitatvariabelen, een nieuwe analyse volgens GENSTAT uitgevoerd met de bos- en omgevingsvariabelen. De analyse werd dus in twee stappen uitgevoerd:

1. multi-pele regressie tussen een aantal soorten per vangpot en de gemeten habitatvariabelen (n = 110 potten of monsters);
2. de residuen van deze regressie werden per bos gemiddeld en vervolgens werd een multi-pele regressie uitgevoerd met bos- en omgevingsvariabelen (n = 22 bossen).

Het verband tussen soortenrijkdom S met de variabelen kan als een lineaire combinatie van een aantal termen worden weergegeven:

$$S = \text{HABITAT} + \text{BOS} + \text{OMGEVING} + c$$

Iedere term staat hierbij voor een of meer variabelen; c is een constante. Het percentage verklaarde variantie (V^2) geeft aan hoe goed een model de variatie van S verklaart; V^2 kan maximaal 100% bedragen.

Multi-pele regressie vereist een normale verdeling van de variabelen.

In gevallen waarin dat niet het geval was werd nagegaan of een log-transformatie van de variabele een betere verdeling opleverde.

Voor een analyse op soortniveau werd gebruik gemaakt van logistische regressieanalyse. Hierbij werd onderzocht welke variabelen een significante invloed hebben op de kans dat een soort aanwezig is. Deze analyse is uitgevoerd bij soorten met een bepaalde frequentie (f) van voorkomen: $0.2 < f < 0.8$.

3 RESULTATEN

3.1 Loopkevers

3.1.1 Verspreiding van soorten

De aantallen gevangen loopkevers staan in tabel 2. Geen van de gevangen soorten kan als zeldzaam voor Nederland worden beschouwd (Turin et al. 1977). Soorten die in veel bosjes voorkomen blijken in relatief grote aantallen te zijn gevangen: er is een positief verband tussen het aantal bosjes waarin een soort is gevangen en de logaritme van het gemiddelde aantal gevangen exemplaren van die soort per bosje ($r = + 0.91$, $P < 0.005$). Hieruit kan echter niet worden afgeleid dat de meer algemene soorten ook in grotere dichtheden voorkomen, aangezien de vangperiode kort is en lang niet voor alle soorten samenvalt met de periode waarin ze het meest actief zijn. Bovendien verschilt de vangkans per soort. Slechts van een beperkt aantal loopkeversoorten is wel eens de dichtheid in het veld bepaald. Bij Pterostichus oblongopunctatus kan deze hoog zijn (in juni ca 2 per m²; Brunsting 1981, Siepel 1988). Ongeveer de helft van de in de bosjes gevangen loopkevers betreft Pterostichus oblongopunctatus (tabel 2), ondanks het gegeven dat slechts 18% van de individuen van deze soort die aan de rand van de val arriveren er ook daadwerkelijk invallen (Brunsting 1981).

In tabel 3 worden verschillende eigenschappen van de gevangen loopkeversoorten gegeven. In de eerste plaats wordt een indeling gegeven naar affiniteit tot bos. De classificatie van loopkeversoorten in ecologische groepen is al jaren een punt van onderzoek en discussie. Thiele (1977) gaf een overzicht van het voorkomen van loopkeversoorten in verschillende bos-typen van Centraal- en West-Europa. Den Boer (1977) publiceerde de resultaten van meer dan 15 jaar onderzoek naar het voorkomen van loopkevers in verschillende biotopen in Drente. Vergelijking van de uitkomsten laat zien dat geografische variatie de habitataffiniteit van de soorten beïnvloedt. Een ecologische classificatie is derhalve alleen van toepassing binnen een bepaalde geografische regio. Turin & Heijerman (1988) geven een indeling van loopkeversoorten naar hun voorkomen in Nederlandse bossen. De indeling is gebaseerd op potvangstmateriaal dat de laatste 30 jaar is verzameld (Turin & Penterman 1985); 23% van de vangsten heeft betrekking op bosgebieden. Het aantal keren dat een soort vaker voorkomt in een bos dan in een ander biotooptype werd gebruikt als een maat voor de affiniteit van de soort tot bos. Op nogal arbitraire wijze werd de volgende indeling gemaakt:

Tabel 2. Aantal gevangen loopkevers per bosje

n bos = aantal bossen waarin soort voorkomt,
N ind. = totaal aantal gevangen individuen van een soort.

Nomenclatuur naar Lindroth (1985, 1986)

Voor de oppervlakte van de bosjes: zie Bijlage 1.

Bos nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	n bos	N ind.
<u>Bossoorten</u>																								
Abax parallelepipedus	0	37	0	0	12	11	1	9	0	14	0	5	3	3	1	3	45	0	0	0	1	9	14	154
Agonum assimile	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	13	0	1	6	0	0	0	0	0	11	3	0	7	37
Amara brunnea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	3	7
Calathus rotundicollis	0	0	1	0	0	0	2	0	0	3	2	6	0	0	1	0	0	0	27	6	0	8	46	
Carabus nemoralis	7	11	0	1	0	23	4	1	0	0	6	27	1	1	5	0	3	0	5	13	1	3	16	112
Carabus problematicus	12	20	11	0	12	39	23	3	8	15	16	55	4	12	9	11	15	2	11	5	8	12	21	303
Cychrus caraboides	1	0	0	3	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	6
Harpalus quadripunctatus	27	1	0	0	11	3	0	7	75	31	1	1	0	4	1	6	5	2	4	2	2	3	18	186
Leistus rufomarginatus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	5	8
Nebria brevicollis	0	8	3	1	3	50	14	6	18	32	52	84	1	22	32	2	6	26	0	290	0	26	19	676
Notiophilus biguttatus	0	0	0	0	0	13	1	0	9	10	6	17	2	3	2	9	2	7	12	10	6	5	16	114
Notiophilus palustris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1	1	1	0	0	0	0	1	0	6	8
Notiophilus rufipes	0	1	0	0	0	8	5	0	0	16	2	20	0	7	0	9	1	13	12	26	7	4	14	131
Pterostichus oblongopunctatus	95	177	46	145	103	303	68	59	183	69	202	322	75	42	41	348	51	38	11	110	30	126	22	2644
Stomis pumicatus	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	3
Trichocellus placidus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<u>Overige soorten</u>																								
Agonum dorsale	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	4	4
Agonum muelleri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Amara aenea	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	4	6
Amara bifrons	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Amara communis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Amara consularis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2
Amara curta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Amara famelica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Amara lunicollis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Amara plebeja	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3
Amara spreta	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Anisodactylus binotatus	1	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	7	10
Asaphidion flavipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	4	4
Bembidion lampros	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Calathus fuscipes	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	18	1	0	0	0	0	1	3	767	2	0	9	796
Cakathus melanocephalus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	27	0	0	2	28
Harpalus latus	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2
Harpalus rufipes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	6	3	1	0	1	0	2	9	2	0	9	28	
Harpalus tardus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
Leistus terminatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	2	6
Loricera pilicornis	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	3	0	9	13	
Pterostichus melanarius	0	2	0	0	1	0	1	0	0	5	42	1	0	16	6	0	3	36	0	0	3	36	10	113
Pterostichus niger	0	6	0	0	1	0	0	0	0	3	4	0	1	0	0	1	0	0	3	0	0	7	19	
Pterostichus nigrita	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Pteristichus strenuus	2	0	0	1	4	1	0	0	5	0	2	0	5	0	3	0	1	0	0	0	7	0	10	31
Pterostichus versicolor	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	9
Stenolophus teutonius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Syntomus truncatellus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
N SOORTEN (44)	7	10	4	6	10	14	12	8	15	12	14	20	15	16	13	13	14	9	16	16	20	11		5522

1. Een soort die 10 keer zo vaak in bos voorkomt dan erbuiten wordt beschouwd als een stenotope bossoort.
2. Een soort die 4-9 keer zo vaak in bos voorkomt dan erbuiten wordt beschouwd als een eurytope bossoort.
3. Een soort die 2-3 keer zo vaak in bos voorkomt dan erbuiten wordt beschouwd als een bosrandsoort.

Naast de indeling in affiniteit voor bos wordt in tabel 3 ook aangegeven of een soort tot de cultuurvolgers gerekend wordt (Turin 1982). Carabus nemoralis die bij de stenotope bossoorten is ingedeeld zou dus tevens cultuurtolerant zijn, terwijl de eurytope bossoorten Nebria brevicollis en Stomis pumicatus als cultuurvolgend zijn gekenschetst. Desondanks werden bij de multiële regressieanalyse ook deze soorten als bossoorten beschouwd.

In de laatste kolom van tabel 3 is een indeling opgenomen op grond van het verspreidingsvermogen van de loopkeversoorten. Den Boer (1977) onderscheidt de volgende 3 groepen:

1. A-soorten: soorten met een slecht verspreidingsvermogen (niet of nauwelijks in staat tot vliegen).
2. B-soorten: soorten met een goed verspreidingsvermogen (beschikken over een goed vliegvermogen) en
3. C-soorten: onbekend verspreidingsvermogen.

3.1.2 Multiële regressieanalyse

Regressieanalyse werd uitgevoerd met stenotope bossoorten, eurytope bossoorten en totaal aantal bossoorten, alsook met slecht verspreidende bossoorten (A-soorten) en cultuurvolgende soorten. De significante correlaties zijn vermeld in tabel 4 (p).

Het totaal aantal gevangen loopkeversoorten is negatief gecorreleerd met de grootte van het bosje waarbinnen de vangplek gelegen is. Dit is in overeenstemming met de verwachting dat er minder bosrandsoorten en veldsoorten kunnen worden gevangen in grote bossen, waar de vangpotten betrekkelijk ver van de bosrand aflaggen dan in kleine bosjes, die vrijwel geheel uit bosrandbiotoop bestaan. De voor stenotope bosloopkevers geschikte habitatoppervlakte zal door dit randeffect zo klein zijn dat populaties van deze soorten een grote kans lopen uit te sterven. Desondanks blijken in deze bosjes nog relatief veel stenotope bossoorten voor te komen (tabel 3). De negatieve correlatie tussen het gevangen aantal stenotope bosloopkevers en de oppervlakte van de bosjes waarbinnen bemonsterd werd is dan ook op het eerste gezicht verrassend, te meer daar een relatief groot aantal van deze

Tabel 3. Eigenschappen van gevangen loopkeversoorten.

1. S - Stenotype, E - Eurytope bossoort, B - Bosrandsoort 'Borderline'-soort (Turin & Heijerman 1987).
2. X1 - extreme cultuurvolger, X2 - cultuurvolger, X3 - waarschijnlijke cultuurvolger, tenminste cultuurtolerant (Turin 1982).
3. A - A-soort (slecht verspreidingsvermogen), B - B-soort (goed verspreidingsvermogen), C - C-soort (Den Boer 1977: 36).
4. m - macropter, b - brachypter, d - dimorf; + = vliegwaarnemingen algemeen bekend, (+) = vliegwaarnemingen alleen bekend uit Nederland, - = niet tot vliegen in staat (geen vleugels of geen vliegspieren), ? = vliegvermogen niet onderzocht, geen waarnemingen bekend (Turin 1982, Turin & Den Boer 1988, Van Huizen 1980 + mond. med.).

	bosaffiniteit ¹	cultuurvolger ²	verspreidingscapaciteit ^(3,4)		
<i>Abax parallelepipedus</i>	S	-	A	b	-
<i>Agonum assimile</i>	E	-	A	m	-
<i>Amara brunnea</i>	S	-	B	m	(+)
<i>Calathus rotundicollis</i>	S	-	C	d	(+)
<i>Carabus nemoralis</i>	S	X3	A	b	-?
<i>Carabus problematicus</i>	E	-	A	b	-?
<i>Cychrus caraboides</i>	S	-	A	b	-
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	S	-	C	m	(+)
<i>Leistus rufomarginatus</i>	S	-	C	m	?
<i>Nebria brevicollis</i>	E	X1	C	m	+
<i>Notiophilus biguttatus</i>	E	-	B	d	+
<i>Notiophilus palustris</i>	B	-	C	d	(+)
<i>Notiophilus rufipes</i>	S	-	C	d	(+)
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	S	-	A	m	(+)
<i>Stomis pumicatus</i>	E	X2	A	d	+
<i>Trichocellus placidus</i>	E	-	B	m	+
<i>Agonum dorsale</i>	-	X1	B	m	+
<i>Agonum muelleri</i>	-	X1	B	m	+
<i>Amara aenea</i>	-	X2	B	m	+
<i>Amara bifrons</i>	-	X3	B	m	(+)
<i>Amara communis</i>	-	X2	B	m	+
<i>Amara consularis</i>	-	X3	B	m	(+)
<i>Amara curta</i>	-	-	?	m	?
<i>Amara famelica</i>	-	-	B	m	+
<i>Amara lunicollis</i>	-	-	B	m	(+)
<i>Amara plebeja</i>	-	X1	B	m	+
<i>Amara spreta</i>	-	X3	C	m	(+)
<i>Anisodactylus binotatus</i>	-	X3	B	m	+
<i>Asaphidion flavipes</i>	-	X1	B	m	+
<i>Bembidion lampros</i>	-	X1	B	d	+
<i>Calathus fuscipes</i>	-	X1	A	d	-?
<i>Calathus melanocephalus</i>	-	X1	A	d	+?
<i>Harpalus latus</i>	-	-	A	m?	(+)
<i>Harpalus rufipes</i>	-	X1	B	m	+
<i>Harpalus tardus</i>	-	-	C	m	?
<i>Leistus terminatus</i>	-	-	C	m?	?
<i>Loricera pilicornis</i>	-	X1	B	m	+
<i>Pterostichus melanarius</i>	-	X1	C	d	(+)
<i>Pterostichus niger</i>	-	X1	A	m	-?
<i>Pterostichus nigrita</i>	-	-	B	m	+
<i>Pterostichus strenuus</i>	-	X1	B	d	+
<i>Pterostichus versicolor</i>	-	X2	A	m	(+)
<i>Stenolophus teutonius</i>	-	-	B	m	+
<i>Syntomus truncatellus</i>	-	-	A	d	(+)

soorten over een slecht verbreidingsvermogen beschikt, waardoor de kans op (her)kolonisatie van kleine, geïsoleerd gelegen bosjes voor deze soorten gering zal zijn. Toch blijken drie van de vier bossoorten, die niet tot vliegen in staat zijn, in de meeste bosjes voor te komen, nl. Carabus nemoralis, Abax parallelepipedus en Carabus problematicus (tabel 2). Dit ondersteunt de veronderstelling dat deelpopulaties van brachyptere soorten lang stand kunnen houden (Turin & Den Boer 1988).

Het positieve verband tussen het gevangen aantal stenotope bossoorten en de oppervlakte bos binnen een cirkel met een straal van 100 m rond het centrum van het vanggebied (tabel 4), wijst op de afhankelijkheid van deze soorten van een bosrijke omgeving. Het aantal cultuurvolgende soorten is daarentegen negatief gecorrelleerd met de oppervlakte aan bos in de omgeving van de vanglocatie.

De uitkomst van de regressieanalyse roept een drietal vragen op. Ten eerste zouden we willen weten in hoeverre de vangsten representatief zijn voor de fauna van de bosjes of in ieder geval voor de fauna van de vanglocaties. Door slechts gedurende twee perioden (van elk 2 weken) in het jaar te vangen, kunnen bossoorten die voornamelijk buiten die perioden actief zijn, bij het bemonsteren zijn gemist, zoals Carabus nemoralis, Cychrus caraboides, Amara brunnea en Leistus rufomarginatus (Fig. 3). Bovendien zijn in alle bossen, ongeacht de oppervlakte, slechts vijf vangpotten ingegraven, terwijl te verwachten is dat de loopkeversamenstelling op verschillende plaatsen in een groter bos nogal uiteen zal lopen. De vangplekken behoeven dan ook kwalitatief niet beter te zijn voor bosloopkevers naarmate er meer bos omheen ligt. In de grotere bossen domineerde Bochtige smele, terwijl de bodem in de kleinere bosjes grotendeels door Braam werd bedekt. Deze vegetatieverschillen zouden niet alleen een belangrijke invloed kunnen hebben op de kwaliteit van de bossen als habitat voor bossoorten, maar ook op hun vangkans.

De tweede vraag betreft de affiniteit van de als stenotoop aangemerkte loopkevers voor bos. De kwalificatie van Turin en Heijerman (1988) is gebaseerd op het voorkomen van deze soorten in de Nederlandse bossen en deze zijn over het algemeen jong en tot in het recente verleden sterk door de mens beïnvloed. Op grond hiervan wordt de indeling van Carabus nemoralis bij de stenotope bossoorten door Mader (pers. mededeling) sterk in twijfel getrokken. In een recentere telling van de loopkevers in oecologische groepen wordt Carabus nemoralis dan ook beschouwd als nogal eurytoop en zelfs als kenmerkend voor open ruderaal terreinen (Turin 1989). Een analyse

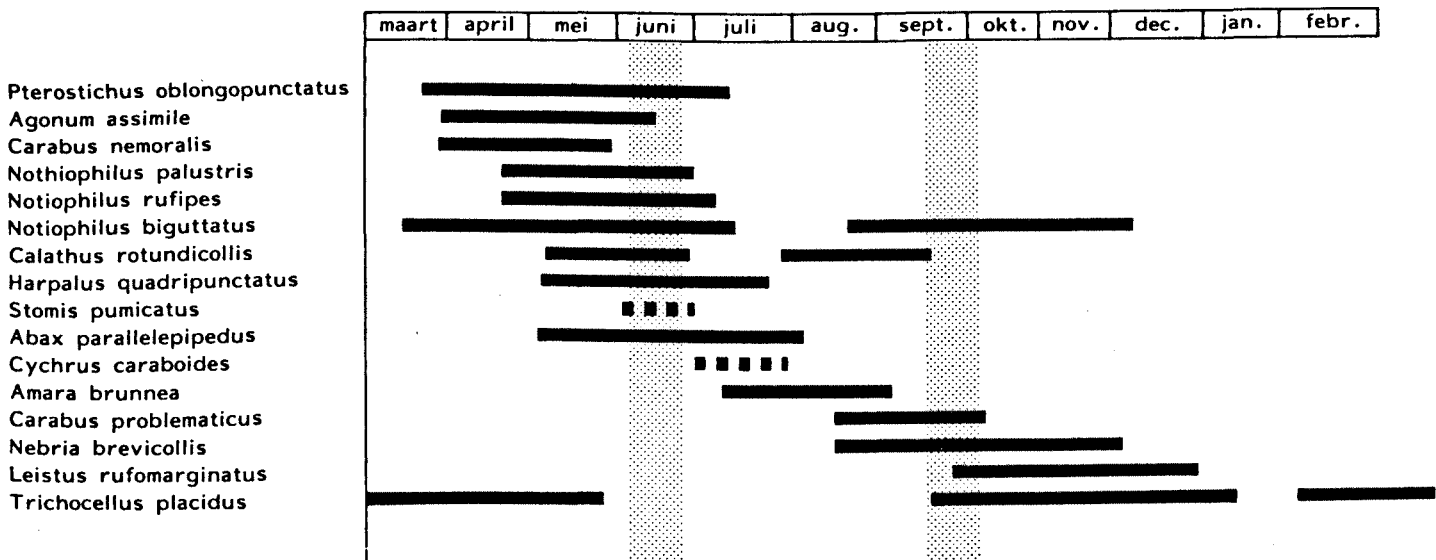


Fig. 3. Reproductieve periode van een aantal bosloopkevers; naar Den Boer 1985 (-) en Greenslade 1965 (--); de grijze kolommen geven de vangperiodes aan.

op variatie in het aantal stenotope bossoorten met uitsluiting van C. nemoralis leverde echter geen significant ander resultaat op (dezelfde verklarende variabelen).

Tabel 4. Resultaten multipele regressie van aantal soorten met bos- en omgevingsvariabelen.

	1e stap		2e stap				v ²	
	Analyse op potniveau		LW2.5	LW5	OPP B1 (log)	OPP B5 (log)		OPP (log)
Stenotope bossp.	17%	+			+		-	37
Eurytope bossp.	19%	+				+		47
Totaal bossp.	24%	+				+		33
Slecht verbr. bossp.	9%	+						23
Cultuurvolgende sp.	17%			-			-	45
Totaal sp.	19%			-			-	24

LW2.5 = lengte weg (km) binnen r = 250 m. LW5 = lengte weg (km) binnen r = 500 m, log OPPB1 = logaritme oppervlakte bos (ha) binnen r = 100 m, log OPP = logaritme oppervlakte bos (ha). V² = percentage verklaarde variantie; + = positieve correlatie, - = negatieve correlatie (P<0.05).

Behalve deze soort, staan ook een aantal soorten die aanvankelijk bij de eurytope bos(rand)soorten waren ingedeeld (Turin & Heijerman 1988), in de meest recente lijst van Turin (1989) te boek als soorten van ruderaal terreinen, zoals Nebria brevocollis, Stomis pumicatus en Notiophilis palustris.

De derde vraag heeft betrekking op de mate waarin de vanglocaties geïsoleerd liggen. In hoeverre is er uitwisseling van individuen tussen lokale populaties mogelijk? Een aantal onderzoekers meent dat hagen, houtwallen en -singels een geleidende (corridor) functie voor bosloopkevers vervullen op grond van hun aanwezigheid in die landschapselementen (Aukema & Brussaard, 1976; Nelemans 1979; Posma en Sprengers 1982; Burel 1989), maar het feit dat ze er voor (kunnen) komen zegt nog niets over het belang van de elementen

voor hun verbreiding. Het in de Twentse bosjes gevangen aantal (stenotope) bosloopkevers blijkt niet te zijn gecorreleerd met de lengte aan houtwallen in de omgeving. Houtwallen zijn hoogstens van belang voor de verbreiding van bossoorten die zich uitsluitend lopend verplaatsen i.c. voor slechts vijf van de 16 gevangen soorten bosloopkevers (tabel 3).

Ook wegbermen zouden een functie voor de verbreiding van loopkevers kunnen hebben. Wegberminventarisaties in Brabant (Heijerman et al. 1981), Duitsland (Wasner 1984) en Drente (Hakbijl et al. 1984) leverden verscheidene bossoorten op. Hiervan zijn in tabel 5 alleen die bossoorten genoemd die ook in Twente zijn gevangen.

Tabel 5. Bosloopkevers in wegbermen.

De getallen geven het aantal bermen aan waarin de soort werd aangetroffen.

Bosaffiniteit: I. S = stenotope bossoort, E = eurytope bossoort, B = bosrandsoort (Turin en Heyerman 1988); II. Oecologische groep: W = bossoort, H = vochtminnende soort, N = ruderaal soort, l = zeer kenmerkend voor de betreffende oecologische groep; III. Oecologische amplitude: 1 = stenotoop, 2, 3 = intermediair, 4 = eurytoop (Turin 1989); IV. Heyerman et al. 1981; V. Hakbijl et al. 1984; VI. Wasner 1984.

	bosaffiniteit			Goirle- Hilver	Roden- Norg	Münster- land
	I	II	III	IV	V	VI
aantal onderzochte bermen				10	1	6
<i>Agonum assimile</i>	E	HW	2	1	-	-
<i>Carabus nemoralis</i>	S	Nl	3	-	-	1
<i>Calathus rotundicollis</i>	S	Wl	1	2	-	-
<i>Nebria brevicollis</i>	E	Nl	4	6	1	4
<i>Notiophilus biguttatus</i>	E	NW	3	5	-	-
<i>Notiophilus palustris</i>	B	HN	2	3	1	-
<i>Notiophilus rufipes</i>	S	Wl	2	1	-	-
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	S	HW	1	2	-	-

Of bosloopkevers gebruik maken van wegbermen voor de (her)kolonisatie van bosjes kan niet worden afgeleid uit de positieve correlatie tussen het aantal (stenotope) bossoorten en de lengte aan wegen binnen een straal van

250 m rond het centrum van het vanggebied (tabel 4). Dit resultaat is in zoverre verrassend dat geasfalteerde wegen van zes meter breed al als een barrière werken voor loopkevers die zich uitsluitend lopend kunnen verplaatsen (Mader 1979), terwijl de verbindende functie van wegbermen voor bosloopkevers nog niet is aangetoond. De eventuele corridorfunctie van een wegberm zal in ieder geval sterk door zijn habitatkwaliteit worden beïnvloed. Bosloopkevers zijn voornamelijk te verwachten in wegbermen met enige opslag van bomen en struiken, d.w.z. in bermen die niet of slechts gedeeltelijk worden gemaaid.

De mate waarin het cultuurland als barrière fungeert voor de verbreiding van bosloopkevers zal eveneens moeten worden onderzocht om de dispersiemogelijkheden van brachyptere bossoorten beter te kunnen beoordelen. Intensief cultuurland is ongeschikt als permanent leefgebied voor bossoorten, maar vangsten tonen aan dat sommige soorten er wel tijdelijk voorkomen. Zo vond Thiele (1977) onder andere bosloopkevers bij een inventarisatie van verschillende cultuurgronden in een gebied dat zich uitstrekt van Engeland tot aan Rusland. Aangezien de inventarisatie zich richtte op soorten die een rol zouden kunnen spelen bij de biologische bestrijding van schadelijke organismen in cultuurgewassen, publiceerde hij alleen gegevens over de talrijkste predatoren (tabel 6). Ook Basedow et al. (1976) vermelden alleen de meest talrijke soorten op wintergraanvelden in Zweden, Duitsland, Nederland en België. Verder zijn gegevens bekend over het voorkomen van bosloopkevers in het cultuurland van Brabant (Heyerman et al. 1981), Drente (Hakbijl et al. 1984) en Duitsland (Thiele 1964, Knaust 1987, Tischler 1958). Van deze inventarisaties zijn wel alle vangstgegevens vermeld. Tabel 6 bevat bijna alle door ons gevangen eurytope bosloopkevers. Vooral de frequente aanwezigheid van Nebria brevicollis valt op. Van de stenotope bossoorten werd vooral Carabus nemoralis nog al eens aangetroffen.

De bevindingen zijn in overeenstemming met die van Van Dijk (1986), die braakliggend cultuurland bemonsterde op ongeveer 30 m van de bosrand. Tabel 7 laat zien dat de cultuurvolger Nebria brevicollis het meest werd gevangen, gevolgd door de eurytope bossoort Notiophilus biguttatus en twee soorten die betrekkelijk grote afstanden kunnen afleggen, zoals Carabus problematicus en Pterostichus oblongopunctatus.

Tabel 6. Op cultuurland gevangen bosloopkevers. De getallen geven het aantal percelen weer waar de soort werd aangetroffen.

+ = soort is aanwezig, - = soort is niet gevangen, x = onbekend of de soort er voorkomt.

Gebied bron	Europa Thiele 1977		Europa Basedow & al. 1976	Nederland Heijerman & al. 1981		Nederland Hakbijl & al. 1984		Duitsland Thiele 1964		Duitsland Knaust 1987	Duitsland Tischler 1958
	akker	gras	graan	gras	mais	gras	mais	graan	aardap.	akker	akker
aantal percelen	29	12	9	10	3	6	1	1	1	3	x
Abax parallelepipedus	x	x	x	-	-	-	-	1	1	-	-
Agonum assimile	x	x	x	1	-	1	-	-	1	-	-
Carabus nemoralis	10	5	3	-	-	1	-	1	1	3	+
Carabus problematicus	x	x	x	1	-	1	-	1	1	-	-
Nebria brevicollis	10	4	7	10	2	6	1	-	1	3	+
Notiophilus biguttatus	x	x	4	3	1	-	-	-	-	-	-
Notiophilus palustris	x	x	x	4	1	1	-	-	-	-	-
Pterostichus oblongopunctatus	x	x	x	-	1	1	-	-	-	-	-
Stomis pumicatus	11	4	4	-	-	-	-	-	-	-	+

Tabel 6. Op cultuurland gevangen bosloopkevers.

De getallen in de tabel geven het aantal percelen weer waar de soort werd aangetroffen;

- x = onbekend of de soort voorkomt,
- = soort komt niet voor,
- + = soort is aanwezig.

Tabel 7. Totaal aantal gevangen bosloopkevers in een braakliggend bouwland en aangrenzend bos gedurende een jarenlange verschrallingsperiode (1973-1984) (naar Van Dijk 1986); S = stenotope bossoort

		BOS	BOSRAND	VELD	%
<u>Abax parallelepipedus</u>	S	143	99	1	0,41
<u>Agonum assimile</u>		1	19	0	0
<u>Calathus rotundicollis</u>	S	177	181	2	0,56
<u>Carabus problematicus</u>		565	966	33	2,11
<u>Harpalus quadripunctatus</u>	S	149	108	1	0,39
<u>Leistus ruformarginatus</u>	S	176	89	0	0
<u>Nebria brevicollis</u>		17	114	148	53
<u>Notiophilus biguttatus</u>		210	128	13	3,70
<u>Notiophilus rufipes</u>	S	567	569	6	0,51
<u>Pterostichus oblongopunctatus</u>	S	4984	1270	45	0,71
<u>Stomis pumicatus</u>		1	15	0	0

Vangstgegevens uit het onderzoek van Terrell-Nield (1986) naar de soorten-samenstelling van de bovengrondse arthropodenfauna, geven een enigszins afwijkend beeld. De vangpotten waren loodrecht op de grens grasland-bos ingegraven in twee transecten van 50 vangpotten op een onderlinge afstand van een meter. In tabel 8 zijn alleen bossoorten opgenomen, die ook in de omgeving van Vasse zijn gevangen. Opvallend is dat de cultuurvolger N. brevicollis alleen in het bos gevangen werd en dat de overige bossoorten alleen in de randzone of op het veld gevangen werden. Toevalsfactoren kunnen hierbij echter een rol gespeeld hebben, aangezien er slechts 3 - 4 dagen bemonsterd werd.

De vaststelling dat bosloopkevers nogal eens in cultuurland voorkomen zegt op zich nog niets over de verspreidingsmogelijkheden van deze soorten door cultuurland. Het zou immers louter om dieren kunnen gaan die bij gunstige klimatologische omstandigheden het bos tijdelijk verlaten om in het cultuurland te foerageren. De bevinding dat de dichtheid van Nebrica brevicollis sterk afneemt met toenemende afstand tot het bos wijst in deze richting (Thiele 1964, Tischler 1958). Grote bosloopkevers, zoals Carabus nemoralis en C. problematicus die afstanden van honderden meters kunnen overbruggen (den Boer 1970, Rijnsdorp 1980), zouden echter best in staat kunnen zijn om via cultuurland een ander bosje te bereiken. De Twentse bosjes lijken voor deze soorten niet erg geïsoleerd (tabel 2).

Tabel 8. Bosloopkeversoorten in overgangszone bos-grasland (naar Terrell-Nield 1986).

De letters A t/m J geven het aantal individuen weer dat in 10 vangpotten is gevangen (5 per transect).

	grasland				rand		bos				
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	
afstand tov. bosrand(m)	25	20	15	10	5	0	5	10	15	20	25
<u>Abax parallelepipedus</u>	1			1							
<u>Carabus problematicus</u>	7			4							
<u>Leistus rufomarginatus</u>							1				
<u>Nebria brevicollis</u>							1	1	3	2	
<u>Notiophilus biguttatus</u>							1				

3.1.3 Analyse op soortniveau

Het al of niet voorkomen van bosloopkevers in bosjes werd (na correctie op habitatniveau) gecorreleerd met bos- en omgevingsvariabelen. Alleen soorten die voldoende vaak waren gevangen (frequentie van voorkomen in de potten: $0.2 < f < 0.8$) werden voor deze analyse gebruikt. De resultaten hiervan staan in tabel 9 (p.). Bij de interpretatie van het resultaat moeten we rekening houden met de gebrekkige representativiteit van de vangsten, ook al heeft alleen Carabus nenemorialis zijn activiteitsperiode buiten de beide vangperiodes (fig. 3).

Abax parallelepipedus komt vooral in oud loofbos voor. De soort kan zich alleen lopend verbreiden en de (her)kolonisatie van geschikte leefgebieden kan dan ook zeer lang duren (Farjon & Lam 1988). Desondanks werd hij in meer dan de helft van de bosjes aangetroffen. Significante correlaties met bos- en omgevingsvariabelen zijn niet gevonden.

Carabus nemoralis kan beter bij de ruderale soorten worden ingedeeld dan bij de bossoorten. Individuen zijn waarschijnlijk niet tot vliegen in staat (tabel 3), maar kunnen lopend lange afstanden afleggen (den Boer 1990). De soort is zowel in graslanden als in akkers aangetroffen (tabel 6). Het voorkomen in de bosjes is negatief gecorreleerd met de lengte aan geasfalteerde wegen in de directe omgeving van het vanggebied. Dit zou kunnen betekenen dat de soort gevoelig is voor de barrierewerking van wegen. Een

feit is, dat brachytere loopkevers zelden een geasfalteerde weg oversteken (Mader 1979).

Harpalus quadripunctatus blijkt in de meeste bosjes voor te komen.

Correlaties met bos- en omgevingsvariabelen zijn niet gevonden. Deze stenotype bossoort werd tot voor kort niet veel in ons land gevangen (Turin et al. 1977), maar de laatste jaren schijnt de soort algemener te worden (Den Boer, mond.med.). Volgens Van Dijk (1986) beschikt H. quadripunctatus over den redelijk goed verbreidingsvermogen.

Nebria brevicollis blijkt vooral voor te komen in bosjes waar veel grasland omheen ligt. De positieve correlatie tussen het voorkomen van de soort en de oppervlakte aan grasland in de omgeving van de vanglocatie lijkt niet zonder betekenis, te meer daar het voorkomen van een extreme cultuurvolger als Pterostichus melanarius positief gecorreleerd is met de oppervlakte aan maisland in de direkte omgeving ($r = 100 \text{ m}$, $V^2 = 45$).

Nebria brevicollis wordt regelmatig in graslanden aangetroffen (zie tabel 6) en zou zich via dit biotooptype kunnen verbreiden. Volgens Thiele (1977: 32) is Nebria brevicollis een soort die een sterke preferentie heeft voor vochtige omstandigheden en als gevolg daarvan graslanden kiest vanwege het microklimaat. Den Boer (1979) vond veel locomotorische activiteit bij niet-reproducerende stadia van N. brevicollis. Deze stadia zouden een belangrijke bijdrage kunnen leveren aan de verbreiding van de soort.

Bij Notiophilus biguttatus en N. rufipes blijkt de kans op voorkomen in een bosje negatief gecorreleerd te zijn met de grootte van het bosje: hoe kleiner het bosje, des te groter zou de kans zijn om deze soorten in de vangpotten aan te treffen. N. biguttatus is te karakteriseren als een eurytope bossoort met een voorkeur voor ruderales plekjes (Turin 1989). De soort wordt ook wel in cultuurland aangetroffen (tabellen 6 en 7). De relatief voedselrijke vanglocaties in de kleine bosjes zouden voor deze soort een betere habitatkwaliteit kunnen bezitten dan de veel voedselarmere vanglocaties in de grotere bossen.

Notiophilus rufipes wordt beschouwd als een stenotype bossoort (tabel 5).

Ook voor deze soort zouden de bossnippers een betere habitatkwaliteit kunnen bezitten dan de relatief grote bossen, aangezien de dichte ondergroei van Braam voor een beter microklimaat zorgt dan de over het algemeen wat ijlere kruidenvegetatie in de grote bossen, waar de boomlaag bovendien veel licht doorlaat als gevolg van de slechte vitaliteit van de bomen en de massale vraat aan zomereiken door de wintervlinder (Operophtera brumata L.).

Twee soorten bosloopkevers werden in zoveel vangpotten gevangen ($f > 0.8$)

dat hun voorkomen niet is gecorreleerd met bos- en omgevingsvariabelen: Pterostichus oblongopunctatus en Carabus problematicus. Eerstgenoemde soort blijkt in alle geïnventariseerde bosjes voor te komen, hij ontbreekt slechts in drie vangpotten. Dit is opmerkelijk voor een soort die als een slechte verbreider bekend staat en relatief weinig in het cultuurland en de bermen wordt aangetroffen (tabel 5, 6, 7). Soms blijken echter nakomelingen te worden geproduceerd die tot vliegen in staat zijn (den Boer 1990; tabel 3). Carabus problematicus blijkt eveneens in alle geïnventariseerde bosjes voor te komen (in bosje nr. 4 na uitbreiding van het aantal vangpotten). Deze eurytope bossoort kan niet vliegen en staat derhalve als een slechte verbreider te boek (tabel 3), maar lopend kan hij lange afstanden afleggen: naar schatting afstanden van ruim 100 m (den Boer 1990). In het kleinschalige cultuurlandschap van Twente is de bereikbaarheid van geschikte habitatplekken waarschijnlijk groot genoeg om lokale extinctions te kunnen compenseren.

Tabel 9. Resultaten logistische regressie bosloopkevers.

Bosaffiniteit: zie tabel 5.

log OPP = logaritme oppervlakte bos (ha), LHW5 = lengte houtwal (km) binnen r = 500 m, LW1 = lengte weg (km) binnen r = 100 m, LW5 = lengte weg (km) binnen r = 500 m, OPPM = oppervlakte maisland binnen r = 100 m, OPPG = oppervlakte grasland binnen r = 100 m, log OPPB5 = oppervlakte bos (ha) binnen r = 500 m, V2 = percentage verklaarde variantie, + = positieve correlatie, - = negatieve correlatie.

	bosaffi-	OPP	LHW5	LW1	LW5	OPPM	OPPG	OPPB5	V2
	niteit	(log)						(log)	
<u>Abax parallelipedus</u>	S W2	2							0
<u>Carabus nemoralis</u>	S N1	3		-					21
<u>Harpalus quadripunctatus</u>	S NW	2							0
<u>Nebria brevicollis</u>	E N1	4					+		31
<u>Notiophilus biguttatus</u>	E NW	3	-	-	+				49
<u>Notiophilus rufipes</u>	S WI	2	-						21

3.1.4 Samenvatting en conclusies

1. In het kleinschalige cultuurlandschap van Twente werden 22 eiken-berkenbosjes onderzocht op het voorkomen van invertebraten met behulp van vijf vangpotten per bosje. Er werd in twee perioden van het jaar gevangen: twee weken in het voorjaar en twee weken in het najaar.
2. In totaal werden 44 soorten loopkevers gevangen, waarvan er 15 als bossoorten zijn aangemerkt en 1 als bosrandsoort (tabel 3). Van dit aantal zijn 9 soorten bij de stenotope soorten ingedeeld. Volgens een strenger selectiecriteria (Turin 1989) kunnen er slechts 11 bossoorten worden onderscheiden, waarvan 8 stenotope soorten. Slechts twee stenotope bossoorten zijn niet tot vliegen in staat: Abax parallelepipedus en Cychrus caraboides (tabel 3).
Het gevangen aantal soorten per oecologische groep werd geanalyseerd m.b.v. multiple regressieanalyse volgens GENSTAT.
- 3.1 Het gevangen aantal cultuurvolgende soorten is negatief gecorreleerd met de oppervlakte aan bos in de omgeving van de vanglocatie (tabel 4).
 - 2 Het gevangen aantal stenotope bosloopkevers is daarentegen positief gecorreleerd met de oppervlakte van het bos in de omgeving van de vanglocatie.
 - 3 De negatieve correlatie tussen het gevangen aantal stenotope bosloopkevers en de oppervlakte van de bosjes waarbinnen bemonsterd werd, roept echter vragen op over de betrouwbaarheid van de gegevens met betrekking tot:
 - de representativiteit van de vangsten
 - de affiniteit van de als stenotoop aangemerkte loopkevers voor bos
 - de mate waarin de geïnventariseerde bosjes verbonden zijn voor slecht verbreidende bosloopkevers.
- 4.1 De kans op voorkomen van Notiophilus biguttatus en N. rufipes is negatief gecorreleerd met de grootte van het bosje. Hoogstwaarschijnlijk bezitten de met voedingsstoffen verrijkte kleine bosjes een betere habitatkwaliteit voor deze soorten dan de relatief grote bosjes.
 - 2 De aanwezigheid van Nebria brevicollis is positief gecorreleerd met de oppervlakte grasland in de omgeving van de vanglocatie.

- 3 Pterostichus oblongopunctatus, een stenotope bossoort die zelden vliegt, blijkt in alle geïnventariseerde bosjes voor te komen, evenals de 'lange-afstand-loper' Carabus problematicus.

3.2 Miljoenpoten

3.2.1 Inleiding

Miljoenpoten zijn dieren van de bosbodem (Blower 1955:139). Voor zover soorten ook buiten bosgebieden voorkomen, zijn ze volgens Verhoeff (1928) te beschouwen als relictten van de fauna van het oorspronkelijke uitgestrekte bosareaal. Enkele soorten worden echter zo vaak buiten het bos aangetroffen dat ze ons inziens niet als bossoort kunnen worden aangemerkt, zoals Omma-
toiulus sabulosus en Cylindroiulus latestriatus. Deze soorten hebben een zeer groot verspreidingsgebied; laatstgenoemde tot ver buiten Europa (Jeekel 1978). Vooral bossoorten zullen nadeel ondervinden van versnippering van bosgebieden. Hun verspreidingspatronen kunnen hiertoe een aanwijzing geven. In de kleinste geïsoleerde bosjes verwachten we de minste bossoorten.

3.2.2 Verspreiding van soorten

In de bemonsterde bosjes in Twente werden 8 soorten miljoenpoten gevangen (tabel 10). De helft van deze soorten zijn niet eerder in Twente waargenomen, namelijk Polydesmus denticulatus, Glomeris marginata, Craspedosoma rawlinsii en Cylindroiulus latestriatus (Jeekel 1978). De tabel laat zien dat drie bossoorten in meer dan de helft van het aantal bosjes voorkomen. Van deze talrijke soorten zijn er gemiddeld niet meer exemplaren in een bosje gevangen dan van de overige soorten; er is dan ook geen verband tussen het aantal bosjes waarin de soorten zijn aangetroffen en het gemiddeld aantal gevangen individuen van de soorten per bosje (fig. 4). Als we mogen aannemen dat de soorten een min of meer gelijke kans hebben om gevangen te worden, dan geeft dit een aanwijzing dat soorten die talrijk in het onderzoekgebied voorkomen, er niet in hogere dichtheden voorkomen dan de overige soorten.

Miljoenpoten verplaatsen zich doorgaans over geringe afstanden. Ze worden daarbij eerder afgestoten door droge omstandigheden, dan aangetrokken door vochtige (Cloudsley-Thompson 1958). Ze zijn voornamelijk 's nachts en op regenachtige dagen actief. Cylindroiulus punctatus schijnt niet erg plaatstrouw te zijn: elke generatie bezet nieuwe plekken (Blower 1969: 213). Vertegenwoordigers van de Polydesmidae (o.a. Polydesmus denticulatus)

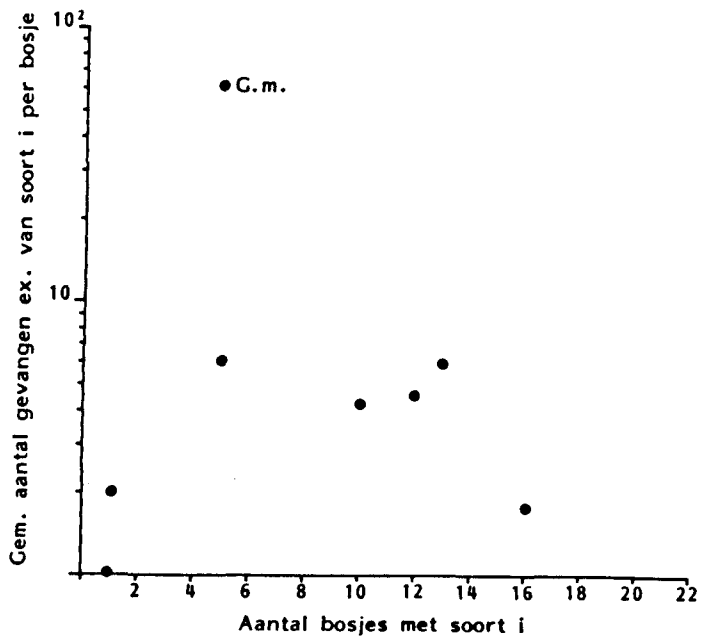


Fig. 4. Verband tussen het aantal bosjes waarin een miljoenpootsoort voorkomt en het gemiddeld aantal gevangen exemplaren per bosje.

G.m. - Glomerus marginata.

Tabel 10. Aantal gevangen miljoenpoten per bosje.

n bos = aantal bossen waarin een soort voorkomt;

N ind. = totaal aantal gevangen individuen van een soort;

Biotoop: b = stenotype bossoort, (b) = eurytope bossoort (Blower 1955, Neumann 1971, Jeekel 1978, Fairhurstz & Armitage 1980).

Synantropie: a = soort die uitsluitend in min of meer natuurlijk biotoop (Jeekel 1978) voorkomt;

b = soort die tevens in door de mens beïnvloede milieus voorkomt;

c = soort die uitsluitend synantropoof voorkomt.

	Bos nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	n bos	N ind.	biotoop	synantropie	
<i>Cylindroiulus punctatus</i>		1	1	0	1	1	0	0	0	3	3	1	2	1	0	1	4	1	0	3	2	3	1	16	29	b	a	
<i>Polydesmus denticulatus</i>		0	0	6	0	22	0	0	0	2	4	3	6	2	4	0	8	2	5	0	0	5	8	13	77	(b)	b	
<i>Julus scandinavicus</i>		0	0	3	0	8	4	0	1	1	7	0	0	6	0	6	1	8	0	0	0	9	1	12	55	(b)	a	
<i>Ommatoiulus sabulosus</i>		0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	3	0	3	0	3	0	1	1	27	1	10	43	(b)	a	
<i>Clomeris marginata</i>		0	0	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	42	0	105	54	0	0	0	0	86	0	5	306	b	a	
<i>Chromatoiulus projectus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	0	0	12	0	1	0	2	0	0	0	1	5	30	b	a
<i>Craspedosoma rawlinsii</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	(b)	a	
<i>Cylindroiulus latestriatus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	(b)	b	
Aantal soorten		1	1	3	1	4	1	0	2	3	4	5	3	5	1	5	4	5	1	3	2	5	4					

zouden eveneens nogal reislustig zijn, getuige een opmerking van Blower (1969): 'Polydesmids range far and wide and usually rest during the day under stones, logs and other surface debris'. Soorten van deze familie zouden meer aan het bodemoppervlak leven dan vertegenwoordigers van de familie Julidae (Blower 1955, 1969). Ommatoiulus sabulosus vormt hierop wellicht een uitzondering. Van deze soort zijn massale migraties waargenomen. Ze schijnen dit gedrag alleen te vertonen als de populatie een extreem hoge dichtheid bereikt (Verhoeff 1900, Cloudsley-Thompson 1951, 1958). Een dergelijk verschijnsel zou ook wel eens bij andere soorten kunnen optreden, vooral bij soorten die onder normale omstandigheden ook wel in open terrein voorkomen (Southwood 1962). Vangsten van Julus scandinavicus in de duinen bij Den Haag (Meyendel) lijken eveneens te wijzen op plotseling optredende migratie (Barlow 1957). In hoeverre genoemde soorten zich door het kleinschalige cultuurlandschap van Twente kunnen verplaatsen is volkomen onbekend. Voor Ommatoiulus sabulosus lijkt de weerstand niet erg groot. Volgens Verhoeff (1900) zou de soort zijn areaal in de loop der tijden aanzienlijk hebben uitgebreid: vanuit het westelijk Middellandse Zee gebied tot ver in het noorden en oosten van Europa. Miljoenpoten zouden ook passief door mensen en hun transportmiddelen kunnen worden verbreid. Aangezien cultuurvogels eerder de kans lopen door mensen te worden meegenomen, zijn de in Twente gevangen soorten ingedeeld naar de graad van synanthropie (tabel 10).

Geen der soorten kan als synanthroop worden aangemerkt. De meeste soorten komen vrijwel uitsluitend in hun natuurlijke biotoop voor. Slechts twee soorten worden ook wel eens in een culturele omgeving aangetroffen, nl. Polydesmus denticulatus en Cylindroiulus latestriatus.

Glomeris marginata komt in ons land voornamelijk in oude ongeschonden loofbospercelen voor (Jeekel 1978). De soort is volgens Haacker (1968:108) zeer plaatstrouw. De Glomeris-soorten zijn relatief gevoelig voor uitdroging. Alleen door zich op te rollen kunnen ze uitdroging voorkomen. Een wijfje kan jaren achtereen aan de voortplanting bijdragen (iteropariteit); ze kan daarbij wel 10 jaar oud worden (Blower 1985:30). In het Twentse onderzoekgebied is de soort slechts in vijf bosjes gevangen, waarvan drie bosjes tot voor kort nog met elkaar waren verbonden (Fig. 5). In deze bosjes werd de soort in relatief grote aantallen gevangen: in figuur 4, waar voor alle soorten het gemiddeld aantal gevangen individuen per bosje is uitgezet tegen het aantal bosjes waarin de soort voorkomt, neemt Glomeris marginata een extreme positie in. Het verspreidingsbeeld doet vermoeden dat de soort nadeel ondervindt van toenemende isolatie van habitatplekken.



○ Vanglocaties

Fig 5. Verspreiding van de miljoenpoot Glomeris marginata (Villers); de geïnventariseerde bos-eilandjes zijn als cirkels weergegeven; de grootte van de cirkel geeft de oppervlakte aan.

● = aanwezig, 0 = afwezig, - = houtwal.

3.2.3 Multipele regressie analyse

De soortenrijkdom van de bosjes is geanalyseerd met behulp van multipele regressie analyse. De regressie is in twee stappen uitgevoerd. Allereerst een analyse op potniveau met habitatvariabelen (n=110) en daarna een regressie op de residuen van de eerste stap met bos- en omgevingsvariabelen (n=22).

De significante correlaties zijn weergegeven in tabel 11.

Het gevangen aantal soorten blijkt positief te zijn gecorreleerd met de oppervlakte aan bos binnen een cirkel met een straal van 100 m rond het centrum van de vanglocatie en negatief te zijn gecorreleerd met de oppervlakte aan maisland in de omgeving. Dit is in overeenstemming met het gegeven dat de meeste soorten miljoenpoten gebonden zijn aan een bosrijke omgeving en cultuurland mijden.

Tabel 11. Resultaten multipele regressie aantal soorten miljoenpoten met bos- en omgevingsvariabelen.

stap 1: analyse op potniveau	stap 2: analyse van de residuen				
V^2	OPPM	LHW1	OPPBI	OPP	V^2
12 %	-	-	+	-	49 %

V^2 = percentage verklaarde variantie ($\alpha = 0.05$).

+ = positieve correlatie

- = negatieve correlatie

voor verklaring afkortingen: zie bijlage 1.

3.2.4 Discussie

Miljoenpoten zijn vooral actief in het voor- en najaar. Voor zover bekend vielen de beide vangperiodes (5 - 26.6.86 en 18.9 - 2.10.86) min of meer binnen de activiteitsperiode van de meeste soorten (Barlow 1957). Julus scandinavicus en Cylindroiulus latestriatus zijn vroeger actief dan de eerste vangperiode en later dan de tweede vangperiode (Barlow 1957). Deze soorten zouden onderbemonsterd kunnen zijn. Opvallend is dat een der algemeenste miljoenpoten in ons land, nl. Proteroiulus fuscus, niet is gevangen. Deze soort, die voornamelijk in loofbossen voorkomt, is wel in Zuid-Twente gevonden (Jeekel 1978). Afgezien van genoemde onvolkomenheden geven de

vangsten waarschijnlijk een vrij goed beeld van de miljoenpotenfauna van de bosjes. De resultaten van de multiële regressie analyse zijn niet erg verrassend. Miljoenpoten zijn bosdieren die het cultuurland doorgaans mijnden. Het feit dat het aantal soorten niet positief (en zelfs negatief) is gecorreleerd met de oppervlakte van het bosje waarbinnen de vanglocatie lag, wijst niet op een beïnvloeding van de uitsterfkans van deelpopulaties door verkleining van de oppervlakte van de bosjes. Ook in kleine geïsoleerde bosjes kunnen miljoenpoten zich kennelijk nog lang handhaven.

3.3 Duizendpoten

3.3.1 Inleiding

Duizendpoten houden zich overdag schuil op vochtige, donkere plaatsen. In bossen zijn veel van dergelijke plekken te vinden. Duizendpoten zijn dan ook voornamelijk bosdieren. Vertegenwoordigers van de groep Geophilomorpha (tabel 12, nr. 1, 8, 9) zitten meestal in de grond, terwijl de Lithobius-soorten, die tot de groep Lithobiomorpha (= Lithobiida) behoren en Cryptops-soorten van de orde Scolopendromorpha, zich meer in oppervlakkig gelegen microhabitats ophouden, zoals onder boomschors, in rottend hout of in de strooisellaag (Eason 1964: 24). 's Nachts gaan ze op jacht naar prooidieren: insecten, wormen en slakken (Cloudsey-Thompson 1958: 50). Ze kunnen daarbij het bos verlaten. Dit is onder andere bekend van Lithobius forficatus (Eason 1964). Om uitdroging te voorkomen moeten ze dan wel weer bijtijds hun vochtige schuilplaats kunnen bereiken.

Van soorten die vooral in gebieden voorkomen die sterk door de mens zijn beïnvloed wordt wel aangenomen dat ze door de mens worden verbreid. Jeekel (1977) deelt de soorten daarom in naar de mate van synantropie (tabel 12).

3.3.2 Verspreiding van soorten

In de bemonsterde eikenberkenbosjes werden in totaal 9 soorten duizendpoten gevangen. Twee soorten werden nog niet eerder in Twente aangetroffen: Lithobius melanops en Cryptops hortensis (Jeekel 1977). Lithobius pelidnus, een stenotope bossoort, die ooit in Oost-Twente is gevangen (Jeekel 1977), werd echter niet in de bosjes gevonden. Tabel 12 laat zien dat overal weinig individuen werden gevangen. Dit betekent dat de soorten in een geringe dichtheid voorkomen en/of dat hun vangkans gering is.

Plaatselijk schijnen duizendpoten in een grote dichtheid te kunnen voorkomen. In vochtige loofbossen met een goed ontwikkelde strooisellaag kun-

Tabel 12. Aantal gevangen duizendpoten per bosje.

	Bos nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	n bos	N ind.	biotoop	synantropie
<i>Brachygeophilus truncorum</i>		0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	4	9	b	a
<i>Cryptops hortensis</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	5	7	(b)	b
<i>Lithobius aulacopus</i>		2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	b	a
<i>Lithobius calcaratus</i>		1	0	1	0	0	0	0	1	3	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	8	10	(b)	a
<i>Lithobius crassipes</i>		6	2	0	2	3	2	1	0	0	0	1	2	0	0	1	5	0	1	0	1	1	1	14	29	(b)	a
<i>Lithobius forficatus</i>		1	0	1	0	1	0	2	0	2	0	1	2	2	4	0	0	1	0	0	1	0	0	11	18	(b)	b
<i>Lithobius melanops</i>		0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	6	8	b	b
<i>Lithobius species</i>		0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	5	6	,	-
<i>Schendyla nemorensis</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	4	4	b	a
<i>Strigamia acuminata</i>		0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	b	a
Aantal soorten (10)		4	1	3	2	2	3	2	1	4	2	2	5	3	1	3	2	4	3	2	3	2	2		98		

n bos = aantal bossen waarin een soort voorkomt;

N ind. = totaal aantal gevangen individuen van een soort;

Biotoop: b = stenotype bossoort, (b) = eurytope bossoort

(Eason 1964, Jeekel 1977);

Synantropie: a = soort die uitsluitend in min of meer natuurlijk biotoop

(Jeekel 1977) voorkomt;

b = soort die tevens in door de mens beïnvloede milieus

voorkomt;

c = soort die uitsluitend synantropisch voorkomt.

nen honderden individuen per m² voorkomen (Dunger 1964, Lewis 1981). Vooral kleine soorten, zoals vertegenwoordigers van de groep Geophilomorpha, komen onder gunstige omstandigheden in grote dichtheden voor. De vangkans van deze in de bodem levende soorten is echter gering (Tischler 1958, Lewis 1981). De vangkans van de Lithobiomorpha is veel groter, maar de meeste vertegenwoordigers van deze groep, zoals de Lithobius-soorten, schijnen zelden in hogere dichtheden voor te komen dan 20 per m² (Lewis 1981: 402).

Volgens Jeekel (1970) is het najaar niet het beste seizoen om duizendpoten te vangen. Dit is in overeenstemming met het feit dat we in juni meer exemplaren vingen dan in september, al is het verschil niet significant (teken-toets, n=9: P>0.05). Cryptops hortensis en Schendyla nemorensis werden uitsluitend in juni gevangen. De aantallen zijn echter te laag om conclusies over verschillen in vangkans tussen voor- en najaar te kunnen trekken. Wat de laatste soort betreft komt het verschil in vangfrequentie tussen voor- en najaar overeen met de indruk van Jeekel (1975) dat de dieren in zomer en herfst diepere bodemlagen opzoeken. Twee soorten werden uitsluitend in het najaar aangetroffen: Brachygeophilus truncorum en Strigamia acuminata. In een der vangpotten, die buiten een vanglocatie was ingegraven, werd van eerstgenoemde soort 16 individuen gevangen, verreweg het hoogste aantal. Wellicht kwamen de dieren alleen lokaal in een relatief hoge dichtheid voor gedurende de vangperiode. Concentraties van voedselzoekende dieren zijn onder andere bekend van Strigamia acuminata (Lewis 1981: 398).

3.3.3 Multipiele Regressieanalyse

Het geringe aantal gevangen duizendpoten geeft geen betrouwbare indruk van de soortenrijkdom van de bosjes. Als een soort niet in een bosje is gevangen kan dat zowel betekenen dat de soort er niet voorkomt, als dat de soort er in zeer geringe dichtheden voorkomt. Er werd dan ook geen verband gevonden tussen het aantal gevangen soorten duizendpoten enerzijds en de grootte en mate van isolatie van de bosjes anderzijds.

3.3.4 Discussie

De schaarse vangsten geven geen aanwijzing dat bepaalde soorten duizendpoten gevoelig reageren op versnippering van het bos. Ongetwijfeld zijn de eurytope bossoorten het minst kwetsbaar voor versnippering. De algemeenste soorten onder hen (Lithobius crassipes, L. forficatus en L. calcaratus) worden af en toe ook in het open veld aangetroffen (Tischler 1958, Eason 1964, Handke & Schreiber 1985). Toch is ook van deze soorten niet te ver-

wachten dat de uitwisseling van individuen tussen de geselecteerde bosjes groot zal zijn, zelfs al kunnen ze onopzettelijk door de mens worden verbreid. Als de uitsterfkans van locale populaties klein is, dan zouden soorten zich desondanks nog lang in kleine geïsoleerd gelegen bosjes kunnen handhaven. Duizendpoten kunnen jarenlang in leven blijven; veel soorten kunnen minstens zes jaar oud worden (Dunger 1964: 119).

3.4 Pissebedden

3.4.1 Inleiding

Landpissebedden komen vrijwel overal voor waar het vochtig is: onder stenen, tussen bladeren, in mos, in boomstronken, achter schors, in kelders, enz. Voor veel soorten zijn loofbossen een geschikt biotoop. De dieren zijn omnivoor; ze voeden zich voornamelijk met plantenafval (dode bladeren, schimmels, boomschors), maar ook wel met dieren. Onder invloed van veranderingen in de luchtvochtigheid verplaatsen pissebedden zich regelmatig, hetzij naar een vochtige plaats waar ze (passief) water kunnen opnemen of naar een relatief droge plek waar ze een teveel aan water kunnen afgeven. (Cloudsey-Thompson 1958, den Boer 1961). De opname van water kan ook actief gebeuren via de opname van voedsel. Op droge dagen concentreren sommige soorten zich op plaatsen met een relatief hoge luchtvochtigheid, bijvoorbeeld onder een liggende boomstam. Dit is onder andere geconstateerd bij *Armadillidium vulgare* en *Porcellio scaber* (Warburg 1987). 's Nachts wordt deze schuilplaats doorgaans verlaten. Bij een hoge temperatuur en luchtvochtigheid kan dit massaal gebeuren (Lokke 1966). Bij het foerageren blijven de meeste individuen in de buurt van de schuilplaats; enkelen komen verder dan 10 meter (Paris 1965). Bij gebrek aan voedsel kunnen ze nog verder weglopen. Ze keren dan niet meer terug naar hun oude schuilplaats. Emigratie treedt op bij hoge dichtheden (Stachurski 1968). Verbreiding over afstanden van honderden meters en meer is alleen te verwachten bij eurytope soorten die zich in de buurt van huizen ophouden. Zo zouden *Armadillidium vulgare* en *Metaponorthus pruinosus* door allerlei voermiddelen over zeer grote afstanden zijn verbreid, niet alleen over geheel Nederland, maar zelfs over de gehele wereld (Holthuis 1956, Paris 1963).

3.4.2 Verspreiding van soorten

In de eikenberkenbosjes van Twente zijn zes soorten pissebedden gevangen (tabel 13). Dit aantal lijkt laag in verhouding tot het totaal aantal van 20 soorten dat in onze loofbossen voorkomt, maar uitzonderlijk is dit waarschijnlijk niet: in een bos bij Oxford en in een bosje bij Kiel werden slechts vijf soorten pissebedden aangetroffen (resp. Brereton 1957, Tischler 1958). Het is natuurlijk mogelijk dat soorten die in geringe dichtheden voorkomen niet zijn gevangen. Dit geldt vooral als de vangperiode kort is. In de Twentse bosjes werd twee weken in juni en twee weken in september gevangen. Deze perioden lijken het meest geschikt om een gebied op pissebedden te bemonsteren, aangezien de bovengrondse activiteit dan het grootst is (Dunger 1964: 94). In juni werden meer individuen en meer soorten gevangen dan in september (tekentoets: $P < 0.005$). Dit zou verband kunnen houden met de reproductieperiode van de dieren. De meeste soorten planten zich verscheidene keren per jaar voort (iteropariteit), maar de top van de reproductie valt in het voorjaar en de vroege zomer (Warburg 1987). Naarmate een soort in meer bosjes voorkomt, zijn er ook meer exemplaren van gevangen (Fig. 6). Als we er van uit mogen gaan dat de vangkansen van de soorten min of meer gelijk zijn, dan geven de vangstverschillen de werkelijke dichtheidsverschillen weer. Dit zou betekenen dat soorten die in relatief geringe dichtheden voorkomen minder algemeen in het onderzoeksgebied voorkomen, of althans in minder bosjes zijn gevangen.

Over het voorkomen van pissebedden is weinig bekend. De meeste inheemse soorten worden als zeldzaam opgegeven (Polk 1959). Vijf van de zes soorten die in de Twentse bosjes zijn gevangen werden ook in de kalkgraslanden van Zuid-Limburg aangetroffen (op een totaal van 18 soorten, van Etten & Roos 1984); Armadillidium pulchellum schijnt in de kalkgraslanden te ontbreken. Deze soort, die vochtige plaatsen in loofbossen prefereert, wordt als zeer zeldzaam voor ons land opgegeven (Polk 1959). Toch werd deze pissebed in de meeste Twentse bosjes gevangen (tabel 1³). Opvallend is dat een verwante en zeer algemene soort als Armadillidium vulgare niet in de bosjes schijnt voor te komen. Dit zou verband kunnen houden met de behoefte van deze soort aan een kalkrijk dieet (Cloudsey-Thompson 1958); het zure substraat van de bosjes zou derhalve ongeschikt zijn.

Pissebedden prefereren een omgeving die verzadigd is met waterdamp. Sommige soorten zijn echter in staat om geruime tijd in een omgeving te verblijven die niet verzadigd is met waterdamp. Als we ze rangschikken naar hun uitdrogingsgevoeligheid - van weinig (1) tot zeer gevoelig voor uitdroging (5)

Tabel 13. Aantal gevangen pissebedden per bosje.

bos nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Philoscia muscorum</i>	100	14	54	35	208	147	140	30	87	173	83	272	678	181	408	321	86	167	106	399	236	171
<i>Porcellio scaber</i>	0	0	3	1	1	66	1	0	30	80	8	20	26	5	15	125	9	0	28	706	32	15
<i>Armadillidium pulchellum</i>	1	3	0	6	13	0	26	2	34	5	1	0	0	19	135	0	7	0	0	0	1	20
<i>Oniscus asellus</i>	0	0	0	1	4	6	1	0	0	11	0	22	6	15	19	0	5	0	1	11	20	14
<i>Ligidium hypnorum</i>	14	6	0	0	277	0	0	2	0	0	13	0	22	1	3	3	1	2	0	0	1	6
<i>Metaponorthus pruinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N soorten (6)	3	3	2	4	5	3	4	3	3	4	4	3	5	5	5	3	5	2	3	3	5	5

bos nr.	n bos	N ind.	biotoop	voorkomen Ned.
<i>Philoscia muscorum</i>	22	4196	(b)	a
<i>Porcellio scaber</i>	18	1171	(b)	a
<i>Armadillidium pulchellum</i>	14	273	(b)	zz
<i>Oniscus asellus</i>	14	136	(b)	za
<i>Ligidium hypnorum</i>	13	351	b	a
<i>Metaponorthus pruinus</i>	1	2	-	a
N soorten (6)		6129		

n bos = aantal bossen waarin een soort voorkomt;

N ind. = totaal aantal gevangen individuen van een soort

biotoop: b = stenotope bossoort, (b) = eurytope bossoort;

voorkomen: a = algemeen, za = zeer algemeen, z = zeldzaam; zz = zeer zeldzaam

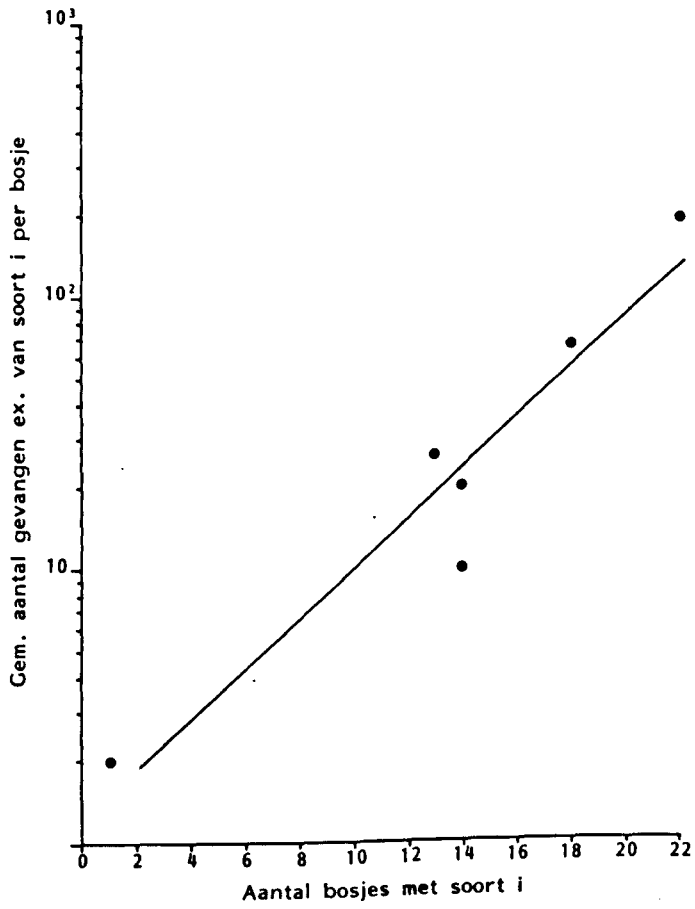


Fig. 6. Verband tussen het aantal bosjes waarin een pissebeddensoort voorkomt en de logaritme van het gemiddeld aantal gevangen exemplaren per bosje ($r = +0.95$, $P < 0.005$).

- krijgen we de volgende reeks (Edney 1954, Brereton 1957, Polk 1957):

Armadillidium pulchellum (1), Porcellio scaber (1), Metaponorthus pruinus (2), Philoscia muscorum (3), Oniscus asellus (4), Ligidium hypnorum (5). De laatste soort kan als een stenotope bossoort worden aangemerkt; de overige soorten gelden als eurytoop. Vijf van de zes soorten komen in meer dan de helft van het aantal bosjes voor. Metaponorthus pruinus is slechts in een enkel bosje aangetroffen, maar in dit geval gaat het niet om een bossoort. Volgens Holthuis (1956) en Polk (1959) komt de soort algemeen in Nederland voor op relatief droge en zonnige plaatsen.

3.4.3 Multipiele regressieanalyse

De analyse van het totale soortenaantal werd in twee stappen uitgevoerd: na een regressie op potniveau met habitatvariabelen werd een regressie op de residuen van de eerste stap uitgevoerd met bos- en omgevingsvariabelen. De habitatvariabelen verklaarden 7% van de variatie. Van de omgevingsvariabelen bleek alleen de weglengte ($r = 250$ m) positief te zijn gecorreleerd met het aantal soorten (verklaarde variantie: 9%).

3.4.4 Discussie

De vijf gevangen bossoorten blijken in meer dan de helft van het aantal bemonsterde bosjes voor te komen (tabel 12). Op grond hiervan krijgen we niet de indruk dat het leefgebied van deze soorten zo zeer versnipperd is dat ze gevaar lopen uit te sterven, al geven recentere vangsten een aanwijzing dat meer geïsoleerde bosjes minder soorten bevatten (Soesbergen & Mabelis 1989). De gevangen soorten komen algemeen in ons land voor, met uitzondering van Armadillidium pulchellum. Deze geldt als zeer zeldzaam voor Nederland, maar komt zo talrijk en weid verbreid in het onderzoekgebied voor dat de soort er zich waarschijnlijk tot in lengte van jaren zal kunnen handhaven. Dit neemt niet weg dat meer kwetsbare soorten inmiddels uit Twente kunnen zijn verdwenen.

Met uitzondering van Ligidium hypnorum worden de gevangen soorten ook wel buiten de bosjes aangetroffen, onder andere in wegbermen. De veronderstelling dat de positieve correlatie tussen het aantal soorten per bosje en de totale lengte van de wegen (binnen een straal van 250 m rond het bosje), verband zou kunnen houden met de functie van de wegbermen als verbindingsbanen tussen de bosjes, is echter louter speculatief. De afstanden die

pissebedden hemelsbreed afleggen zijn waarschijnlijk gering, al kunnen we met onze vervoermiddelen onbewust voor een snelle verbreiding over grote afstanden zorgen.

3.5 Huisjesslakken

3.5.1 Inleiding

De meeste slakkesoorten leven van half vergane plantedelen, algen, zwammen en korstmossen. Hun voorkomen wordt dan ook niet zozeer bepaald door de aanwezigheid van bepaalde voedselplanten, maar veeleer door microklimaat en bodem (Kerney & Cameron 1980). Zo hebben huisjesslakken kalk nodig voor de opbouw van hun huisjes. In bossen op voedselarme zandgrond komen dan ook niet veel soorten huisslakken voor (Mörzer Bruyns et al. 1959).

Actief kunnen de huisjesslakken zich slechts over geringe afstand verplaatsen (Cowie 1980, Goodfriend 1983), maar via transport van plantgoed en groenten kunnen er in principe over grote afstanden worden meegenomen. Voor bossoorten lijkt de kans hiertoe echter gering. Verbreiding van (eieren van) slakjes door vogels behoort eveneens tot de mogelijkheden, maar komt waarschijnlijk evenmin veel voor (Butot 1977). De geringe verbreidingsmogelijkheden van slakken houdt in dat ze ernstig nadeel zouden kunnen ondervinden van versnippering van hun leefgebieden. Vooral stenotope soorten zullen eenmaal ontvolkte habitat-eilanden niet snel meer kunnen herbevolken. De verwachting is dan ook dat kritische bossoorten nogal eens in geïsoleerde bosjes zullen ontbreken.

Verspreidingsgegevens van huisjesslakken in het cultuurlandschap zijn betrekkelijk schaars. Resultaten van Engels onderzoek laten zien dat hagen die in een bosrijke omgeving voorkwamen een rijkere slakkenfauna bezaten dan hagen die in het open veld waren aangeplant. Tevens bleek dat er meer soorten voorkwamen in oude dan in jonge hagen (Cameron & Down 1980). Duits onderzoek leverde een soortgelijk resultaat op: het gaf een sterke indicatie dat houtwallen een rijkere bosslakkenfauna bezitten naarmate ze dichterbij loofbos liggen (Ploch 1984). Onderzoek van Reinink (1979) naar het voorkomen van landslakken in de aangeplante loofbossen van de IJsselmeerpolders, geven een indruk van hun kolonisationsnelheid. Het aantal soorten bleek positief gecorreleerd met de ouderdom van de bossen terwijl er een negatief verband werd gevonden tussen het aantal soorten en de afstand

van de bossen tot het oude land. Bij berekening van de partiële correlatiecoëfficiënten bleek alleen het eerste verband significant.

3.5.2 Verspreiding van soorten

In de tweede helft van september werden de 22 geselecteerde eikenberkenbosjes op huisjesslakken geïnventariseerd door het nemen van vijf strooiselmonsters per bosje (p...). Zoals te verwachten werden weinig soorten in dit zure milieu gevangen. Ook het aantal individuen was opvallend laag (tabel 14). In de vangpotten werden echter nog minder individuen aangetroffen: Slechts vier individuen van Nesovitrea hammonis en geen enkel exemplaar van Oxychilus alliarius. In een der vangpotten (in bos nr. 8) werd wel Discus rotundatus gevangen.

Ter vergelijking zijn in het onderzoeksgebied ook een aantal elzen-essenbosjes geïnventariseerd door het nemen van strooiselmonsters: het aantal soorten bleek er beduidend hoger (tabel 15). Verder lijkt de kans hier groter om ook de vier in tabel 14 genoemde soorten van de eikenberkenbosjes aan te treffen. Deze soorten komen algemeen in Nederland voor, zij het dat het verspreidingsgebied van Zonitoides excavatus voornamelijk beperkt is tot Oost-Nederland (Butot 1983).

Slechts twee van de vijf gevangen soorten kunnen als bossoort worden aangemerkt: Zonitoides excavatus en Discus rotundatus (Butot 1962, Ant 1963, Mörzer Bruyns et al. 1959).

Nesavitrea alliarius zou kenmerkend zijn voor zomereikenberkenbossen op zandgrond (Mörzer Bruyns 1947), maar zijn habitat voorwaarden zijn zeker veel ruimer (Kerney & Cameron 1980).

Euconulus fulvus komt voornamelijk in voedselrijke bossen voor, maar is ook in eikenberkenbossen een vrij algemene verschijning (Mörzer Bruyns et al. 1959).

Oxychilus alliarius komt zowel in bossen als in open terrein voor. De soort is niet kieskeurig en verdraagt een schrale bodem (Kerney & Cameron 1980).

3.5.3 Multipele regressieanalyse

Het aantal soorten en individuen is te gering om een verband tussen het aantal soorten en de gemeten landschapsvariabelen te kunnen vaststellen.

Tabel 14. Aantal gevangen huisjesslakken per bosje.

soorten	bosnr	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	n bos	N ind	I	II	III
<u>Nesovitrea hammonis</u> Ström		0	0	2	0	5	0	1	1	0	3	0	0	6	0	7	2	12	4	0	3	8	4	13	58	e	za	a
<u>Euconulus fulvus</u> Müller		0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	2	0	5	0	0	0	1	0	0	0	3	0	6	14	e	za	a
<u>Oxychilus alliarius</u> Miller		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	5	e	a	4 loc.
<u>Zonitoides excavatus</u> Alder		0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8	(b)	a	3 loc.
N soorten (4)		0	0	2	0	3	0	1	1	0	1	1	0	2	0	2	1	2	1	0	2	3	1					

n bos= aantal bossen waarin de soort voorkomt

N ind.= totaal aantal gevangen individuen van een soort

I= biotoop: (b)= eurytope bossoort; e= eurytope soort

II= zeldzaamheid in Nederland (Butot 1983): za= zeer algemeen; a= algemeen

III= zeldzaamheid in Twente (Roding 1976): a=algemeen; loc.= aantal locaties waar de soort tot 1976 is gevonden.

3.5.4 Discussie

Het zure milieu van de eikenberkenbossen is ongeschikt voor huisjesslakken. De gevonden slakkesoorten zijn dan ook erg klein (<5 mm.). Bovendien komen ze slechts in geringe dichtheden in eikenberkenbossen voor, vooral als het Ca-gehalte van de strooisellaag er gering is. (Wareborn 1969, 1970). In de Twentse bosjes bleken ze in lagere dichtheden voor te komen dan in de (26) eikenberkenbossen die indertijd door Mörzer Bruyns et al. (1959) zijn geïnventariseerd: resp. gemiddeld 12 en 70 individuen per m². In een aantal Duitse eikenberkenbossen werden huisjesslakken echter in nog lagere dichtheden aangetroffen dan in Twente, ic. gemiddelde 1.5 individuen per m² (Thiele 1956).

Slechts voor twee van de vijf gevangen huisjesslakken zijn bosjes te beschouwen als habitateilanden (Zonitoides excavatus en Discus rotundatus); de overige soorten komen ook wel in wegbermen voor. Bij een inventarisatie van wegbermen in het Kromme Rijngebied (Maes 1972), bleek Nesovitrea hammonis er zelfs talrijker voor te komen dan de overige (19) soorten die er gevonden werden.

De twee genoemde bossoorten werden slechts in een enkel eikenberkenbosje aangetroffen; in het elzen-essenbos lijken ze algemener (tabel 15).

De gegevens zijn ontoereikend om uitspraken te doen over de invloed van versnippering van het bosgebied op de overlevingskans van de soorten.

3.6 Mieren

3.6.1 Inleiding

Voor het onderzoek naar de relatie tussen de grootte en de ligging van bosjes in het cultuurland en het aantal miersoorten dat er voorkomt, zijn alleen die soorten van belang die op een of andere manier van bos afhankelijk zijn. Deze bossoorten knagen nestgangen in hout (boom, stronk, tak), werpen nestheuvels op van takjes en/of leven van het koolhydraatrijke uitscheidingsprodukt van planteluisen die in bomen leven (Mabelis 1983).

Tabel 15. Aantal gevangen huisjesslakken in Elzen-Essenbosjes in Twente.

	elzen-essenbosjes							
	nr. bosje	23	24	25	26	27	28	29
soorten								
<i>Aegopinella pura</i>		2						
<i>Carychium minimum</i>		4			1			
<i>Cochlicopa lubrica</i>				1				
<i>Euconulus fulvus</i>				1	4	2	1	7
<i>Discus rotundatus</i>		22			10	12		
<i>Nesovitrea hammonis</i>		12		3	6	13	7	6
<i>Oxychilus alliarius</i>						1	1	1
<i>O. cellarius</i>				2		1		
<i>Succina putris</i>		13				1		
<i>Vitrea crystallina</i>		13		1		4		
<i>Vitrina pellucida</i>								29
<i>Zonitoides excavatus</i>		2	1				1	
<i>Z. nitidus</i>		4	15			5		
onbepaald			1	1	1	2		
aantal exemplaren		72	17	9	22	41	10	44
aantal soorten (13)		8	2	5	4	8	4	5

Over de verspreiding van mieren in een cultuurlandschap is weinig bekend (Tischler 1958, Brasse 1973). Bossoorten zijn er alleen te verwachten als er bosjes of houtwallen aanwezig zijn. Houtwallen kunnen dienen als woonplaats of als tijdelijke verblijfplaats (stapsteen). Alleen voor de grotere bossoorten, zoals rode bosmieren, kan een houtwal tevens als verbindingsbaan dienen. Van de 22 geïnterpreteerde bosjes zijn twee bosjes (9 en 10) onderling verbonden middels een houtwal.

Soorten die veel energie steken in de bouw van hun nest blijven doorgaans jaren achtereen op dezelfde plek wonen, maar er zijn ook soorten die regelmatig verhuizen, soms zelfs verscheidene keren per jaar (Mabelis & Mabelis-Jonkers 1978). Volken die slechts één koningin bezitten gaan in de regel te gronde als de koningin sterft, maar volken die verscheidene (tot vele) koninginnen bezitten kunnen veel langer stand houden. Zulke polygyne volken kunnen dochternesten opsplitsen, waardoor een kolonie van nesten kan ontstaan. Het meest bekend zijn de kolonies van de rode bosmier. Deze kunnen

meer dan honderd jaar stand houden.

Geïsoleerde bosjes kunnen alleen worden bereikt door gevleugelde mieren, i.c. jonge koninginnen en mannetjes. In de regel wordt het geslachtsbroed jaarlijks geproduceerd gedurende een relatief korte periode. Alleen bevruchte koninginnen kunnen een nieuw volk stichten. De bevruchting van de jonge koninginnen vindt doorgaans plaats tijdens de zogenaamde bruidsvlucht, d.w.z. buiten het nest en met mannetjes van andere volken. Daarna zullen ze een geschikte nestplaats moeten zien te vinden. Over de afstanden die koninginnen kunnen afleggen is zeer weinig bekend. Haeseler (1982) maakt melding van vangsten van mierenkoninginnen (Lasius umbratus, L. fuliginosus, Formica rufa) op een lichtschip dat 6 km van de kust lag. Over het algemeen zullen koninginnen van kleine miersoorten gemakkelijker door de wind kunnen worden meegevoerd en derhalve over grotere afstanden worden verbreid dan koninginnen van relatief grote soorten, zoals rode bosmieren (zie: Glick 1939). Koninginnen van rode bosmieren staan bekend als slechte vliegsters ('clumsy flyers', Rosengren & Pamilo 1983), en vallen, mede door hun grootte, gemakkelijk ten prooi aan insectenetende vogels.

Bij een aantal miersoorten moet aan nog een derde voorwaarde voldaan zijn om een volk te kunnen stichten. De koninginnen van deze soorten zijn voor de verzorging van het eigen broed geheel afhankelijk van werksters, hetzij van de eigen soort of van een gastheersoort. Voor de kolonisatie van een gebied zullen deze koninginnen moeten proberen zich door zo'n gastheersoort in het nest te laten opnemen. Als dit lukt kan de koningin met de eileg beginnen; de werksters zorgen dan verder wel voor het broed. Indien de koningin van de gastheersoort wordt gedood, zullen de indringers al vrij snel getalsmatig de overhand krijgen. Deze soorten zijn dus slechts tijdelijk afhankelijk van een gastheersoort voor de kolonisatie van een gebied; het zijn temporair sociaal parasieten. Er zijn ook soorten die gedurende hun gehele leven van een bepaalde gastheersoort afhankelijk zijn, zoals de Glanzende gastmier (Formicoxenus nitidulus), maar deze permanente sociaal parasieten zijn moeilijk te inventariseren.

Voor alle sociaal parasieten geldt dat de vestigingskans voor een belangrijk deel afhangt van de dichtheid van de betreffende gastheersoort.

3.6.2 Verspreiding

In het Twentse cultuurland werden 22 bosjes op mieren geïnventariseerd. Met behulp van vangpotten werden zowel werkstermieren, als koninginnen en mannetjes gevangen. Alleen de vangst van werksters duidt op de aanwezigheid

van een nest; koninginnen en mannetjes kunnen van een ander gebied zijn aangevlogen. Het aantal gevangen werksters is voornamelijk afhankelijk van de afstand van de vangpot tot het nest en is dus geen goede maat voor de talrijkheid van de soort in het betreffende bosje. Het aantal vangpotten waarin een soort is gevangen geeft wel een indruk van de relatieve talrijkheid in een gebied, althans van soorten die gemakkelijk te vangen zijn en bovendien een betrekkelijk klein foerageergebied bezitten (maximale foerageer afstand kleiner dan de onderlinge afstand tussen de vangpotten, i.c. 10 m). Van de soorten die in tabel 16 zijn vermeld voldoen de Formica-soorten, die een groot foerageergebied bezitten, en twee Lasius soorten (L. Umbratus, L. Brunneus), die nogal moeilijk te vangen zijn, niet aan de gestelde voorwaarden. Van de overige soorten blijkt het gemiddelde aantal vangpotten waarin een soort is gevangen, positief is gecorreleerd met het aantal bosjes waarin de soort voorkomt (Fig. 7). Dit is een aanwijzing dat soorten die in grotere nestdichtheden voorkomen in staat zijn om meer bosjes te koloniseren.

Een aantal soorten zijn wel binnen een vanggebied waargenomen, maar werden niet gevangen (in de tabel zijn deze met + aangemerkt). In totaal werden 14 mieresoorten waargenomen; negen hiervan zijn als bossoort aangemerkt. Slechts drie bossoorten werden in minstens de heft van de bosjes aangetroffen; de overige bossoorten zijn aanzienlijk minder talrijk (tabel 16). Het merendeel van de schaars voorkomende soorten zijn voor hun vestiging afhankelijk van andere soorten. Het geringe vestigingsvermogen van deze sociale parasieten is ongetwijfeld van invloed op de snelheid waarmee onbezette bos-eilandjes kunnen worden gekoloniseerd.

3.6.3 Multipiele regressieanalyse

Na correctie voor verschillen in biotoopeigenschappen van de plaatsen waar de vangpotten waren ingegraven, werd een multipiele regressie uitgevoerd tussen het aantal bossoorten met de gemeten bos- en omgevingsvariabelen (p.). Het aantal bossoorten bleek niet te zijn gecorreleerd met de oppervlakte aan bos in de omgeving van het vanggebied ($r = 100, 250, 500$ m). Wel werden significant negatieve correlaties gevonden met de lengte aan asfaltwegen rond het vanggebied ($r = 500$ m) en met de oppervlakte aan maisland in de directe omgeving ($r = 100$ m).

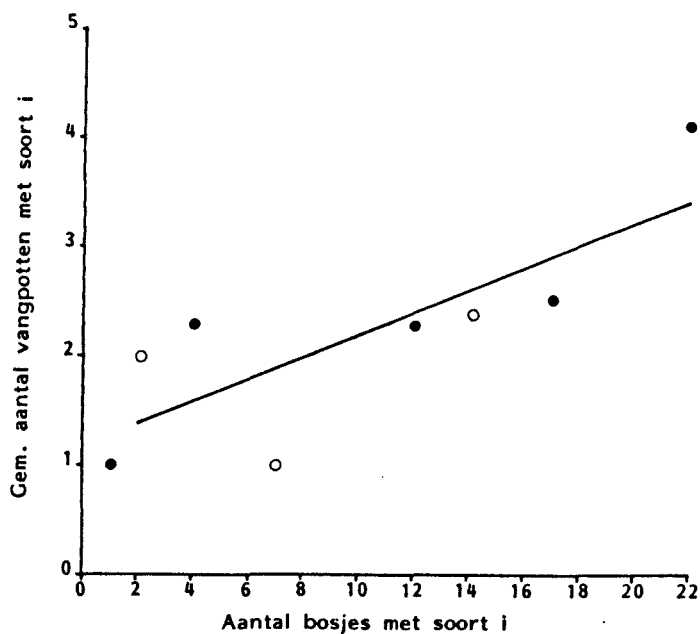


Fig. 7. Verband tussen het aantal bosjes waarin een miersoort voorkomt en het gemiddeld aantal vangpotten waarin de soort is gevangen ($r = +0.80$, $0.005 < P < 0.01$); soorten met een groot foerageergebied (*Formica* spp.) en moeilijk vangbare soorten (*Lasius umbratus*, *L. brunneus*) zijn weggelaten; 0 = bossoort.

Tabel 16. Mierenfauna van min of meer geïsoleerde bosjes in Twente

Aangegeven is het aantal vangpotten per bosje waarin een bepaalde soort is gevangen (maximaal 5 per bosje);
 + = niet gevangen, maar wel waargenomen binnen vanggebied; p = temporair sociaal parasiet; b = stenotope bossoort (b) = eurytope bossoort; n bos = aantal bossen waarin de soort voorkomt.

nummer bos		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	n bos	
<u>Myrmica ruginodis</u>	(b)	5	3	4	5	5	4	5	1	5	5	4	5	4	5	5	2	5	5	1	3	4	5	22	
<u>Stenamma westwoodi</u>	b	5	1	3	2	0	0	2	0	3	4	2	2	0	4	2	3	1	1	4	2	0	2	17	
<u>Myrmica rubra</u>		0	3	2	0	1	0	1	0	1	1	0	2	4	1	3	5	1	0	0	0	5	3	14	
<u>Leptothorax nylanderi</u>	b	0	0	0	0	+	1	2	0	0	2	1	0	1	2	3	0	0	4	0	4	3	4	12	
<u>Lasius niger</u>		0	0	1	2	+	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	7
<u>Formica fusca</u>		0	0	5	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	5	0	1	0	0	0	1	6	
<u>Lasius fuliginosus</u>	p	b	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4
<u>Formica polyctena</u>	p	b	5	0	0	0	0	0	0	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<u>Myrmica sabuleti</u>		0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<u>Lasius umbratus</u>	p	(b)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<u>Lasius brunneus</u>	b	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	1
<u>Leptothorax acervorum</u>	(b)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<u>Formica pratensis</u>	p	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<u>Formica rufa</u>	p	b	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		3	3	7	3	5	3	5	1	4	10	4	4	3	5	5	4	3	5	2	5	3	5		

3.6.4 Discussie

De negatieve correlatie tussen een aantal bossoorten en de oppervlakte aan maisland in de directe omgeving zou verband kunnen houden met de negatieve invloed van het gebruik van bestrijdingsmiddelen en gier bij de maisteelt op de habitatkwaliteit van een aantal bossoorten. Verruiging van de vegetatie als gevolg van bemesting van aangrenzende landbouwgronden verhoogt de extinctiekans en verkleint de koloniseatiekans van de meeste bossoorten. Metapopulaties van bossoorten kunnen zich waarschijnlijk alleen goed in een sterk versnipperd bosgebied handhaven indien de grond tussen de bosfragmenten extensief zou worden gebruikt. Bij het huidige landbouwkundige gebruik van de grond lopen populaties van thermofiele bossoorten, zoals de rode bosmieren, het grootste risico uit cultuurgebieden te verdwijnen (Mabelis & Soesbergen 1989).

4 SAMENVATTING EN CONCLUSIES

In het Natuurbeleidsplan (1990) wordt de versnippering van leefgebieden van soorten aangemerkt als een van de belangrijkste oorzaken van hun achteruitgang. Gegevens over de effecten van versnippering op de overlevingskansen van ongewervelde diersoorten zijn echter zeer schaars. Doel van dit onderzoek is na te gaan in hoeverre de overlevingskansen van ongewervelde diersoorten beïnvloed worden door veranderingen in de oppervlakte en de isolatie van hun leefgebieden. Het onderzoek heeft zich in eerste instantie toegepast op de vraag of de kans op het voorkomen van ongewervelde bossoorten in bosjes verband houdt met de oppervlakte van de bosjes en de mate waarin ze geïsoleerd liggen.

Bij gebrek aan gegevens omtrent het uitsterven en vestigen van lokale populaties van ongewervelde bossoorten in versnipperde bosgebieden, is getracht om uit de aan- of afwezigheid van deze soorten in verspreid liggende bosjes, af te leiden welke (groepen van) bossoorten het meest kwetsbaar zijn voor versnippering van bosgebieden. Op grond van de verwachting dat de uitsterfkans toeneemt bij verkleining van het leefgebied en de kolonisationskans afneemt naarmate een gebied meer geïsoleerd komt te liggen, zou de kans op het voorkomen van een bossoort groter moeten zijn naarmate het bos groter is en minder geïsoleerd ligt ten opzichte van naburig bos. In kleine geïsoleerde bosjes verwachten we dan ook relatief weinig bossoorten aan te treffen. Onderzocht is in hoeverre de feiten overeenstemmen met de verwachtingen.

In totaal werden 22 eikenberkenbosjes geïnventariseerd op de aanwezigheid van soorten die tot groepen behoren met een verschillend kolonisationsvermogen: huisjesslakken, pissebedden, miljoenpoten, duizendpoten, loopkevers en mieren. De bosjes werden bemonsterd met behulp van vangpotten en zeven voor het nemen van strooiselmonsters. De hoeveelheid beschikbare tijd was bepalend van de intensiteit van de bemonstering. Om toch zoveel mogelijk bosjes te kunnen inventariseren werd de vangtijd ingekort tot twee perioden (twee weken in juni en twee weken in september) en werd de vanginspanning beperkt tot vijf vangpotten per bos(fragment), ongeacht de oppervlakte. De huisjesslakken werden bemonsterd door het nemen van vijf strooiselmonsters per bos(fragment) in de tweede helft van september. De kwaliteitsverschillen tussen de vanglocaties, die op deze wijze zijn gemeten, werden in verband gebracht met een aantal habitat- en landschapsvariabelen.

De relatie tussen het gevangen aantal bossoorten per bosje en de gemeten

landschapsvariabelen werd onderzocht met behulp van multi-pele regressieanalyse. De analyse werd uitgevoerd na toepassing van een correctie voor verschillen in biotoopeigenschappen van de vangpotlocaties. Bovendien werd voor een aantal soorten nagegaan welke variabelen een significante invloed hebben op de kans dat een soort aanwezig is. Hierbij is gebruik gemaakt van logistische regressieanalyse.

Het gevangen aantal soorten stenotope bosloopkevers per bosje blijkt positief te zijn gecorreleerd met de oppervlakte bos binnen een cirkel met een straal van 100 m rond het centrum van het vanggebied, maar negatief met de oppervlakte van de bosjes waarbinnen gemonsterd werd. Hetzelfde geldt voor miljoenpoten. Dit roept vragen op over de interpretatie van de uitkomsten. De volgende omstandigheden zijn ongetwijfeld van invloed op de resultaten:

1. Het aantal van 22 vanglocaties (bosjes) is eigenlijk te gering voor analyse.
2. Het is niet zeker of een soort die niet is gevangen ook daadwerkelijk in het betreffende gebied ontbreekt. De vangkans van een soort hangt af van de dichtheid en de activiteit van de individuen gedurende de vangperiode in het vanggebied. Soorten die voornamelijk buiten de vangperiode actief zijn kunnen alleen al hierdoor niet zijn gevangen (Fig. 3). Verder zijn soorten met een geringe bovengrondse activiteit moeilijk te vangen, zoals de mier Lasius umbratus, die vrijwel uitsluitend ondergronds en in hout leeft. Bovendien zouden bepaalde soorten zich kunnen laten afschrikken door de geur van het conserveringsmiddel in de vangpotten. Uit het feit dat een soort niet is gevangen mag dus niet worden afgeleid dat de soort in het betreffende vanggebied ontbreekt, ook al geven herhaalde nulvangsten wat meer zekerheid.
3. Aangenomen is dat locaties die in het centrum van een bos zijn gelegen over het algemeen een betere habitatkwaliteit zullen bezitten voor bossoorten dan locaties die aan de rand van het bos zijn gelegen, maar dit gaat misschien alleen op voor bossoorten die een constant microklimaat nodig hebben. Zulke omstandigheden lijken soms ook buiten het bos voor te komen. Zo is de stenotype bosloopkever Cychrus caraboides ook wel eens in hoogveen gevangen (mond. med. den Boer). Veel van de gevangen bosloopkeversoorten lijken bosranden te prefereren; ze komen talrijk in kleine bosjes voor. De kans op het voorkomen van Notiophilus biguttatus en N. rufipes is zelfs negatief gecorreleerd met de grootte van het bosje. De relatief kleine bosjes zijn meestal omgeven door cultuurland en daardoor verrijkt met voedingsstoffen. Waarschijn-

lijk bezitten deze gebieden voor veel soorten een betere habitatkwaliteit dan de voedselarme locaties in het centrum van de grotere bosjes.

4. Het zou weleens zeer lang kunnen duren eer een lokale populatie uitsterft, zelfs al is het leefgebied klein en ligt het geïsoleerd. Dit betekent enerzijds dat landschappelijke ingrepen pas op lange termijn doorwerken in een verandering van het aantal lokale populaties (na-ijl-effect) en anderzijds dat een geringe kolonisatiekans al voldoende kan zijn om het uitsterven van lokale populaties te compenseren. Bossoorten, die zich uitsluitend lopend kunnen verplaatsen, zouden zich kunnen verbreiden via houtwallen en wellicht ook via wegbermen en cultuurland. Een hoog gewas, zoals maïs, bezit voor een aantal bossoorten wellicht al een geschikt microklimaat. Verder blijken sommige loopkeversoorten, die zich normaal lopend verplaatsen, af en toe nakomelingen te produceren die kunnen vliegen (tabel 3). Een voorbeeld hiervan is de stenotype bosloopkever Pterostichus oblongopunctatus, die in alle geïventariseerde bosjes blijkt voor te komen.
5. De meeste van de geïventariseerde bosjes zijn in deze eeuw aangeplant of spontaan opgegroeid op voormalige heideterreinen. Slechts 4 van de 22 bosjes zijn vermoedelijk ouder dan 140 jaar, d.w.z. op de stafkaart van 1848 komen deze bosjes al voor. Inmiddels heeft het bomenbestand zich echter na kap verjongd. Een verband tussen het aantal bossoorten en de leeftijd van het bos werd niet gevonden. Een aantal slecht verbreidende stenotype bossoorten zouden inmiddels uit de Twentse bosjes kunnen zijn verdwenen, zoals Carabus auronitens, C. intricatus, Abax parallelus en A. ovalis. De uitsterfkans van deze relatief grote bosloopkevers zou in de kleine Twentse bosjes groot zijn (zie: den Boer 1990), terwijl de kolonisatiekans van deze slechte verbreiders gering is.

De geïventariseerde groepen verschillen met betrekking tot het aantal bosjes waarin de soorten voorkomen. Zo blijken alle pissebeddesoorten in meer dan de helft van het aantal bosjes voor te komen, terwijl dit bij de mieren slechts voor drie van de negen soorten opgaat; de overige soorten zijn aanzienlijk minder talrijk. Op het eerste gezicht is dit verrassend, aangezien mieren zich beter kunnen verbreiden dan pissebedden, namelijk door middel van gevleugelde koninginnen, maar de meeste miersoorten die in nogal wat bosjes ontbreken, blijken voor vestiging afhankelijk te zijn van andere soorten. Deze soorten bezitten dus een slecht vestigingsvermogen.

Bovenstaande bevindingen leiden tot de conclusie dat analyse van verspreidingsgegevens van ongewervelde diersoorten betrekkelijk weinig inzicht geeft in de invloed van landschapskenmerken op het voorkomen van die soorten in min of meer geïsoleerde biotopen, i.c. bosjes. Alleen door gebieden jaren achtereen te bemonsteren kunnen gegevens worden verkregen op grond waarvan een schatting kan worden gemaakt van de uitsterf- en vestigingskans van lokale populaties (zie: den Boer 1990, Mabelis 1986). Door verspreidingspatronen van min of meer verwante soorten met elkaar te vergelijken kan wel enig inzicht worden verkregen in de relatieve gevoeligheid van die soorten voor versnippering van hun leefgebieden. Zo is de stenotype bosloopkever Cychrus caraboides, die zich alleen lopend kan verplaatsen, slechts in 4 van de 22 geïnventariseerde bosjes gevonden, terwijl de stenotype bosloopkever Pterostichus oblongopunctatus, die zich eveneens lopend verplaatst, maar waarvan enkele individuen weleens vliegend zijn waargenomen, in alle bosjes voorkomt. Op grond hiervan kan de conclusie worden getrokken dat C. caraboides gevoeliger is voor versnippering van zijn leefgebied (i.c. bos) dan P. oblongopunctatus. Evenzo is de rode bosmier Formica rufa, die voor zijn vestiging afhankelijk is van een andere miersoort (i.c. F. fusca) kwetsbaarder voor versnippering van zijn leefgebied dan de gastheersoort F. fusca, die zelfstandig een volk kan stichten. Hoewel laatstgenoemde soort geen bossoort is, komt hij vaker in de bosjes voor dan F. rufa.

De resultaten kunnen beter worden geïnterpreteerd nadat de volgende vragen zijn beantwoord:

1. Hoeveel soorten zijn er bij de inventarisatie gemist?
 - Worden er meer soorten gevangen als de vangperiode wordt verlengd tot een jaar?
 - Worden er meer soorten gevangen als het aantal vanglocaties per bos wordt uitgebreid?
2. In hoeverre zijn de Twentse bosjes geïsoleerd voor bossoorten?
 - Welke van de gevangen bossoorten komen ook in houtwallen voor?
 - Welke van de gevangen bossoorten komen ook in het cultuurland voor?

In deel II van het rapport zal op deze vragen nader worden ingegaan.

Bijlage 1. Bos- en omgevingsvariabelen van de monstergebieden.

Nr.	Opp	Oud	Opp.	Opp.	Opp.	LH	LH	LH	LW	LW	LW	Opp.	Opp.
			B1	B2.5	B5	1	2.5	5	1	2.5	5	M	G
1	15.8	140	0.3	1.8	14.0	0.1	0.5	2.1	0.1	0.6	2.3	3	0
2	6.9	85	0.0	1.8	2.7	0.0	0.2	2.2	0.0	0.5	3.4	0	2
3	6.6	15	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.1	0.2	0.5	3.0	0	0
4	6.5	55	0.3	7.3	28.8	0.1	0.1	1.6	0.3	1.0	2.9	3	0
5	2.6	55	0.1	1.1	7.7	0.0	0.2	1.7	0.2	0.8	3.1	5	5
6	2.6	85	0.0	0.1	1.4	0.2	0.6	1.7	0.3	0.8	4.2	0	10
7	1.3	35	0.2	2.0	6.8	0.1	0.2	1.0	0.2	0.9	3.7	0	5
8	1.2	15	0.0	4.1	10.8	0.3	0.4	1.9	0.2	0.6	1.9	4	6
9	0.9	35	0.1	4.2	7.9	0.2	0.3	1.1	0.2	0.7	4.1	4	6
10	0.6	35	0.6	3.5	17.9	0.1	0.1	0.8	0.4	1.2	3.6	0	8
11	0.6	55	0.0	0.6	9.0	0.2	1.1	2.9	0.2	0.9	3.5	3	7
12	0.6	55	0.1	0.5	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	3.4	7	3
13	0.4	55	0.2	0.6	1.5	0.0	0.3	1.0	0.2	1.1	3.5	7	2
14	0.4	140	0.0	0.2	7.1	0.1	0.3	0.7	0.3	1.4	4.3	6	4
15	0.3	55	0.1	2.3	6.1	0.0	0.6	1.5	0.2	0.5	4.2	0	10
16	0.3	85	0.0	0.0	7.3	0.0	0.0	0.1	0.2	1.2	3.1	10	0
17	0.3	140	0.0	0.3	3.4	0.0	0.3	0.8	0.3	1.1	4.0	10	0
18	0.3	140	0.0	0.9	2.0	0.0	0.0	2.1	0.6	1.6	4.1	0	10
19	0.2	85	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	0.7	0.2	0.9	2.0	3	7
20	0.1	15	0.1	1.0	6.1	0.0	0.0	0.0	0.2	0.9	2.0	3	7
21	0.1	55	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0	0.4	0.2	0.9	3.3	6	4
22	0.1	85	0.2	1.6	10.6	0.2	0.6	2.1	0.3	0.8	2.7	0	9

Verklaring afkortingen:

- Opp. - oppervlakte bosfragment (ha);
- Oud - geschatte leeftijd van het bosje (in jaren);
- Opp.B1 - oppervl. bos binnen cirkel (met r=100 m) rond de vanglocatie;
- Opp.B2.5 - oppervl. bos binnen cirkel (met r=250 m) rond de "
- Opp. B5 - oppervl. bos binnen cirkel (met r=500 m) rond de "
- LH1 - lengte aan houtwallen binnen cirkel (met r=100 m) rond de "
- LH2.5 - lengte aan houtwallen binnen cirkel (met r=250 m) rond de "
- LH5 - lengte aan houtwallen binnen cirkel (met r=500 m) rond de "
- Opp.M - oppervlakte maïsland binnen cirkel (met r=100 m) rond de "
- Opp.G - oppervlakte grasland binnen cirkel (met r=100 m) rond de "

Bijlage 2. Correlatiematrix van de bos- en omgevingsvariabelen.

Aantal vrijheidsgraden = 20

Opp	1.00												
Opp.B1	0.12	1.00											
LH1	0.24	0.21	1.00										
Opp.B2.5	0.42	<u>0.59</u>	0.41	1.00									
LH2.5	0.28	0.23	<u>0.64</u>	0.49	1.00								
Opp.B5	0.39	0.44	0.49	<u>0.60</u>	0.29	1.00							
LH5	0.33	0.00	0.48	0.43	<u>0.69</u>	0.18	1.00						
Opp.M	0.34	-0.27	-0.35	<u>-0.61</u>	-0.28	-0.30	-0.45	1.00					
Opp.G	-0.34	0.11	0.33	0.29	0.29	-0.07	0.36	-0.60	1.00				
LW1	-0.30	-0.06	0.15	0.05	-0.04	0.07	0.15	-0.22	0.45	1.00			
LW2.5	-0.40	-0.13	-0.02	-0.25	-0.15	-0.08	-0.05	0.20	0.10	<u>0.78</u>	1.00		
LW5	-0.18	-0.24	-0.11	-0.27	0.08	-0.43	-0.03	0.08	0.17	0.29	0.32	1.00	
Oud	-0.01	-0.28	-0.06	-0.26	0.12	-0.22	0.24	0.22	-0.15	0.29	0.45	0.45	1.00

Opp. OppB1 LH1 OppB2.5 LH2.5 OppB5 LH5 OppM OppG LW1 LW2.5

Onderstreepte waarden zijn correlaties met een overschrijdingskans kleiner dan 1%.

5 LITERATUUR

- Alvey, N., N.Galwey & P.Lane 1982. An introduction to GENSTAT. AP, New York, 152 p.
- Ant, H. 1963. Faunistische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. Abh. Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen Franzisket, L. (Hrsg.): 5-108.
- Aukema, B. & L.Brussaard 1976. De betekenis van houtwallen voor de dispersie van stenotope n-vliegende loopkeversoorten in een kultuurlandschap. Doct. verslag VU Amsterdam.
- Barlow, C.A. 1957. A factorial analysis of distribution in three species of diplopods. Tijdschr. Ent. 100, 3: 349-426.
- Basedow, T., A.Borg, R.de Clercq, W.Nijveldt & F.Scherney 1976. Untersuchungen über das vorkommen der laufkafer (Coleoptera: Carabidae) auf europäischen Getreidefeldern. Entomophaga 21: 59-72.
- Blower, J.G. 1955. Millipedes and centipedes as soil animals. In: Kevan, D.E. (ed.) Soil Zoology, London: 138-151.
- Blower, J.G. 1969. Age structure of millipede populations in relation to activity and dispersion. Syst. Ass. Publ. 8: 209-216.
- Boer, P.J. den 1970. On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 4: 1-28.
- Boer, P.J. den 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Miscell. Papers LH Wageningen 14. Veenman, Wageningen, 190 p.
- Boer, P.J. den 1979. The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forest. Miscell. Papers L.H. Wageningen 18. Veenman, Wageningen: 151-166.
- Boer, P.J. den 1986. Carabids as objects of study. In den Boer et al. (edt.). Carabid beetles: their adaptations and dynamics. Fischer, Stuttgart: 539-551.
- Boer, P.J. den 1990. Isolatie en uitsterfkans. Landschap 7, 2: 101-119.
- Boven, J.K.A. van 1986. De mierenfauna van de Benelux (Hymenoptera: Formicidae). Wet.Med. KNVV 173, 64 p.
- Brereton, J. le G. 1957. The distribution of woodland isopods. Oikos 8, 2: 85-106.
- Brasse, D. 1973. Untersuchungen über die epigäische Arthropodenfauna von Getreidefeldern im Braunschweiger Raum. Diss., Braunschweig, 119 p.

- Brunsting, A.M.H. 1981. Distribution patterns, life cycle and phenology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* Grav. Col., Staphilinidae). *Netherlands Journal of Zoology* 31: 418-452.
- Burel, F. 1989. Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in Western France. *Landscape Ecology* 2, 4: 215-226.
- Butot, L.J.M. 1962. Mollusken en vegetatie langs de oostelijke Maasdelling bij Gronsveld en Eisdien. *Basteria* 26, 3-4: 29-46.
- Butot, L.J.M. 1977. Vliegende landslakken, de eerste landslakken op een nieuw eiland. *Corr. blad Ned. Malacol. Ver.* 177: 678-685.
- Butot, L.J.M. 1983. Landmollusken. In: *Natuurbeheer in Nederland; Dieren*. Pudoc, Wageningen: 368-378.
- Cameron, R.A.D. & K.Down 1980. Historical and environmental influences on hedgerow snail faunas. *Biol. Journ. Linn. Soc.* 13: 75-87.
- Chinerey, M. 1975. Elseviers insektengids. Elsevier, Amsterdam, 411 p.
- Cloudsey-Thompson, J.L. 1951. Supplementary notes on Myriapoda. *Naturalist* 1951: 16-17.
- Cloudsey-Thompson, J.L. 1958. Spiders, scorpions, centipedes and mites. Pergamon press, London. 228 p.
- Cowie, R.H. 1980. Observations on the dispersal of two species of British land snail. *J.Conch.* 30: 201-208.
- Davis, B,N.K. & P.E. Jones 1978. The ground arthropods of some chalk and limestone quarries in England. *Journal of Biogeography* 5: 159-171.
- Dimblely, G.W. 1953. Soil regeneration on the North-East Yorkshire Moors. *Journal of Ecology* 40: 331-341.
- Dijk, Th.S. van 1986. Changes in the Carabidfauna of a previously agricultural field during the first twelve years of impoverishing treatments. *Neth. J. of Zool.* 36, 4: 413-437.
- Dunger, W. 1964. *Tiere im Boden*. Die neue Brehmbücherei, Kosmos, Stuttgart, 265 p.
- Eason, E.H. 1964. Centipedes of the british isles. Warne, London, 294 p.
- Edney, E.B. 1954. Woodlice and the landhabitats. *Biological reviews* 29: 185-219.
- Farjon, A. & E. Lam 1988. De verspreiding van planten en dieren van het Gooi met betrekking tot de bosgeschiedenis. *Tussen Vecht en Eem* 6, 1: 4-22.
- Fokkema, J. 1978. Over de spinnenfauna van een houtwal (*Araneida*). *Entomologische berichten* 38: 98-102.
- Freude, H., K.W.Harde & G.A.Lohse 1977. Die Käfer Mitteleuropas and 2 (*Adephaga* 1, Carabidae). Goecke und Evers. Krefeld, 302 p.

- Gittenberger, E., W.Backhuys & T.E.J.Ripken 1984. De landslakken van Nederland. KNNV, Hoogwoud, 17: 177 p.
- Glick, P.A. 1939. The distribution of insects, spiders and mites in the air. Technical Bulletin 673: 1-150.
- Goodfriend, G.A. 1983. Anemotoxis and its Relation to migration in the land snail *Cepaea nemoralis*. Am. Midl. Nat. 109, 2: 414-415.
- Greenslade, P.J.M. 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). J. An. Ecol. 33: 301-310.
- Greenslade, P.J.M. 1965. On the ecology of some British Carabidae with special reference to life histories. Trans. Soc. Brit. Ent. 16, 6:
- Haacker, U., 1968. Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie Rhein-Mainischer Diplopoden. Oecologia 1: 87-129.
- Haeseler, V. 1982. Über die weitere Besiedlung der Nordinsel Mellum durch Wespen, Ameisen und Bienen (Hymenoptera) Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst. 52: 57-67.
- Hakbijl, T., J. van Tol & Ph. Pronk 1984. Natuur en Landschap in Roden-Norg. Deel 7: Ongewervelde dieren. SBB Assen, 152 p.
- Handke, K. & K.F.Schreiber 1985. Faunistisch-Ökologische Untersuchungen auf unterschiedlich gepflegten Parzellen einer Brachfläche im Taubergebiet. In: Schreiber, K.F. (Hrsg.). Sukzession auf Grünlandbrachen, Münstersche Geographische Arbeiten 20: 155-186.
- Heijerman, Th., T.Hakbijl & J.van Tol 1981. Natuur en Landschap in Goirle en de Hilver. Deel 2: entomologisch onderzoek. SBB rapportnr. 20-8101-01.
- Holthuis, L.B. 1956. Fauna van Nederland: XVI Isopoda en Tanaidacea (KV). Sijthoff's, Leiden. 280 p.
- Huizen, T.H.P. van 1980. Species of Carabidae (Coleoptera) in which the occurrence of dispersal flight of individuals has been shown. Ent. Ber. 40: 166-168.
- Jeekel, C.A.W. 1953. De millioenenpoten (Diplopoda) van Nederland. Wet. Med. KNNV 9: 23 p.
- Jeekel, C.A.W. 1977. Voorlopige atlas van de verspreiding der Nederlandse duizendpoten (Chilopoda). Verslagen en technische gegevens ITZ, Amsterdam 13: 55 p.
- Jeekel, C.A.W. 1978. Voorlopige atlas van de verspreiding der Nederlandse miljoenenpoten (Diplopoda). Verslagen en technische gegevens ITZ, Amsterdam 15: 68 p.

- Kerney, M.P. & R.A.D. Cameron 1980. Elseviers slakkengids. Elsevier, Amsterdam. 310 p.
- Knaust, H.J. 1987. Ökologische untersuchungen an Feldcarabiden in der Porta Westfalica. Decheniana 140: 96-101.
- Lewis, J.G.E. 1981. The biology of centipedes. Cambridge Un. Press. 465 p.
- Lindroth, C.H. 1974. Coleoptera, Carabidae. Handbooks for the identification of British Insects IV, 2: 148 p.
- Lindroth, C.H. 1985 + 1986. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Ent.Scand. 15 (1 + 2), Brill, Leiden. 497 p.
- Mabelis, A.A. & J.C.F.Mabelis-Jonkers 1978. Verspreiding van mieren in kalkrijke gebieden van Zuid-Limburg (Hym., Formicidae) Ent. Ber. 38: 165-168.
- Mabelis, A.A. 1983. Mieren. In: Natuurbeheer in Nederland; Dieren. Pudoc, Wageningen: 399-410.
- Mabelis, A.A. 1986. Why do queens fly? (Hymenoptera, Formicidae). Proc.3rd. Eur.Congress of Ent. (H.H.W. Velthuis, ed.), 3: 461-464.
- Mabelis, A.A. & M.Soesbergen 1989. Verspreiding van rode bosmieren in relatie tot grootte en isolatie van hun woongebieden. In: Insektenfauna en Natuurbeheer (W.N.Ellis ed.), Wet. Med. KNNV. 192: 49-52.
- Mader, H.J. 1979. Die isolationswirkung von verkehrstrassen auf Tierpopulationen untersucht am Beispiel von Arthropoden und kleinssängern der Waldbiozönose. Schriftreihe der Landschaftspflege und Naturschutz 19, Bonn-Bad Godesberg, 130 p.
- Mader, H.J. 1981. Untersuchungen zum einfluss der Flächen grosse von Inselbiotopen auf deren Funktion als Trittstein oder refugium. Natur und Landschaft 56: 235-242.
- Mader, H.J. 1983. Warum haben kleine Inselbiotope hohe artenzahlen? Natur und Landschaft 58: 367-370.
- Maes, N.C.M. 1972. Malacofauna van wegbermen in transekt V van het Kromme-Rijngebied. Doctoraalverslag LH. Wageningen Natuurbeheer nr 154.
- Mörzer Bruijns, M.F. 1947. Over levensgemeenschappen. Kluwer, Deventer. 195 p.
- Mörzer Brujns, M.F., C.D.van Regteren Altena & L.J.M.Butot 1959. The Netherlands as an environment for land mollusca. Basteria 23: 132-174.
- Nelemans, M. 1979. De biologische betekenis van houtsingels in Zuidelijk Westerkwartier: in het bijzonder voor loopkevers. Verslag RU. Groningen.

- Opdam, P., T.A.W.van Rossum & T.G.Coenen (red.) 1986. Ecologie van kleine landschapselementen. RIN-Leersum. 80 p.
- Paris, O.H. 1963. The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidae) in California Grassland: Food, Enemies and weather. Ecological Monographs 33: 1-22.
- Pauritsch, G. 1984. Die carabidengemeinschaften unterschiedlich grosser Strasseninseln (Autobahneinschlüsse). In ALN Läufer Seminarbeiträge 7/84: 79-85.
- Peters, D. 1984. Faunistische und ökologische Untersuchung der Lumbriciden, Diplopoden und Chilopoden auf verschiedenen bewirtschafteten Flächen der Niederrheinische Tiefebene. Diss. Un. Bonn. 186 p.
- Ploch, P. 1984. Schnecken in Hecken. Mitteilungen der Lölf 9: 19-31.
- Polk, P. 1957. Studie der landisopoden van België. Biol. Jb. Dodonaea 24: 157-166.
- Polk, P. 1959. De Landpissebedden (Isoposa Oniscoidea) van België en Nederland, Wet. Med. KNVV 31: 12 p.
- Posma, G.H.M.N.J. & P.P.M. Sprengers 1982. Onderzoek naar isolatie van loopkeverpopulaties en verspreiding van dagvlinders in het Overijssels Vechtgebied. LH Wageningen, Vakgroep Natuurbeheer, rapportnr. 665.
- Reinink, K. 1979. Observations on the distribution of landsnails in the woods of the IJsselmeerpolders. Basteria 43: 33-45.
- Rijnsdorp, A.D. 1980. Pattern of movement in and dispersal from a dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera: Carabidae). Oecologica (Berl.) 45: 274-281.
- Rosengren, R. & P.Pamilo, 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. Act. Ent. Fenn. 42: 65-77.
- Siepel, H. 1988. A quantitative model on the population dynamics of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera; carabidae) with special reference to the larval stage. Rev. Ecol., Biol. Sol. 25, 4: 435-450.
- Soesbergen, M. & A.Mabelis 1989. Evertebraten in een versnipperd landschap. In: Insektenfauna en Natuurbeheer (W.N. Ellis ed.). Wet. Ned. KNNV 192: 43-47.
- Southwood, T.R.E. 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. Biol. Rev. 37: 171-214.
- Southwood, T.R.E. 1971. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman & Hall, London. 391 p.
- Stein, W. 1965. Die Zusammensetzung der Carabidenfauna einer Wiese mit stark wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen. Z. Morph. Okol. Tiere 55: 83-99.

- Stresemann, E. 1976. Wirbellose I. Excursionsfauna, Band I. Volk und Wissen, Berlin, 494 p.
- Terrell-Nield, C.E. 1986. Ecotones and community boundaries: analysis by pitfall trapping. *Field studies* 6: 407-428.
- Thiele, H.U. 1956. Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. *Zeitschr. angew. Entomol.* 39: 316-367.
- Thiele, H.U. 1960. Gibt es Beziehungen Zwischen der Tierwelt von Hecken und angrenzender Kulturfeldern? *Z. ang. Ent.* 47: 122-127.
- Thiele, H.U. 1964. Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. *Z. Morph. Okol. Tiere* 53: 537-586.
- Thiele, H.U. 1977. Carabid beetles in their environments. Springer, Berlin. 369 p.
- Tischler, W. 1948. Biozönotische Untersuchungen an Waldhecken Schleswig-Holsteins. *Zool. Jb. Abt. System. Okol. und Geogr.* 77: 283-400.
- Tischler, W. 1958. Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. *Z. Morph. Okol. Tiere* 47: 54-114.
- Turin, H. 1982. Overt het voorkomen van de loopkevers in Nederland, in het bijzonder van de zeldzame en uitgestorven soorten (Coleoptera: Carabidae). *Nieuwsbrief EIS-Nederland* 12: 3-34.
- Turin, H., Haeck & R.Hengeveld 1977. Atlas of the carabid beetles of the Netherlands. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Verhandelingen afdeling Natuurkunde, tweede reeks, deel 68. North-Holland Publishing Company, Amsterdam. 228 p.
- Turin, H. & E.Penterman 1985. Dertig jaar loopkeveronderzoek met vangpotten. *Nieuwsbrief EIS-Nederland* 16: 35-46.
- Turin, H. & Th.Heijerman 1988. Ecological classification of forestdwelling Carabidae (Coleoptera) in the Netherlands. *Tijdschrift voor Entomologie* 131: 65-71.
- Turin, H. & P.J. den Boer, 1988. Changes in the distribution of carabid beetles in the Netherlands since 1880. II isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). *Biological conservation* 44: 179-200.
- Turin, H. 1989. De toestand van de loopkeverfauna in NBP. regio's. *Nieuwsbrief E.I.S.-Nederland* 9: 11-22.
- Verhoeff, K.W. 1900. Wandernde Doppelfüszler, Eisenbahn züge hemmend. *Zool. Anz.* 23, 623: 465-473.

- Verhoeff, K.W. 1928. Diplopoda I. In: Brena's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig: 1-1072.
- Warburg, M.R. 1987. Isopods and their terrestrial environment *Advances in Ecol. Research* 17: 187-242.
- Wäreborn, I. 1969. Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* 20: 461-479.
- Wäreborn, I. 1970. Environmental factors influencing the distribution of land molluscs of an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* 21: 285-291.
- Wasner, U. 1984. Schonende Strassenrandpflege lässt Kleintierfauna überleben. *Mitt. der Lölfl* 9: 9-16.
- Webb, N.R. & P.J.Hopkins 1984. Invertebrate diversity on fragmented Calluna-heathland. *J. Appl. Ecol.* 21: 921-933.
- Zwölfer, H., G.Bauer, G.Heusinger & D.Stechmann 1984. Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken. Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen/Salzach. 155 p.

DANKWOORD

Het Staatsbosbeheer, de Stichting Het Overijssels Landschap en een vijftiental boeren zijn we dank verschuldigd voor hun medewerking aan het onderzoek. Verder willen we de heren C.F. van de Bund en C.A.W. Jeekel danken voor hun hulp bij het controleren van determinaties, de heer T.H.P. van Huizen voor het verstrekken van gegevens over de vliegcapaciteit van loopkevers en de heer P.J. den Boer voor zijn waardevolle commentaar op de tekst.