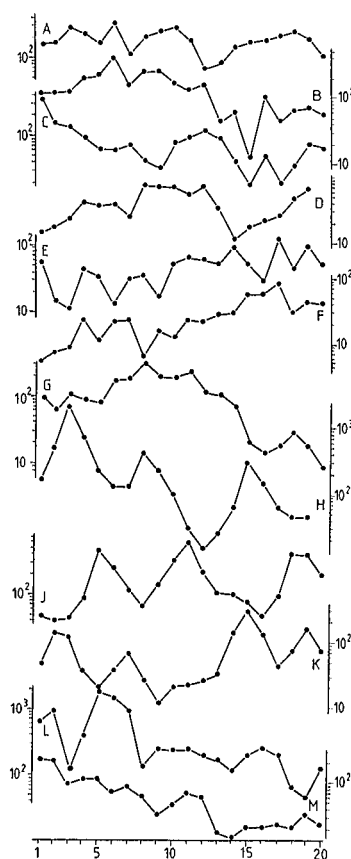


## Het bos als woonplaats voor insecten en andere ongewervelde dieren

Een natuurlijk bos is waarschijnlijk het soortenrijkste milieu op aarde. Dit geldt niet alleen voor het tropische regenbos, waarin het grootste deel van alle plante- en diersoorten leeft, maar ook natuurlijke bossen in gematigde streken zijn soortenrijker dan andere min of meer natuurlijke milieus in die streken. We moeten dan echter niet alleen kijken naar grotere dieren, zoals vogels en zoogdieren, en naar hogere planten, maar ook naar kleinere dieren, vooral insecten, en lagere planten, zoals mossen, korstmossen en paddestoelen.

In een bos komen erg veel soorten insecten en andere kleine dieren voor die op een of andere wijze van de bomen leven: rupsen, wantsen, bladwesplarven, kevers en hun larven vreten de bladeren of naalden, allerlei keverlarven en enkele rupsen doen zich tegoed aan het hout, schorskevers vreten gangen onder de bast, ontelbare soorten insecten ontwikkelen zich in de vruchten, enz. De aantasting door elk van deze soorten kan onder bepaalde omstandigheden tot schade aan het bos leiden. Maar welke zijn die omstandigheden? Helaas kan ik daar geen éénduidig antwoord op geven, doordat deze voor elke soort anders zijn. Maar ik kom hierop terug.

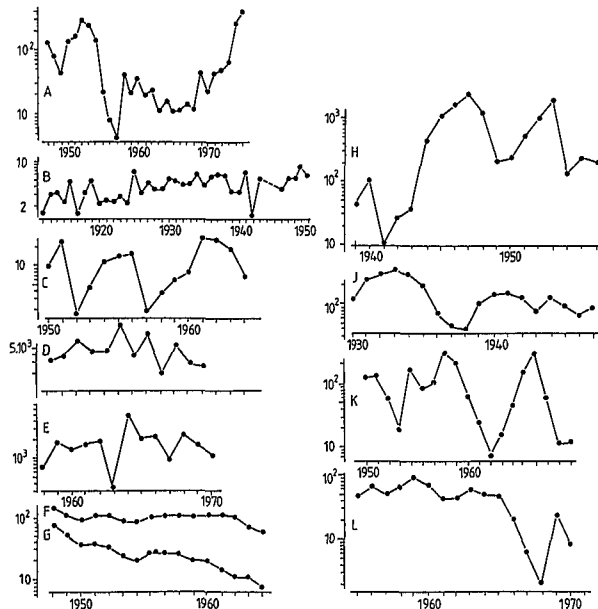


■ Fig. 1. Fluctuatiepatronen van dichtheden (jaarvangsten) van lokale populaties van 6 loopkeversorten op de Kralose Heide (Drenthe): A,B: *Pterostichus versicolor*; C,D,E: *P. diligens*; F,G: *P. lepidus*; H,J.: *Calathus melanocephalus*; K,L: *Amara lunicollis*; M: *Harpalus latus*. Naar Den Boer (1991, Fig. 1).

### Aantastingen door insecten

Al meer dan een eeuw wordt over de hele wereld intensief onderzoek gedaan naar de populatiedynamiek van enkele van de schadelijkste bosinsecten, maar die kennis heeft slechts in enkele gevallen geleid tot het voorkomen van plagen. Wanneer we uit het

vele onderzoek leren dat elke soort op de hem eigen wijze reageert op weersinvloeden, hoeveelheid en kwaliteit van voedsel, roofvijanden, inwendige parasieten, schimmels, bacteriën en virussen, zal duidelijk zijn dat de populatiedynamiek van elke soort uniek is. Figuur 1 geeft hiervan een voorbeeld: de aantalsfluctuaties over 20 jaar van lokale populaties van 6 loopkeversorten op de Kralose Heide. Al deze loopkevers leven ongeveer hetzelfde, ze jagen op allerlei andere kleine dieren op het oppervlak van de grond en hun larven ontwikkelen zich in de bovenste 10 cm van die bodem. Ondanks deze overeenkomsten zijn mortaliteit en reproductie -en daardoor het fluctuatiepatroon van aantallen- zeer verschillend, zelfs wanneer het populaties van dezelfde soort betreft (zoals A,B, of C,D,E, of F,G, of H,J, of K,L), die slechts enkele honderden meters van elkaar verwijderd leven. Figuur 2 geeft enkele fluctuatiepatronen van aantallen van zeer verschillende dieren, zoals koolmezen (B), kokkels (D,E), muskusratten (H), en ook twee bosinsecten, de dennespanner (*Bupalus piniarius*) (C) en de wintervlinder (*Operophtera brumata*) (K). Deze figuur laat zien, dat ook de hevigheid van de fluctuaties sterk kan verschillen tussen soorten: koolmezen (B) fluctueren minder heftig in aantallen dan dennespanners (C) of muskusratten (H). Dit alles maakt het erg moeilijk om een insectenplaag langer dan een jaar van tevoren te voorspellen. Tot het laatste ogenblik kan het beeld nog drastisch veranderen, bijvoorbeeld door een onverwachte weersomslag. Ik ken eigenlijk alleen de aantastingen



■ Fig. 2. Fluctuatiepatronen van aantallen van sterk verschillende diersoorten in verschillende gebieden: A: Rozenkever in U.K. (Ambleside); B: Koolmees in Nederland (Oranje Nassau Oord); C: Dennespanner in Nederland (Hoge Veluwe); D en E: Kokkels in U.K. (Barley Inlet); F en G: Witte ooievaar in BDR (Baden-Württemberg); H: Muskusrat in USA (North Carolina); K: Wintervlinder in U.K. (Wytham Wood, Oxford); L: Libellen (Pyrrhosoma) in U.K. Naar Den Boer (1991, Fig. 2).

door de grijze larixmot (Zeiraphera diniana) als voor een bepaalde plaats redelijk te voorspellen. Deze aantastingen treden om de tien jaar op, doordat de larixen 5 jaar nodig hebben om zich zodanig van de vorige aantasting te herstellen dat de populatie van de larixmot weer gelegenheid krijgt in aantallen toe te nemen; na nog eens 5 jaar hebben ze de larixen dan zo sterk aangetast dat de naalden bruin verkleuren en al in de zomer afvallen (zie Van den Bos & Rabbinge, 1976), waarna de cyclus opnieuw begint (fig. 3).

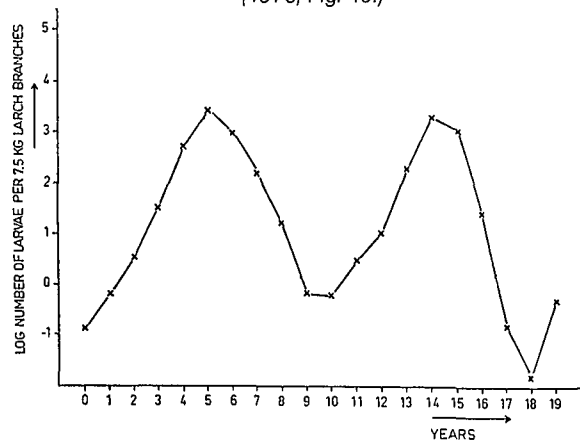
### Aantastingen in natuurlijke bossen

Deze aantastingen door de grijze larixmot in het Zwitserse Engadin (1800 m) zijn interessant omdat ze in natuurlijke larixbossen optreden. Daar het tijdstip van de maximale aantasting vrijwel alleen door de gezondheidstoestand van de larixen wordt bepaald, maar deze laatste ook afhankelijk van factoren zoals bodemgesteldheid, expositie en leeftijd van de bomen, blijven ernstige aantastingen zeer lokaal:

dicht naast aangetaste treft men volkomen gezonde larixbossen aan. Dergelijke lokale, periodiek optredende aantastingen in natuurlijke bossen zijn niet ongevoelen en vooral bekend uit de Canadese wouden. Bijvoorbeeld die van de sparrenmot (*Choristoneura fumiferana*, spruce budworm, zie Andrewartha & Birch, 1984: Ch. 14.1). Deze natuurlijke aantastingen zijn niet alleen sterk gelokaliseerd, maar blijven ook vrijwel beperkt tot soortenarme bestanden, bijvoorbeeld in de subarktische gebieden van Canada en in de Alpen dicht bij de boomgrens.

De oorzaken van het lokaal optreden van insectenaantastingen in soortenarme, natuurlijke bestanden moeten enerzijds worden gezocht in de mogelijkheden van de wijfjes om goede eilegplaatsen te vinden, en anderzijds in de geringe verplaatsingsmogelijkheden van de larven. Om geschikte eilegplaatsen te vinden reageren de wijfjes op enkele zeer eenvoudige prikkels, meestal geur. Zolang goede voedselbomen van de juiste conditie en leeftijd dicht bij de plaats

■ Fig. 3. Fluctuaties van dichtheden van de grijze larixmot in het Ober Engadin (Zwitserland). Gewijzigd naar Van den Bos & Rabbinge (1976, Fig. 19.)



staan waar het wijfje uitkwam, zal zij haar eieren in korte tijd op de goede plaatsen kunnen afzetten. Maar zodra de goede voedselbomen worden afgeschermd door andere soorten of door exemplaren van dezelfde soort van verkeerde leeftijd en/of conditie komt zij in problemen en zal een groot deel van de eieren op verkeerde plaatsen terecht komen, of de wijfjes moeten zo lang zoeken, dat ze een sterk verhoogde predatiekans lopen. Daar de net uitgekomen larven zich nauwelijks kunnen verplaatsen en maar kort zonder het goede voer kunnen overleven, moeten verkeerd gelegde eieren als verloren worden beschouwd. Daardoor zal in natuurlijke vegetaties, waar, of verschillende soorten, of verschillende leeftijden van dezelfde soort, door elkaar groeien, ernstige vraat vrijwel steeds beperkt blijven. Dat wil niet zeggen dat er in bijv. het zeer soortenrijke tropische regenbos geen aantastingen van betekenis zouden kunnen optreden. Integendeel, vrijwel geen plant in het tropische regenbos is onbeschadigd, en zo nu en dan kan men zelfs een kaalgevreten struik of boom tegenkomen. Hoe heterogener de ruimtelijke opbouw van de vegetatie -en dat bereikt zijn maximum in het tropische regenbos- hoe lokaler echter eventuele ernstige insectenvraat.

### Roofvijanden en opruimers

Er leven echter in een bos niet alleen insecten, die de bomen (of andere planten) aantasten. In een gezond bos vinden we enorme aantallen kleine dieren, die voor het bos onmisbaar zijn. Allereerst worden al die zogenaamde "schadelijke insecten" belaagd door honderden soorten sluipwespen, parasietvliegen, roofkevers, mieren, roofwantsen, duizendpoten, spinnen, etc. en bovendien nog door vogels.

Daarnaast moet er veel afval worden verwerkt. Alvorens het afgevallen blad door bacteriën en schimmels kan worden verteerd tot humus, waaruit de boomwortels weer voedingsstoffen kunnen opnemen, moet het worden kleingemaakt door de pissebedden, miljoenpoten, slakken, allerlei insectenlarven, enz.

Zonder deze hulpkrachten, die de goed verteerbare inwendige structuren van bladeren en naalden blootleggen, duurt de strooiselvertering heel lang of vindt zelfs in het geheel niet plaats. En zonder deze regelmatige aanvoer van mineralen willen de bomen niet groeien en gaan ze op den duur zelfs dood. Ik zag dit in Polen met grove denbossen, die op weinig produktief akkerland waren geplant: na 30-40 jaar houden ze op met groeien en vallen ten slachtoffer aan de eerstvolgende insectenplaag (zie Szyszko, 1990). Want bomen die slecht groeien, hebben een vertraagde sapstroom, waardoor assimilatieproducten zich ophopen in bladeren of naalden, en deze buitengewoon voedzaam worden voor rupsen. Ongezonde bomen worden dus extra zwaar aange-tast door blad- (of naald)etende insecten.

Niet alleen bladstrooisel, maar ook dood hout en bast verteert pas goed als het het darmkanaal van allerlei kleine dieren is gepasseerd. Verder worden in een gezond bos lijken, uitwerpsels en paddestoelen snel opgeruimd door doodgravers, aasvliegen, aaskevers, mestkevers, enz., zodat ook daaruit snel voedsel voor de bomen beschikbaar kan komen. Kortom, in een gezond bos is voortdurend een enorm leger opruimers in de weer, waardoor vrijwel alles wordt gerecycled en het bos gezond blijft.

### Temperatuurafhankelijkheid

Daar dit recylen geheel plaats heeft

door ongewervelde dieren, bacteriën en schimmels zijn al deze processen sterk temperatuurafhankelijk. Daardoor is het tempo van deze processen in de tropen zo hoog, dat in het tropisch regenbos het strooisel binnen enkele maanden is verteerd en weer in de cyclus wordt opgenomen. Daar ook het groeitempo van de bomen sterk van de temperatuur afhankelijk is, nemen zij de voedingsstoffen, die beschikbaar komen door die processen, weer in hetzelfde hoge tempo op. Dit wordt bereikt doordat wortels een dicht netwerk aan de oppervlakte vormen. De bodem wordt dan ook nauwelijks met mineralen verrijkt en er treedt vrijwel geen humusvorming op. Over het algemeen heeft het dan ook weinig zin om een tropisch regenbos te kappen voor het verkrijgen van goede landbouwgrond, met uitzondering van bos op van nature vruchtbare grond, zoals in delta's (Bangladesh) of op verweerde lava (Java). De weinige bodemvorming, die in het bos heeft plaatsgevonden, wordt snel vernietigd in de felle tropenzon, vooral op de zgn. "laterietgronden". Door deze sterke veranderingen in bodemvorming na ontbossing is het moeilijk of zelfs onmogelijk om na een aantal jaren, wanneer de grond is uitgeput en de landbouw moet worden opgegeven, het tropenbos weer terug te krijgen.

In de gematigde streken verloopt de strooiselvertering door de lagere temperaturen niet alleen veel langzamer, maar daardoor ook wat anders dan in de tropen. Een belangrijk deel van het strooisel wordt uiteindelijk omgezet in humus, en naarmate deze humuslaag dikker wordt, worden de mineralen daarin langer vastgehouden. Hierdoor komen ze slechts langzaam, maar ook zeer regelmatig beschikbaar voor de boomwortels. Weliswaar groeien de bomen daardoor

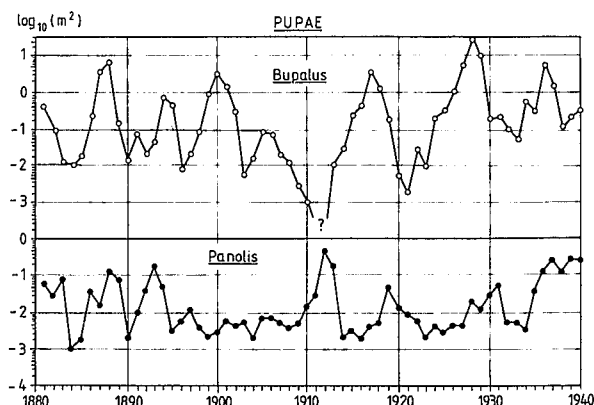
langzamer dan ze misschien zouden kunnen, maar de voedsel- en watervoorziening wordt door de humus sterk gebufferd, waardoor moeilijke perioden, zoals langdurige droogte, beter kunnen worden doorstaan. De strooiselvertering moet echter ook weer niet te langzaam verlopen, vooral niet op een arme ondergrond, die niet veel ter aanvulling heeft te bieden. Want dan krijgen de bomen voedselgebrek, en dit gevaar bestaat bij beukenbossen op arme zandgrond. In die bossen leven te weinig kleine dieren, die het strooisel verknippen, waardoor de bladeren zich ophopen en de recycling van mineralen te langzaam verloopt of zelfs helemaal stagneert. Die kleine dieren, die de afgevalen bladeren voorbewerken voor de vertering door bacteriën en schimmels zijn dus erg belangrijk. Maar ze moeten in dat bos kunnen leven en zich daar voortplanten. En dat betekent weer dat het er vochtig genoeg moet zijn en dat de afgevalen bladeren of naalden voldoende van de juiste voedingsstoffen voor hun groei en reproductie moeten bevatten.

### Moeilijkheden met bosbouw

Het is goed mogelijk om in de gematigde streken bos aan te planten, over het algemeen zelfs beter dan in de tropen, maar het kan ook gemakkelijk verkeerd uitpakken. Het is natuurlijk het veiligste om inheemse boomsoorten op een rijke en vochthoudende ondergrond te planten, hoewel er ook dan nog een probleem kan optreden. Wanneer die aanplant niet op recent blootgelegde bosgrond plaatsvindt en meer dan enkele honderden meters verwijderd is van goed bos, wordt het erg moeilijk voor de kleine dieren, die het strooisel moeten voorbewerken, om die aanplant te bereiken. Pissebedden, miljoenpoten en slakken kunnen helaas niet

vliegen. De kans op moeilijkheden wordt echter aanzienlijk groter wanneer we niet-inheemse boomsoorten aanplanten op arme zandgrond, zoals in ons land meestal gebeurt. Kan het vreemde strooisel hier goed verteren? Zijn de kleine dieren, die het strooisel moeten voorbewerken aanwezig, of kunnen ze de aanplant goed bereiken? Bevat de ondergrond voldoende mineralen om het eventueel te langzaam beschikbaar komen uit de strooiselvertering te kunnen aanvullen? Deze vragen zijn meestal moeilijk te beantwoorden, want ze doen een beroep op veel biologische en biochemische voorkennis, die slechts mondjesmaat beschikbaar is. Eigenlijk is het verbazingwekkend dat het nog dikwijls goed gaat, hetgeen we te danken hebben aan ons gematigde zeeklimaat met voldoende neerslag verdeeld over het hele jaar en milde winters.

Toch is het haast niet te vermijden, dat de op arme zandgrond aangeplante exoten dikwijls slecht willen groeien, en, zoals we al zeiden, daardoor extra vatbaar zijn voor aantastingen door blad (of naald)vretende insecten. Helaas voor de bosbouwers kunnen deze insecten, in tegenstelling tot de strooiselverknippers, ook een geïsoleerde aanplant bereiken, daar de volwassen insecten vrij-



■ Fig. 4. Bodemfluctuaties in de aantallen poppen per m<sup>2</sup> van twee plaaginsecten in dennebossen in het bosdistrict Letzlingen (Polen, voorheen Oost-Pruisen). Gegevens van Schwerdtfeger. Naar Den Boer (1990, Fig. 2).

wel altijd gevleugeld zijn. In zulke gevallen helpt het invoeren van parasieten of roofvijanden niet veel, daar de oorzaak van de schade in de toestand van de bomen is gelegen: ze zijn extra aantrekkelijk voor fytofage insecten, waardoor hun aantallen sneller groeien dan op gezonde bodem, en dat tempo kunnen de roofvijanden meestal niet bijhouden. Het kan zelfs zover komen dat in zulke aanplanten periodiek ernstige insectenplagen optreden, zoals in de naaldbossen, die in het vroegere Oost-Pruisen (thans Polen) op slechte akkergrond werden aangeplant: Fig. 4. Ik zag het resultaat van zo'n plaag door de nonvlinder (*Lymantria monacha*) in 1982 in Niedzwiady, twee jaar na de maximale aantastingen: duizenden hectaren met dode dennebomen, waarvan een deel onder water stond doordat het wateroverschot niet langer door de bomen werd verdampt. Maar een aangeplant dennebos in Polen kan er ook anders uitzien, en niet zijn te onderscheiden van een natuurlijk dennebos (waarvan er nog enkele zijn in Polen), zoals ik

zag in het Nationale Park Zwieny-niec, waar de bomen op bosgrond zijn aangeplant: hoge, rechte stammen met een dichte kroon en een rijke ondergroei.

### Conclusies

Wanneer we de kleine dieren, die een goede strooisel- en afvalvertering voorbereiden en daarmee de bomen een regelmatige aanvulling aan voedingsstoffen verzekeren, zo veel mogelijk willen begunstigen, moeten we met bosbouw zo dicht mogelijk bij de natuurlijke situatie blijven. Bosbouw zou een vorm van Natuurbouw moeten zijn. Immers, alle boomsoorten hebben zich in de loop van een lange evolutie aan bepaalde omstandigheden aangepast, d.w.z. onder die omstandigheden is in voldoende mate voldaan aan alle voorwaarden voor overleving en reproductie, anders waren ze er niet. Maar hoe is dat onder andere omstandigheden? Daarom doen we er goed aan, als we bos aanplanten, om zo dicht mogelijk de natuurlijke omstandigheden in dat klimatologische gebied te benaderen, en dat betekent o.a.:

1) Zo veel mogelijk variatie aanbrengen in de aan te planten soorten of in de leeftijdsklassen van dezelfde soort, zo dat het bos ruimtelijk zo heterogeen mogelijk is en ook blijft. Wanneer zo'n bos op de goede ondergrond wordt aangeplant, leidt dit ook tot een soortenrijke en ruimtelijk heterogene kruid- en struiklaag;

2) We moeten er zeker van kunnen zijn dat voldoende kleine dieren, die een goede strooiselvertering moeten verzorgen, in onze aanplant kunnen leven en die ook kunnen bereiken. Als dit moeilijk ligt doordat de aanplant nogal geïsoleerd is van ander goed bos, zullen we deze dieren moeten voorkweken en uitzetten. Hoewel pissebedden en miljoenpoten niet moeilijk zijn te kweken, is dit, zover

mij bekend, nooit overwogen.

Ik ben ervan overtuigd, dat we dan bossen kunnen krijgen, die op den duur nauwelijks verschillen van de natuurlijke naaldbossen, die ik in Canada zag op dezelfde geografische breedte als in Nederland (52 graden NBr). In ons oceanisch klimaat, met voldoende over het hele jaar verdeelde neerslag, zouden we zelfs zo hier en daar regenbossen kunnen krijgen, zoals ik die in Canada zag op Vancouver Island. In elk geval kunnen die bossen dan weer ons soortenrijkste milieu worden.

We zullen moeten leren aantastingen van het bos door dieren te accepteren. Als het bos gezond is, zullen deze aantastingen de bomen nauwelijks in hun groei remmen, zoals we kunnen vaststellen bij de zo nu en dan in min of meer natuurlijke eikenbossen optredende aantastingen door de eikenbladroller (*Tortrix viridana*). Maar als het bos niet gezond is, is geen enkele maatregel om schade te voorkomen werkelijk afdoende, of zeer kostbaar.

Denk echter niet, dat dan altijd alles goed zal gaan. Ook in natuurlijke bossen kunnen rampen optreden, zoals bosbranden en vernielingen door lawines. Stormschade blijft echter meestal beperkt tot oude bomen. Aanzienlijke stormschade, zoals wij die in de zeventiger jaren zo nu en dan hadden, treedt vooral op in aangeplante bossen met een te éénzijdige leeftijdsopbouw, of na oordeelkundig dunnen.

### Samenvatting

Van nature is bos waarschijnlijk al het soortenrijkste milieu op aarde, niet alleen in de tropen, maar ook in onze streken. Die soortenrijkdom wordt niet zozeer bepaald door grotere dieren, zoals vogels en zoogdieren en hogere planten, maar door kleine dieren en lage planten. Vooral insecten zijn in

grote aantallen soorten vertegenwoordigd. Dit zijn niet alleen insecten die de bomen aantasten, maar vooral kleine dieren die het afgevallen blad verknippen en ander afval (mest, bast, dood hout, lijken) opruimen. Deze opruimers zijn onmisbaar in een gezond bos, daar ze de voedingsstoffen voor de bomen (vooral mineralen) weer in circulatie brengen. Behalve op mineraalrijke grond leidt stagnatie van de recycling tot stagnatie in de groei van de bomen, en daardoor tot een vergrootte kans op ernstige insectenaantastingen. Door bosbouw tot een vorm van natuurbouw te maken, kunnen we niet alleen de meeste moeilijkheden voorkomen, maar ook bos weer tot het soortenrijkste milieu van onze streken maken. Misschien echter zullen we hiervoor een aantal van de vroegere bosbewoners onder de kleine dieren moeten herintroduceren, daar zij door het ontbreken van vleugels geïsoleerde boscomplexen niet kunnen bereiken.

### Literatuur

- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch. 1984. The ecological web. More on the distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, Chicago. Hoofdstuk 14: 408-425.
- Brauns, Adolf. 1964. Taschenbuch der Waldinsekten. Gustav Fischer Verlag, Jena. 817 pp.
- Den Boer, P.J. 1990. On the stabilization of animal numbers. Problems of testing. 3. What do we conclude from significant test results? *Oecologia* 83: 38-46.
- Den Boer, P.J. 1991. Seeing the trees for the wood: random walks or bounded fluctuations of population size? *Oecologia* 86: 484-491.
- Szyszkowski, Jan. 1990. Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocynoses based on analysis of the fauna of epigeic Carabidae. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw. 96 pp.
- Van den Bos, J. & R. Rabbinge. 1976. Simulation of the fluctuations of the grue larch bud moth. Simulation Monographs. PUDOC, Wageningen. 83 pp.