

Oriënterend onderzoek naar geleedpotigen in liggend dood hout van Zomereik en
Grove den

Oriënterend onderzoek naar Geleedpotigen in liggend dood hout van Zomereik en Grove den

L.G. Moraal
G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis
J. Burgers
W.J. Dimmers
D.R. Lammertsma
R.J.M. van Kats
G.F.P. Martakis
Th. Heijerman
J. Poutsma

Alterra-rapport 1101

Alterra, Wageningen, 2005

REFERAAT

Moraal, L.G., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, J. Burgers, W.J. Dimmers, D.R. Lammertsma, R.J.M. van Kats, G.F.P. Martakis, Th. Heijerman & J. Poutsma. 2005. *Oriënterend onderzoek naar Geleedpotigen in liggend dood hout van Zomereik en Grove den*. Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1101. 69 blz.; 15 fig.; 5 tab.; 25 ref.

Naar schatting is 40-50 % van de totale bosfauna, gebonden aan dood hout. De aanwezigheid van dood hout is dus zeer belangrijk voor de biodiversiteit en afbraakcycli. De Nederlandse geleedpotigenfauna van dood hout is echter vrij onbekend. Het is dus ook nog onbekend of beheerssubsidies gericht op het verrijken van het bos met dood hout snel tot een vergroting zullen of kunnen leiden van aantallen soorten en individuen. In dit onderzoek wordt aandacht besteed aan de volgende vragen:

1. Is dood hout van een bepaalde boomsoort bepalend voor de diversiteit van geleedpotigen?
2. Wat is de relatie tussen verteringstadium en het voorkomen van soorten?
3. Zijn soorten met een geringe mobiliteit wel in staat om nieuwe bossen te koloniseren?

Voor het onderzoek werd dood hout van Zomereik en Grove den van vroege en late verteringstadia in afgesloten kistvallen gelegd. De geleedpotigen werden uitgekweekt in de periode 23 mei 2003 - 17 juni 2004. Bij Zomereik zijn in totaal 101 soorten, en bij Grove den zijn 80 soorten gevonden. Het verschil in soortensamenstelling tussen Zomereik en Grove den in Garderen/Staverden, is significant anders dan die in Amerongen. Het effect van de boomsoort wordt dus mede bepaald door typische, locatiegebonden soorten in beide locaties. Verder zijn aanwijzingen verkregen dat, onder invloed van meer dood hout in het bos, de ecologie verschuift naar soorten die minder mobiel zijn. Ook wat betreft de methodische ontwikkeling heeft het onderzoek interessante gegevens opgeleverd. De door ons gemodificeerde kistvallen zijn efficiënt en betrouwbaar gebleken en geven zekerheid dat gevangen soorten uit een bepaald stuk stam komen; de methode is aan te bevelen bij verder onderzoek.

Trefwoorden: dood hout, geleedpotigen, eik, grove den, kistvallen

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 18,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 1101. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2005 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	13
2 Materiaal en methode	17
2.1 Bemonsteringmethode	17
2.1.1 Boomsoort, diameter, staand/liggend dood hout	17
2.1.2 Verteringstadia	17
2.1.3 Regio en locaties met veel/weinig dood hout	18
2.1.4 Verzamelen en meten van stamstukken	19
2.1.5 Constructie kistvallen	19
2.1.6 Meten luchtvochtigheid in de kistvallen	21
2.1.7 Legen vangbekers en determinaties	21
2.1.8 Statistische analyse van de vangsten	21
3 Resultaten	23
3.1 Vochtgehalte stammen en verdamping in de kistvallen	23
3.1.1 Vochtgehalte stammen	23
3.1.2 Verdamping in de kistvallen	23
3.2 Boomsoort en samenstelling geleedpotigen	24
3.3 Ecologie van de geleedpotigen	26
3.3.1 Coleoptera (kevers)	26
3.3.2 Hymenoptera (sluipwespen, mieren)	27
3.3.3 Diptera (vliegen en muggen)	28
3.3.4 Dermaptera (oorwormen), Isopoda (pissebedden), Diplopoda (miljoenpoten) en Chilopoda (duizendpoten)	28
3.4 Verteringstadium en samenstelling geleedpotigen	30
3.5 Dispersie van geleedpotigen	34
3.6 Statistische analyses van de soortensamenstelling	35
Discussie	39
Conclusies	45
Aanbevelingen voor verder onderzoek	47
Literatuur	49

Bijlagen

1 Proefoverzicht	51
2 Locatiebeschrijvingen	53
3 Eigenschappen stamstukken	59
4 Verloop van de relatieve luchtvochtigheid in de kistvallen	61
5 Taxa met aantal individuen – uitsluitend op Eik.	63
6 Taxa met aantal individuen – uitsluitend op Grove den.	65
7 Taxa met aantal individuen – gemeenschappelijk voor Eik en Grove den	67

Woord vooraf

Binnen het LNV-DWK Project 381-230268 is een oriënterend onderzoek uitgevoerd naar de fauna van geleedpotigen in dood hout in relatie met boomsoort en verteringstadium. Het project heeft geresulteerd in samenwerking met Th. Heijerman van de WUR Vakgroep Leerstoelgroep Biosystematiek, waarbij door J. Poutsma een studentenonderzoek is uitgevoerd. Dit betrof een belangrijk deel van het onderhavige onderzoek (veldwerk en labwerk), aangevuld met een literatuuronderzoek (Poutsma, 2004). We bedanken O. Vorst voor het determineren van de kortschildkevers en T. Huibers, W. van Orden, G. van Roekel en J. van Hal voor het veldwerk.

We hebben een zeer goede medewerking gehad van de beheerders van Natuurmonumenten, Geldersch Landschap en Staatsbosbeheer. Verder bedanken we H. Siepel, M. van Wijk, A. van Hees, J. den Ouden en A. Olsthoorn voor de ideevorming en/of het becommentariëren van dit rapport.

Samenvatting

De Nederlandse geleedpotigenfauna van dood hout is vrij onbekend. Het is dus ook nog onbekend of beheerssubsidies, gericht op het verrijken van het bos met dood hout, snel tot een vergroting zullen leiden van de aan dood hout gebonden soorten en individuen. Het laten liggen van dood hout in een bos waar niet eerder dood hout aanwezig was, heeft volgens de literatuur niet altijd meteen effect. Sommige geleedpotigen zoals schimmelmugjes hebben een slechte verspreidingscapaciteit terwijl andere soorten, zoals bastkevers, juist heel snel een nieuw bos koloniseren. In dit rapport hebben we een oriënterend onderzoek gedaan naar de invloed van belangrijke factoren op de fauna van dood hout, te weten: locatie, hoeveelheid dood hout, houtsoort en verteringstadium. We hebben gekozen voor dood hout van Zomereik en Grove den omdat het inheemse boomsoorten zijn die in veel bostypen voorkomen. Bast en cambium van een pas dode boom bevatten nog veel suikers en verse eiwitten en kan in het begin een rijke fauna van bastkevers herbergen. Later verschijnen de houtetende geleedpotigen zoals boktorren, daarna soorten die zich voeden met houtafbrekende schimmels en met detritus. Daarom hebben we in het onderzoek zowel vroege als late verteringstadia betrokken.

Het is niet zinvol om alleen soortenlijstjes te produceren, het is belangrijker een beeld te krijgen van de soortensamenstelling op basis van hun dispersiecapaciteit. Om hierin inzicht te krijgen hebben we locaties met veel dood hout (veel 'stepping stones' geven goede kolonisatiekansen) vergeleken met locaties met weinig dood hout (slechte kolonisatiekansen). Het oorspronkelijke uitgangspunt was om binnen 3 subregio's, bossen met relatief veel dood hout te vergelijken met nabijgelegen bossen met weinig dood hout. Er werd gekozen voor bossen in de regio midden Nederland. Bij het zoeken naar geschikte proefterreinen bleek het niet mogelijk om in het gebied Veluwezoom percelen bos te vinden met weinig dood hout. Daardoor was deze subregio voor de statistische analyse onbruikbaar. Het experiment is dus uitgevoerd volgens het volgende schema: 2 locaties * veel/weinig dood hout * den/eik * vroeg/laat verteringstadium. Dit levert een totaal van $2*2*2*2 = 16$ behandelingen. Alle in dit rapport gepresenteerde uitwerkingen (grafieken en tabellen) zijn gebaseerd op de subregio's I (Amerongsche Bosch) en III (Garderen/Staverden).

Van elke dode boom zijn, afhankelijk van de diameter (20-30 cm), twee of drie stamstukken met een lengte van 100 cm in afgesloten kistvallen gelegd. De houten kistvallen met de binnenmaten van $L*B*H = 116*56*30$ cm, zijn gemaakt naar voorbeeld van Zach (1991). Het ontwerp is door ons gemodificeerd door het plaatsen van vangbekers op en onder de kist, in plaats van aan de zijkant. De vangbekers aan de onderkant zijn toegankelijk voor lichtmijdende en op de bodem kruipende dieren. De vangbekers op de kistdeksel zijn geschikt voor lichtminnende vliegende soorten. Twee zijden zijn voorzien van elk een luchtgat: diameter 6,5 cm, afgedekt met worteldoek. De vangbekers werden in de periode 23 mei 2003 - 17 juni 2004, eens per vier weken geleegd. Daarna werden de vangsten gesorteerd in een

aantal hoofdgroepen. De meeste geleedpotigen zijn daarna tot op de soort (een aantal moeilijke groepen tot op familieniveau) gedetermineerd.

De meeste soorten uitgekweekte geleedpotigen zijn gevonden binnen de ordes van Coleoptera (kevers), Diptera (vliegen en muggen) en Hymenoptera (o.a. sluipwespen en mieren). Bij Zomereik zijn totaal 101 soorten, en bij Grove den zijn 80 soorten gevonden. Dit verschil, vooral bepaald door de Coleoptera, hoeft geen boomsoorteffect te zijn want een lokatie-effect is ook mogelijk. Bij Zomereik en Grove den zijn in totaal enorme aantallen individuen ($n = 26.461$) van Diptera gevonden. Het gaat hier vooral om de familie van de Sciaridae, dit zijn mugjes waarvan de larven zich voeden met half verteerd plantaardig materiaal (detritus). Ze zijn meestal niet specifiek voor een bepaalde boomsoort maar wel voor een bepaald verteringstadium van het hout.

Uit analyse van de soortensamenstelling bleek dat er een significante interactie was tussen het effect van boomsoort en locatie. Dit betekent dat het verschil in soortensamenstelling tussen Zomereik en Grove den in Garderen/Staverden, significant anders is dan het verschil in soortensamenstelling in Amerongen. Het effect van de boomsoort wordt dus mede bepaald door typische, locatiegebonden soorten in beide locaties. Behalve locatie-effecten liet het onderzoek ook zien dat de soortensamenstelling afhankelijk was van de hoeveelheid dood hout, de boomsoort en het verteringstadium. De effecten traden vooral op tijdens de vroege en de late monstertijdstippen. Dat er zowel locatie-effecten als effecten van ongeveer alle andere factoren werden gevonden lijkt aan te geven, dat een groot aantal factoren tegelijk van invloed is op de soortensamenstelling. In de huidige proefopzet kunnen de zojuist genoemde effecten ook zijn beïnvloed door het geringe aantal herhalingen van de afzonderlijke behandelingen binnen de huidige proef. De ecologie van de soorten lijkt de trend te vertonen dat, onder invloed van veel dood hout in het bos, een verschuiving optreedt naar meer soorten met een geringe dispersie. Verder zijn soorten met een geringe dispersie meer aanwezig in eik dan in den. Daarnaast zijn er relatief veel soorten in eikenhout die zich voeden met schimmels. Een andere constatering is dat, naarmate de vertering van hout vordert, de soortensamenstelling verschuift naar minder soorten met goede dispersie.

Gemiddeld zijn in de bossen met 'weinig dood hout' meer soorten en hogere aantallen individuen gevonden (allebei significante trends) van soorten met goede dispersie Dit komt overeen met de verwachting dat soorten met goede dispersie geen nadeel ondervinden van grote afstanden tussen de dode stammen. Aan de andere kant zouden deze soorten ook gemakkelijk de bossen met "veel dood hout" kunnen koloniseren.

Ook wat betreft de methodiek heeft het onderzoek interessante gegevens opgeleverd. Er is veel ervaring opgedaan met het gebruik van de door ons gemodificeerde kistval. Ten opzichte van andere vangmethoden, zoals netvangsten en zeefmonsters, is deze methode niet zeer arbeidsintensief waardoor er ook geen hoge arbeidskosten (inclusief reiskosten) aan het veldwerk zijn verbonden. Uit regelmatige metingen is gebleken dat de luchtvochtigheid in de kist slechts zeer langzaam terugliep. De meeste kisten hadden na 5 maanden nog een luchtvochtigheid van meer dan 70%.

Door deze redelijk hoge luchtvochtigheid lijkt het gevaar voor uitdroging van het hout, met daarmee een negatieve invloed op de geleedpotigen, laag te zijn. Verder geven kistvallen de zekerheid dat gevangen soorten uit een bepaalde stam komen. De kistvallen zijn efficiënt en betrouwbaar gebleken en aan te bevelen bij verder onderzoek.

1 Inleiding

Meer dan 2500 soorten Nederlandse geleedpotigen zijn strikt gebonden aan bossen; het bos kent veel meer soorten maar die komen ook buiten het bos voor (Siepel, 1992). De bosgebonden fauna omvat een breed scala aan geleedpotigen (o.a. kevers, vliegen, vlinders, pissebedden, duizendpoten, mijten en spinnen). Door die enorme soortenrijkdom kunnen de geleedpotigen dus als belangrijke graadmeter beschouwd worden voor de biodiversiteit van een bepaald bos. Een deel van deze fauna is afhankelijk van levende bomen. Levende bomen bevatten veel eiwitrijke voeding voor talloze herbivore geleedpotigen zoals galvormers, bladeteende en bladzuigende soorten. Een ander deel is afhankelijk van de strooisellaag of dode bomen (Moraal et al., 2003).

Dode bomen zijn het domein van de houtverterende fauna en van de groepen die zich voeden met schimmels die zich in het dode hout ontwikkelen. De xylobionte (houtbewonende) geleedpotigen zijn in te delen in obligate en facultatieve xylobionte soorten. Obligate soorten kunnen niet zonder dood hout, terwijl facultatieve soorten ook andere substraten ter vervanging van dood hout kunnen gebruiken. De obligate soorten zijn in verschillende ecologische groepen te onderscheiden: soorten die leven van wondvocht van afstervende bomen, bast (cambium), hout, molm en schimmels. In de vroege afbraakstadia van de dode bomen zijn het vooral soorten die leven van wondvocht en de bast. Het cambium (rijk aan eiwitten en suikers) is het meest voedselrijke deel van een pas dode boom. Het dode cambium blijft maar kort geschikt en trekt de snelle kolonisators zoals bastkevers aan. In latere verteringsstadia verschuift de soortensamenstelling meer richting hout- en molmsoorten en soorten die van schimmels leven. Veel hout- en molmsoorten zijn soorten die voor hun levenscyclus stabiele omstandigheden vereisen. Dit vinden ze in dik dood hout waar fluctuaties in temperatuur en vochtigheid gedempt worden. Dik dood hout heeft een langzame vertering en vormt een stabiel milieu dat lange tijd geschikt is voor bepaalde soorten die daardoor een minder goede dispersie nodig hebben.

Het voorkomen van de geleedpotigen is in eerste instantie afhankelijk van het microklimaat van het hout en de verteringsfase. Het microklimaat is mede afhankelijk van positie en dimensie van de stam, temperatuur, vochtigheid en licht op de plaats waar de stam ligt, maar ook de biologische, chemische en fysische eigenschappen van de boomsoort zelf. Ongewervelde dieren versnellen het afbraakproces van bomen, doordat ze enerzijds het plantaardige materiaal verkleinen waardoor dit beter voor micro-organismen te verwerken is, en anderzijds zorgen zij voor een betere toegankelijkheid voor micro-organismen tot het houtweefsel. Ten tweede is het voorkomen van de fauna afhankelijk van de verdeling van dood hout in ruimte en tijd en het verspreidingsvermogen van soorten.

Naar schatting is 40-50 % van de totale bosfauna, gebonden aan dood hout (Mabelis, 1983; Siepel, 1992). De aanwezigheid van dood hout in het bos is dus zeer belangrijk in het licht van biodiversiteit en afbraakcycli van dood hout. De Nederlandse

geleedpotigenfauna van staand en liggend dood hout is vrij onbekend; de gegevens hebben vooral betrekking op de *potentiële* fauna (Werf, van der 1991; Siepel, 1992). Het is dus onbekend of dood hout van verschillende boomsoorten in een bos de diversiteit binnen de geleedpotigen zal vergroten. Het is dus ook nog onbekend of het snel verrijken van het bos met dood hout, door aan de eis van het subsidiestelsel tegemoet te komen, snel tot een vergroting zal leiden van aantallen soorten en individuen.

In een eerder onderzoek werd beheerd bos vergeleken met niet (meer) beheerd bos (Moraal et al., 2000). Er is toen gekozen voor een brede inventarisatie waarbij het noodzakelijk was om verschillende valtypen te gebruiken om uiteenlopende groepen geleedpotigen te vangen. In dat onderzoek werden behoorlijke entomologische verschillen tussen beheerd en niet (meer) beheerd bos geconstateerd. Deze verschillen waren niet alleen het gevolg van de toename van dood hout, maar vooral het gevolg van de verandering in bosstructuur en microklimaat. De fauna verandert dus merkbaar en meetbaar wanneer het bos op een andere wijze beheerd wordt. Echter, we hadden in het bosreservaat veel meer dood hout soorten verwacht zoals boktorren of van houtschimmels levende vliegensoorten. Het kan zijn dat de toen gebruikte valtypen minder geschikt waren om deze groepen te bemonsteren. Daarom werden in het onderhavige onderzoek kistvallen gebruikt om selectief naar de fauna in bepaalde dode stammen te kijken.

In veel bospercelen is de laatste jaren relatief veel dood hout aanwezig, maar meestal met een geringe diameter. Het zijn juist de dikke dode bomen die belangrijk zijn voor de ontwikkeling van diverse soorten, omdat juist de stamdikte fysische verschillen oplevert. Staande dikke bomen worden vaak door de zon beschenen waardoor een warmteverloop (van warm naar koel) en een vochtverloop (van droog naar vochtig) in de stam ontstaat. Bij liggende stammen in vochtige bossen kunnen nog grotere verschillen in vochtigheid optreden. Het zijn onder meer deze fysische factoren die de ontwikkeling van bepaalde soorten mogelijk maken (Köhler 2000). De overheid heeft via het subsidiestelsel Programma Beheer het belang van dood hout onderstreept, door als eis voor enkele subsidiepakketten te stellen, dat per ha minstens vier staande dode bomen van minimaal 30 cm diameter aanwezig moeten zijn. Deze algemene regel laat echter veel concrete beheersvragen open. Zo is niet bekend welke geleedpotigen afhankelijk zijn van de verschillende boomsoorten. Er is nagenoeg niets bekend over de mate waarin populatiegroottes en voorkomen van soorten, afhankelijk zijn van de hoeveelheid van dood hout, de grootte van de stammen en de verspreiding van dood hout in ruimte en tijd (verteringstadia). Dit roept beheersvragen op zoals:

- Wat is het effect van de boomsoort voor het laten stijgen van het aandeel dood hout en de daaraan gekoppelde verhoging van de biodiversiteit?
- Wat is de relatie tussen verteringsstadium van de dode boom en de geleedpotigen?
- Wat is de relatie tussen stamdiameter en de geleedpotigen?
- Welke verschillen zijn er tussen staande en liggende stammen?

- Is het beter om dode bomen individueel over de oppervlakte te spreiden, of zijn groepen beter?
- Hoe lang is een dode boom geschikt als substraat voor bepaalde soorten geleedpotigen?

In dit onderzoek wordt aandacht besteed aan de volgende vragen:

1. Wat is de relatie tussen boomsoort en diversiteit van de geleedpotigenfauna?

Bij de uitvoering van maatregelen in het kader van Programma Beheer wordt de keuze voor het creëren van dood hout vaak gecombineerd met de eis tot verhoging van het aandeel inheemse soorten. Dat wil zeggen dat vaak gekozen wordt voor het doden van exoten als Douglas en Amerikaanse eik ten gunste van inheemse soorten als Grove den en Zomereik. Het is echter niet duidelijk of het dode hout van uitheemse soorten wel eenzelfde soortenrijkdom aan geleedpotigen herbergt als het hout van inheemse soorten. In een later stadium willen we ons graag richten op exoten. In dit eerste oriënterende onderzoek hebben we gekeken naar dood hout van de inheemse boomsoorten Zomereik en Grove den als substraat voor biodiversiteit.

2. Wat is de relatie tussen verteringstadium en het voorkomen van soorten in dood hout?

De aan dood hout gerelateerde geleedpotigenfauna verschilt sterk in eisen ten aanzien van het verteringstadium. De tijd speelt een belangrijke rol. Een pas dode boom bevat nog veel verse eiwitten en kan in het begin een rijke bastfauna herbergen. Pas later verschijnen de houtetende geleedpotigen en soorten die zich voeden met houtafbrekende schimmels (Köhler 2000). Daarom hebben we in het onderzoek verschillende verteringstadia betrokken.

3. Hoe kunnen soorten met soms geringe mobiliteit nieuwe bossen koloniseren?

Veel soorten geleedpotigen die gebonden zijn aan dood hout, zijn plaatstrouw of hebben een slecht verspreidingsvermogen (Roff, 1977). Ze zijn mogelijk nog niet in onze (niet langer beheerde) bossen aanwezig, als ze er al ooit kunnen komen. Want waar in Nederland bestaan er nog natuurlijke reservoiergebieden? Daarom is het zo belangrijk om de referentiegebieden te kennen. Zijn de oude ongestoorde boskernen met veel dik dood hout onze 'hot spots'? Of zijn in Nederland al veel soorten uitgestorven? Wanneer deze 'hot spots', als reservoir van biodiversiteit, geïsoleerd voorkomen, dan heeft een snelle vergroting van de hoeveelheid dood hout overal in den lande, op korte termijn weinig effect voor sommige groepen geleedpotigen. Op de lange termijn zal een netwerk van bosreservaten en beheerde bossen met een continu aanbod van dood hout, zoals beoogd met het Programma Beheer, natuurlijk wél een uiterst belangrijke functie hebben voor de ontwikkeling en verspreiding van de aan dood hout gebonden fauna. Zo werd de voorheen in Europa zeldzame dood houtkever *Hylis foveicollis* in 1998 voor het eerst in Nederland aangetroffen (Moraal et

al., 2003). Dit zou een effect kunnen zijn van het toepassen van een bosbeheer gericht op vergroting van het aandeel dood hout.

In dit onderzoek willen we ons niet alleen op de soorten richten, maar meer een beeld krijgen van de soortsamenstelling op basis van hun dispersiecapaciteit (verspreidingsmogelijkheden). We hebben hiertoe locaties met veel dood hout (goede kolonisatiekansen door een uitgebreid netwerk van dood hout) vergeleken met locaties met weinig dood hout (slechte kolonisatiekansen).

2 Materiaal en methode

2.1 Bemonsteringmethode

2.1.1 Boomsoort, diameter, staand/liggend dood hout

Na een enquête onder enkele grote bosbeherende instanties is besloten om dit onderzoek uit te voeren met de voor de bosbouw belangrijke boomsoorten Zomereik en Grove den. Zeer dikke en staande dode bomen herbergen, vanwege het optreden van gradiëntzones in het hout (warm-koel en droog-vochtig), vaak de meest rijke geleedpotigenfauna. Maar het aanbod van staand dood hout van een redelijke diameter in het Nederlandse bos is relatief klein, zeker als het gaat om een variatie in verteringstadia. In ons onderzoek hebben we ons daarom beperkt tot liggende dode bomen. De keuze voor liggend dood hout had ook een praktische reden. Het werken met staand dood hout levert problemen op omdat de schors van staande bomen gemakkelijk los raakt en dan niet in het experiment kan worden meegenomen. Hoewel het Programma Beheer uitgaat van bomen met een diameter van 30 cm dbh, bleek het in de praktijk niet altijd mogelijk om dergelijk materiaal te verzamelen. Daarom zijn er stammen verzameld met een diameter van gemiddeld 20 cm.

2.1.2 Verteringstadia

De afbraak van dood hout verloopt van vers dood hout tot molm. In ieder verteringstadium kunnen verschillende soorten geleedpotigen optreden. Een pas dode boom kan in het begin een rijke bastkeverfauna herbergen. Pas later verschijnen de houtetende soorten en daarna degenen die zich voeden met houtafbrekende schimmels. Een maat voor het verteringstadium vormt de hoeveelheid schors rond de stam en de zachtheid van het hout met mespenetratie. De verteringstadia zijn bepaald aan de hand van de indeling van Kraigher (2002); zie tabel 1.

Het zou ideaal zijn om alle verteringstadia in de reeks 1-6 te bemonsteren, maar om praktische redenen werden 2 klassen van verteringstadia onderzocht: stadium 1-2 (niet tot weinig verteerd) en stadium 3-4 (matig verteerd).

Tabel 1 Het bepalen van verteringsstadia van dood hout (Kraigher, 2002).

Verterings- stadium	Schors/bast	Takken en twijgen	Zachtheid	Oppervlak	Vorm
1	Intact of alleen ontbreken van kleine stukjes	aanwezig	Hard, mespenetratie van 1 – 2 mm	Bedekt met bast; contour intact	cirkelvormig
2	Afwezig of minder dan 50% aanwezig	Alleen takken (>3cm) aanwezig	Hard; mespenetratie minder dan 1 cm	Glad; contour intact	cirkelvormig
3	Afwezig	Afwezig	Begint zacht te worden; mespenetratie 1 - 5 cm	Glad of scheuren zichtbaar; contour intact	Cirkelvormig
4	Afwezig	Afwezig	Zacht; mespenetratie meer dan 5 cm	Grote scheuren, stukken vermist uit het hout; contour intact	Cirkel- of ovaalvormig
5	Afwezig	Afwezig	Zacht; mespenetratie meer dan 5 cm	Grote stukken hout afwezig; contour deels vervormd	Plat ovaal
6	Afwezig	Afwezig	Zacht; deels verteerd tot molm	Contour is niet duidelijk te bepalen	Plat ovaal, bedekt met mos/humus

2.1.3 Regio en locaties met veel/weinig dood hout

In de periode 24 april - 1 mei 2003 zijn stamdelen van 24 dode bomen uit verschillende boslocaties verzameld. Het uitgangspunt bij de locaties was 3 bossen met relatief veel dood hout te vergelijken met 3 nabijgelegen bossen met weinig dood hout. Er werd gekozen voor bossen in de regio midden Nederland (Utrechtse Heuvelrug - Veluwe). De niet (meer) beheerde bosreservaten Galgenberg bij Amerongen (subregio I), Imbosch bij Rheden (subregio II) en Garderen/Staverden (subregio III) werden gezien als bossen met relatief veel dood hout. Daarna werden bossen met weinig dood hout in de nabijheid (op enkele kilometers afstand) van de bosreservaten gezocht. Het bleek niet mogelijk om percelen met weinig dood hout te vinden voor bossen binnen subregio II van de Veluwezoom. Hier werden alleen maar bossen met veel dood hout aangetroffen (zie Bijlage 1). We hebben op indicatie van rondlopen de aanwezigheid van veel of weinig dood hout vastgesteld. De gegevens over de locaties zijn weergegeven in bijlage 2. De voorgaande overwegingen hebben geleid tot het volgende proefschema.

Proefschema (zie ook Bijlage 1).

2 boomsoorten: Grove den en Zomereik

1 stamconfiguratie (alleen liggend hout)

2 verteringsstadia (stadia 1-2 = niet-weinig verteerd en stadia 3-4 = matig verteerd).

1 regio (Utrechtse Heuvelrug-Veluwe)

2 subregio's van Utrechtse Heuvelrug-Veluwe (subregio II is vervallen; zie par. 2.2.8)

2 bostypen per subregio: bos met veel dood hout en bos met weinig dood hout.

2-3 stamstukken van elk 100 cm per locatie per kistval

Totaal aantal boommonsters: $2*1*2*1*2*2*1=16$

2.1.4 Verzamelen en meten van stamstukken

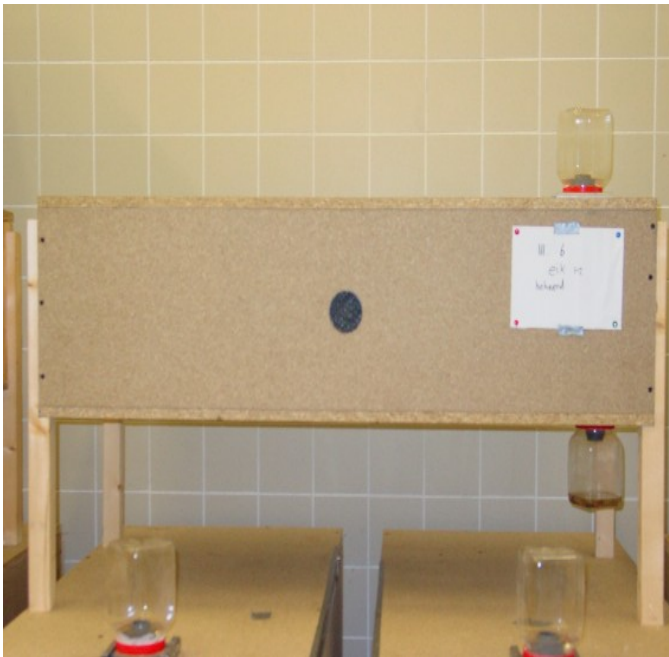
Van elke dode boom zijn, afhankelijk van de dikte, twee of drie stamstukken van ongeveer 105 cm lang gezaagd met het doel deze in kistvallen te leggen. Per stamstuk werd een 4-5 cm dikke schijf gezaagd voor het bepalen van de vochtigheid van het hout. De stamstukken (inclusief afvallende bast) en de schijven zijn afzonderlijk in plastic zakken verpakt en voor tijdelijke opslag in een koelcel opgeslagen. Na het meten van lengte, diameter, omtrek, gewicht en schatting van de schors- en mosbedekking, zijn in elke kistval 2-3 stamstukken gelegd. Het schatten van de percentages schors en mos op de stam (Bijlage 3) is gedaan om eventueel achteraf na te kunnen gaan of er een verband is met de samenstelling van de fauna. Van de stamschijven is het vochtpercentage bepaald, door de verse schijven te wegen, vervolgens gedurende 1-2 maanden aan de lucht te drogen en daarna 24 uur in een broedstoom bij 70 °C te drogen, en het drooggewicht van de schijven te bepalen. Het doel hiervan was om eventuele relaties tussen het vochtgehalte en de faunasamenstelling in het hout te bepalen.

2.1.5 Constructie kistvallen

De kistvallen (figuren 1-2) zijn gemaakt van spaanplaat of multiplex, naar voorbeeld van Zach (1991), en door ons gemodificeerd, door het plaatsen van vangbekers op en onder de kist, in plaats van aan de zijkant. De vangbekers aan de onderkant zijn toegankelijk voor lichtmijdende en op de bodem kruipende dieren. De vangbekers op de kist zijn geschikt voor lichtminnende vliegende soorten. De kisten hebben binnenmaten van $L*B*H = 116*56*30$ cm. Twee zijden zijn elk voorzien van een luchtgat: diameter 6,5 cm afgedekt met worteldoek. Tussen de kist en het deksel van de kist is een afsluitende tochtstrip aangebracht om eventuele kieren af te sluiten. Het deksel is op de kist vastgeschroefd. Om continu een aantrekkingskracht uit te oefenen op dieren die op licht af komen staan de kisten opgesteld in een ruimte die continu verlicht is. De temperatuur in deze ruimte is enigszins afhankelijk van de buitentemperatuur maar onverwarmd en vorstvrij. In de vangpotten is een verzadigde zoutoplossing en een beetje afwasmiddel aangebracht, voor doding en conservering van de gevangen fauna. Er is gekozen voor een zoutoplossing i.p.v. formaline om de vorming van ongewenste formalinedampen in de afgesloten ruimte te vermijden.



Figuur 1. De stamstukken worden in de kistvallen gelegd die daarna hermetisch met een deksel worden gesloten



Figuur 2. Kistvallen met vangbekers aan bodem en deksel; aan de zijkanten zitten ventilatieopeningen afgedekt met fijnmazig doek

2.1.6 Meten luchtvochtigheid in de kistvallen

Bij het uitkweken van geleedpotigen uit stammen in kistvallen in een droge ruimte zouden de stammen mogelijk kunnen uitdrogen. Daarom werd de relatieve luchtvochtigheid eens per vier weken in de kisten geregistreerd met een hygrometer (Rotronic Hygroskop GT). Het doel hiervan was de vinger aan de pols te houden en de stammen eventueel te bevochtigen wanneer dat nodig mocht zijn.

2.1.7 Legen vangbekers en determinaties

De vangbekers werden ongeveer eens per vier weken gelegegd. Na september 2003 liepen de vangsten terug en is de frequentie voor het legen van de vangbekers verlaagd. De monsterdata waren in 2003: 23 mei, 19 juni, 17 juli, 14 augustus en 11 september en in 2004: 19 januari en 17 juni. De in de vangbekers aangetroffen geleedpotigen zijn gespoeld met water en vervolgens in potten met 70% alcohol bewaard. Daarna werden de vangsten gesorteerd in een aantal hoofdgroepen (Ordes), namelijk Coleoptera (kevers), Diptera (tweevleugeligen), Hymenoptera (o.a. sluipwespen en mieren), Orthoptera (krekels en sprinkhanen), Isopoda (pissebedden), Chilopoda (duizendpoten) en Diplopoda (miljoenpoten). De geleedpotigen van de meeste ordes werden tot op de soort gedetermineerd. Van de Diptera en de Hymenoptera werden de ‘moeilijke’ groepen tot genus of familieniveau gedetermineerd terwijl sommige soorten tot op de soort werden gedetermineerd. Het materiaal was door conservering met zout vaak slecht determineerbaar door beschadigingen van waslagen en beharing; belangrijke kenmerken bij Diptera. De resultaten in dit rapport zijn gebaseerd op de opbrengst van de periode 23 mei 2003 tot 17 juni 2004.

2.1.8 Statistische analyse van de vangsten

Bij het zoeken naar geschikte proefterreinen lukte het niet om in het gebied Veluwezoom percelen bos te vinden met weinig dood hout. Er waren óf terreinen met veel dood hout óf terreinen met géén dood hout. Dit heeft geleid tot een ongelijke vertegenwoordiging van de factor veel en weinig dood hout in de Veluwezoom, hetgeen de reden is dat dit gebied niet kon worden meegenomen in de statistische analyses. Alle in dit rapport gepresenteerde uitwerkingen (grafieken en tabellen) zijn gebaseerd op de subregio's I (Amerongsche Bosch) en III (Garderen/Staverden), waarbij subregio II (Veluwezoom) dus is uitgesloten (zie Bijlage 1).

Het experiment is dus geanalyseerd volgens het volgende schema: twee subregio's * veel/weinig dood hout * den/eik * vroeg/laat verteringstadium. Dit levert een totaal van $2*2*2*2 = 16$ behandelingen (zie paragraaf 2.2.3).

Bij de analyse is ook rekening gehouden met de verschillende tijdstippen waarop de vangpotten van de kisten zijn gelegegd. Dit gebeurde op 7 tijdstippen (zie paragraaf 2.2.7) maar op het 1^e en 7^e tijdstip werden nauwelijks dieren in de vangbekers

aangetroffen. Daarom hebben analyses van de tijdstippen alleen betrekking op tijdstippen 2 tm 6.

Effecten op de soortensamenstelling

Effecten op de soortensamenstelling van de behandelingen en monstertijdstippen werden onderzocht met behulp van canonische correspondentie analyse CANOCO (Ter Braak & Smilauer, 2002). In deze multivariate analyse werd steeds een bepaalde behandeling als referentie gekozen. Dit betekent dat de soortensamenstelling van 'veel dood hout' is vergeleken met de soortensamenstelling van 'weinig dood hout' als controle. Op dezelfde manier dient 'Grove den' als controle voor 'Zomereik' en verteringstadium 1-2 als controle voor verteringstadium 3-4. Omdat anders te weinig vrijheidsgraden over zouden blijven voor de analyse, werden de effecten van de locaties alleen onderzocht binnen de bovenstaande drie vraagstellingen. Significanties van de bovenstaande drie effecten werd bepaald voor alle tijdstippen tezamen voor de 1e as en voor alle assen, en voor de afzonderlijke tijdstippen van bemonsteren op de 1e en 2e as. Het is algemeen bekend dat interacties binnen canonische correspondentie analyse moeilijk zijn te interpreteren. Daarom is in de huidige proef de analyse van de interacties beperkt tot de interacties met de locaties. Het effect van locatie kon niet als hoofdeffect worden geanalyseerd (door gebrek aan vrijheidsgraden) maar indirect toch worden opgenomen in de analyse via interacties.

Effecten op aantallen soorten en individuen al of niet per ecologische groep.

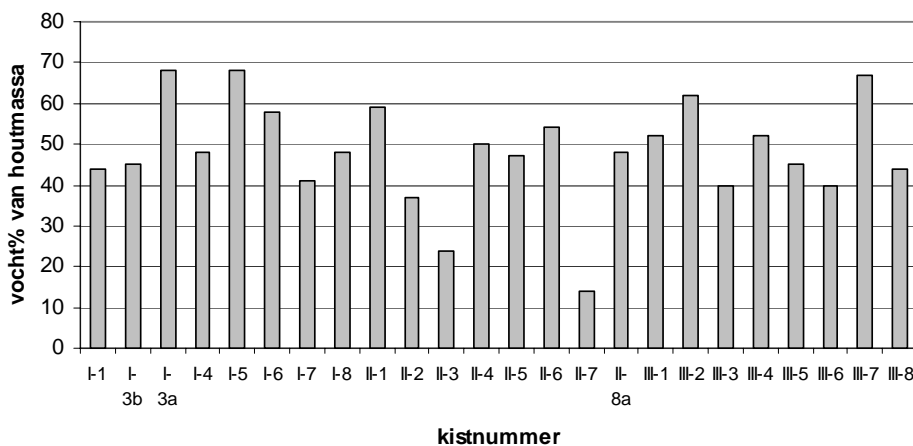
Voor de analyse van de aantallen soorten en individuen is om twee redenen gebruik gemaakt van de Genstat procedure IRREML: 1. De data vertoonden een poissonverdeling. 2. Omdat voor de combinatie 'Zomereik', 'weinig dood hout' en 'Amerongen' alleen locaties met veel dood hout werden gevonden ontstond een niet-orthogonale proefopzet (dat wil zeggen, een ongelijk aantal waarnemingen voor de proefcombinaties). De IRREML methode is ook gebruikt voor uitspraken over functionele groepen, waarbij is gekeken naar voedselkilde en dispersiecapaciteit. Omdat er zeer weinig soorten waren met 'geen dispersie' (zie paragraaf 3.5), zijn deze met de soorten met 'matige dispersie' samengevoegd tot een groep met 'geringe dispersie'. Hierna worden de soorten met 'geringe dispersie' dan ook steeds vergeleken met soorten met 'goede dispersie'. Voor de aantallen individuen is gebruik gemaakt van de omrekening naar aantallen per m³ hout. Wij hebben bij de berekening van de aantallen soorten gewerkt met het aantal soorten per behandeling. Het gebruik van een statistisch ecologische methode om op basis van het aantal individuen een schatting te geven van het aantal soorten viel buiten het bestek van de huidige proef.

3 Resultaten

3.1 Vochtgehalte stammen en verdamping in de kistvallen

In totaal is er 1,045 m³ Zomereik bemonsterd, tegen 1,124 m³ grove den. Van de stammen zijn een aantal eigenschappen gemeten die van invloed kunnen zijn op de samenstelling van de fauna van geleedpotigen in het hout zoals het vochtgehalte van de stammen.

3.1.1 Vochtgehalte stammen



Figuur 3. Gemiddelde vochtgehalten van de stammen (gebaseerd op stamschijven) bij aanvang proef

Uit figuur 3 blijkt een behoorlijke variatie in vochtgehalte van de stammen aanwezig te zijn. De stammen II-3 en II-7 zijn met waarden van minder dan 25%, tamelijk droog. De rest van de stammen is vochtiger met waarden die variëren tussen 37% en 67%. Aan het eind van de proef werd de vochtigheid van het hout niet opnieuw gemeten. Als maat voor eventuele uitdroging is de luchtvochtigheid in de kisten op 5 tijdstippen gemeten; zie paragraaf 3.1.2.

3.1.2 Verdamping in de kistvallen

Het uitdrogen van de stammen in de kistvallen zou de ontwikkeling van organismen in het hout negatief kunnen beïnvloeden. Daartoe werd regelmatig de relatieve luchtvochtigheid in de kistvallen gemeten met het doel om de stammen eventueel nat te maken wanneer dat nodig mocht zijn. De kistvallen hebben, ondanks de lage luchtvochtigheid in de opslagruimte (45% - 50,6%), een tamelijk hoge relatieve luchtvochtigheid behouden (Bijlage 4). Bij de laatste meting op 10-09-03 zaten alleen de kistvallen II-3, II-7 en III-1 onder de 70% r.v., maar deze hadden bij aanvang al een lage stamvochtigheid (figuur 3). De andere kisten bezaten meer dan 70% r.v.

Deze vrij hoge waarden gaven geen aanleiding om de stammen tussentijds nat te maken.

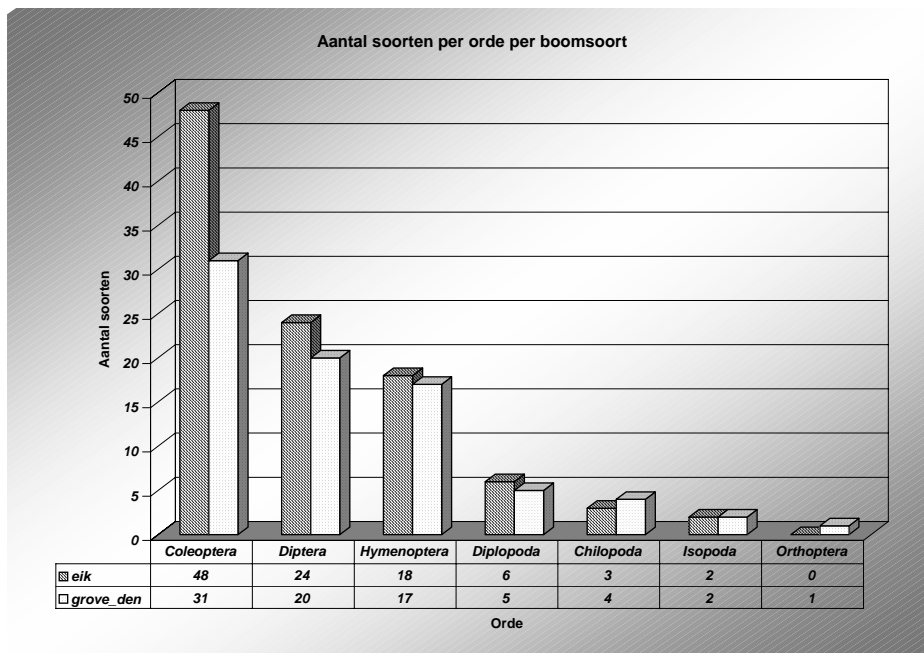
3.2 Boomsoort en samenstelling geleedpotigen

Voor sommige groepen geleedpotigen was het niet altijd mogelijk om ze tot op de soort te determineren; wel kon de familie worden bepaald. Tabel 2 geeft een overzicht van de aantallen soorten/families per orde en per boomsoort en geeft ook aan hoeveel soorten/families uniek waren voor beide boomsoorten. Voor meer gedetailleerde informatie wordt verwezen naar de Bijlagen 5, 6 en 7.

Tabel 2. Aantallen soorten/families per orde voor Zomereik en Grove den

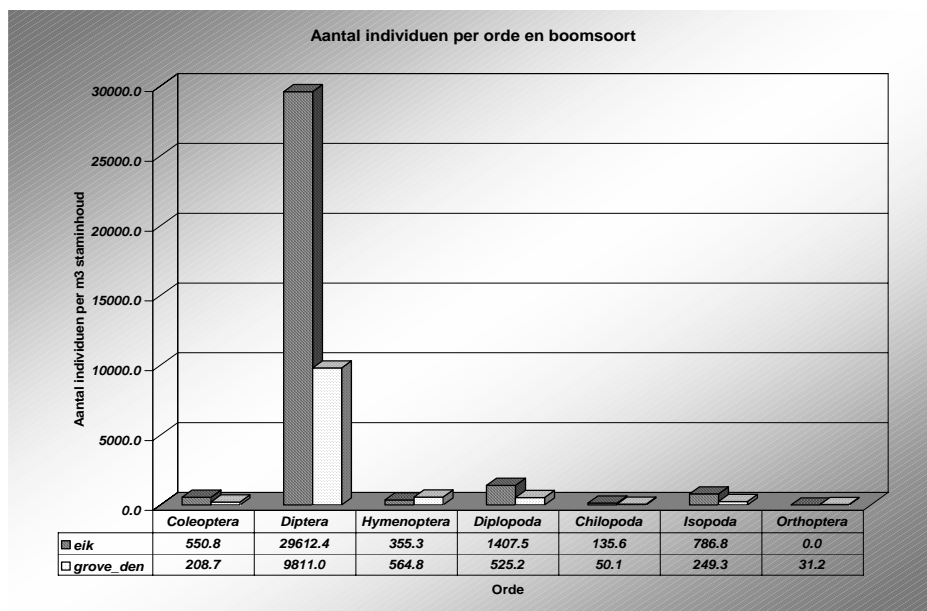
Orde	Aantal soorten		Unieke soorten		gemeenschappelijke soorten in eik en den	totaal aantal <u>individuen</u> in eik en den (totaal in ca 2 m ³)
	eik	den	alleen eik	alleen den		
Coleoptera <i>kevers</i>	48	31	29	12	19	511
Diptera <i>muggen en vliegen</i>	24	20	11	7	13	26.461
Hymenoptera <i>Sluipwespen/mieren</i>	18	17	9	8	9	623
Diplopoda <i>miljoenpoten</i>	6	5	1	0	5	1.233
Chilopoda <i>duizendpoten</i>	3	4	0	1	3	49
Isopoda <i>pissebedden</i>	2	2	0	0	2	636
Dermaptera <i>oorwormen.</i>	0	1	0	1	0	5
Totaal	101	80	50	29	51	29.267

Uit tabel 2 blijkt dat de meeste soorten gevonden worden binnen de ordes Coleoptera, Diptera en Hymenoptera. Het totaal aantal soorten is het hoogst in Zomereik, met in totaal 101 soorten en lager bij Grove den, met in totaal 80 soorten. Bij zowel Zomereik als Grove den zijn enorme aantallen individuen ($n = 26.461$) van Diptera gevonden. Het gaat hier vooral om de familie van de Sciaridae, dit zijn mugjes waarvan de larven zich voeden met detritus. Ze zijn meestal niet specifiek voor een bepaalde boomsoort maar wel voor een bepaald verteringstadium van het hout.



Figuur 4. Totaal aantal soorten geleedpotigen per orde voor Zomereik en Grove den

Uit figuur 4 blijkt dat Zomereik van alle talrijke ordes meer soorten bevat dan Grove den. Met name bij Coleoptera zijn de aantallen voor Zomereik (48 soorten) duidelijk hoger dan voor Grove den (31 soorten).



Figuur 5. Aantallen individuen per boomsoort omgerekend per m³ hout. De volgorde van de kolommen komt overeen met figuur 4

Uit figuur 5 blijkt het grootste aantal individuen bepaald te worden door de orde van de Diptera; hiervan zijn de aantallen met ca. 30.000 per m³ vele malen hoger dan van

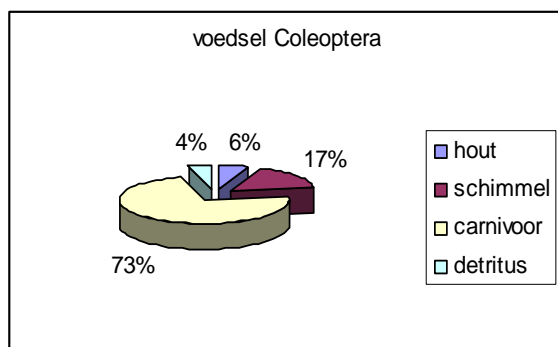
de andere ordes. De aantallen Diptera worden voor bijna 85% bepaald door de familie van de Sciaridae. De larven van deze familie zijn niet specifiek aan een boomsoort gebonden want ze voeden zich o.a. met detritus. Omgerekend per m³ hout kunnen er 'astronomische aantallen' aanwezig zijn.

3.3 Ecologie van de geleedpotigen

3.3.1 Coleoptera (kevers)

In Nederland komen 686 xylobionte keversoorten voor. Dit aantal vormt ongeveer 21% van het totaal aantal keversoorten dat in Nederland is waargenomen. Van deze 686 soorten zijn er maar 54 soorten aan een specifieke boomsoort gebonden. Deze soorten treden het meest op in de vroege verteringstadia, wanneer de verschillen tussen de verschillende boomsoorten het grootst zijn. Uit de resultaten blijkt dat het merendeel van de verzamelde keversoorten obligaat xylobiont zijn. Dit heeft te maken met onze onderzoeksmethode met kistvallen die een gerichte bemonstering mogelijk maken. Uit het onderzoek van Köhler (2000) in Duitsland bleek dat van de kevers, de bastsoorten het meest vertegenwoordigd zijn (31%), gevolgd door houtsoorten met 23%, zwamsoorten met 20% en molmsoorten met 18%. Köhler gebruikte in dat onderzoek echter geen kistvallen maar open valsysteem.

In ons onderzoek zijn opvallend weinig echte dood houtkevers gevonden. Bij de boktorren (*Cerambycidae*) kwamen slechts twee soorten, *Arhopalus rusticus* en *Corymbia rubra*, in redelijke aantallen voor. De meeste keversoorten die werden gevonden zijn achter schors levende carnivoren en schimmeleeters (fig. 6).



Figuur 6. Verdeling van voedselgildes voor de verzamelde soorten Coleoptera (kevers)

Typische soorten waarvan de larven als carnivore jagers achter schors leven zijn: *Paromalus parallelepipedus* (*Histeridae*), enkele *Ampedus*-soorten, *Melanotus rufipes* en *Denticollis linearis* (allen *Elateridae*). Enkele voorbeelden van mycetobionte soorten zijn: *Ennearthron cornutum* (*Cisidae*), de *Dorcatoma*-soorten (*Anobidae*), de *Anaspis*-soorten en *Orchesia undulata* (*Scraptidae*). De keversoorten die tijdens het onderzoek gevonden zijn behoren vrijwel allen tot algemeen voorkomende soorten. Zeldzame of bijzondere xylobionte soorten zijn niet aangetroffen. Bij een pilot-onderzoek in 1999 met hout van Zomereik en Grove den uit Amerongen werden in 10 kistvallen 3420 kevers gevangen. Daarvan behoorden maar liefst 3001 exemplaren tot de bastkevers

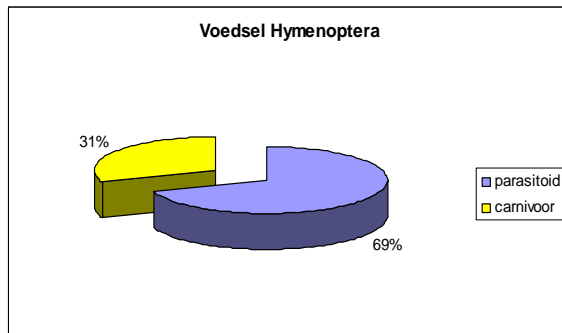
(Scolytidae). In de huidige proef werden in de 2 subregio totaal slechts 511 kevers gevangen (zie Tabel 3). Daarvan behoorde slechts één exemplaar van *Dryocoetus autographus* tot de bastkevers. De verklaring voor dit opmerkelijke verschil is dat in 1999 in een aantal kisten vers dood dennenhout is uitgekweekt. In dit verse hout waren toen bastkevers, vooral de zeer algemene Dennenscheerder, *Tomicus piniperda*, massaal aanwezig.



Figuur 7. De larve van de in Nederland vrij algemeen voorkomende boktor *Rhagium bifasciatum*, leeft in dood hout van naaldbomen

3.3.2 Hymenoptera (sluipwespen, mieren)

De meeste aangetroffen soorten uit de orde Hymenoptera behoren tot de sluipwespen en mieren. Van deze parasitaire wespen is alleen de familie- of geslachtsnaam bepaald, omdat het determineren tot de soort voor deze groep moeilijk is. Naast de sluipwespen zijn grote aantallen mieren aangetroffen, vooral tijdens de eerste vangperiode. In totaal zijn er 5 mierensoorten gevangen, allen met een overwegend carnivore levenswijze. Bij 1/3 van alle gevangen exemplaren gaat het om de een van de meest algemene mierensoorten in Nederland, de Zwartbruine wegmier, *Lasius niger*, vrijwel allen verzameld uit slechts 3 verschillende kistvallen. Opvallend is dat er vrijwel geen direct aan hout gebonden soorten zoals houtwespen zijn gevonden. Wel was er één exemplaar van houtbewonende spinnendoder *Dipogon subintermedius*. Alle overige sluipwespen hebben een parasitaire levensfase in houtbewonende larven van vooral vliegen, muggen en kevers.



Figuur 8. Verdeling van voedselgildes voor de verzamelde (families) soorten Hymenoptera

3.3.3 Diptera (vliegen en muggen)

In totaal werden ca. 26.000 ex. Diptera (vliegen en muggen) uit de kistvallen verzameld, verdeeld over 25 families en >36 soorten. Voor het grootste deel bestonden de vangsten uit individuen van 1 familie, de *Sciaridae*: 85% van het totaal aantal individuen. Ca. 75% van alle exemplaren kwamen uit in het 1^e jaar. Het tweede jaar kenmerkte zich door een lagere opbrengst en weinig soorten. Het tweede jaar werden vrijwel alleen *Sciaridae* en *Cecidomyiidae* uitgekweekt. Slechts 1 soort werd opnieuw aangetroffen (*Austrolimnophila ochracea* op Grove den) en 1 soort werd toegevoegd aan de soortenlijst (*Protochytia modesta* op eik). Bos met veel dood hout verschilt van bos met weinig dood hout in aantal exemplaren (70% van het totaal aantal in locaties met veel dood hout), maar niet in aantal soorten. Zomereik kenmerkt zich door een hoger aantal (19289 ex, 72%) exemplaren dan Grove den (7172 ex, 27%), het aantal soorten verschilt nauwelijks (28 vs 27 respectievelijk voor Zomereik en Grove den).

3.3.4 Dermaptera (oorwormen), Isopoda (pissebedden), Diplopoda (miljoenpoten) en Chilopoda (duizendpoten)

Dermaptera - oorwormen

Van de oorwormen is slechts één soort *Forficula auricularia*, de Gewone oorworm, met 5 ex. gevangen uit Grove den. Het is een uiterst algemene soort die te vinden is onder allerlei afval, stenen, molm, vergane bomen en dikwijls in bloemen. De oorworm is een nachtdier en eist altijd een bepaalde vochtigheid, zonder welke het niet kan leven. Tot op zekere hoogte zijn ze ook warmteminnend en voelen ze zich het best bij een temperatuur van 26-33°C. Het gehele jaar kan men volwassen en jongen aantreffen. In tegenstelling tot veel andere insecten kent de oorworm broedzorg: de eieren worden in een gangetje of kamertje in de grond gelegd en door het vrouwtje bewaakt. Alle vondsten zijn gedaan in stammen Grove den uit een beheerd bos en met een verteringstadium 3-4.

Isopoda - pissebedden

De orde van de pissebedden is in dit onderzoek met vier soorten vertegenwoordigd; alle behorend tot de top vijf van meest algemene soorten van Nederland. Behalve als

voedselbron gebruiken pissebedden dood hout ook om in en/of onder te schuilen; de dieren zijn nachtactief, en dus lichtschuw. Ze zitten soms massaal achter de schors waar het nog relatief vochtig is. Het voedsel van pissebedden bestaat voornamelijk uit dood plantenmateriaal (detritus). Ze vervullen dan ook een belangrijke schakel in de afbraak van dood organisch materiaal in het bos. Van het voedsel wordt maar 10-70% daadwerkelijk gebruikt, het restant wordt als keutels uitgescheiden. De keutels vormen eveneens een belangrijke voedselbron, vooral voor de jongen. In de keutels zitten veel micro-organismen, bacteriën en schimmels. Zij zorgen voor een verdere afbraak van het gedeeltelijk verteerde plantenmateriaal en verhogen zo de beschikbaarheid van voedingsstoffen. Van twee soorten is slechts één exemplaar gevangen, beide in Zomereik: *Trichonicus pusillus* en *Philoscia muscorum*. Hoewel beide algemene soorten zijn, is het geringe aantal gevangen dieren waarschijnlijk te wijten aan de levenswijze; beide zijn meer bodem/strooisel bewoners dan dat ze zich achter schors ophouden. *Trichonicus pusillus* is vermeldenswaard, omdat in Nederland alleen de triploïde, zich ongeslachtelijk voortplantende vorm, waargenomen wordt. Mannetjes worden van deze soort uiterst zelden waargenomen. De twee andere soorten, *Porcellio scaber* en *Oniscus asellus*, komen in groten getale voor achter schors van zowel eik als den. Beide behoren tot de twee meest algemeen voorkomende pissebedden in Nederland waarbij *Oniscus* iets vochtigere habitats preferereert dan *Porcellio*. De gevangen soorten zijn algemeen tot zeer algemeen voorkomend en lijken geen voorkeur te hebben voor boomsoort en/of beheer.

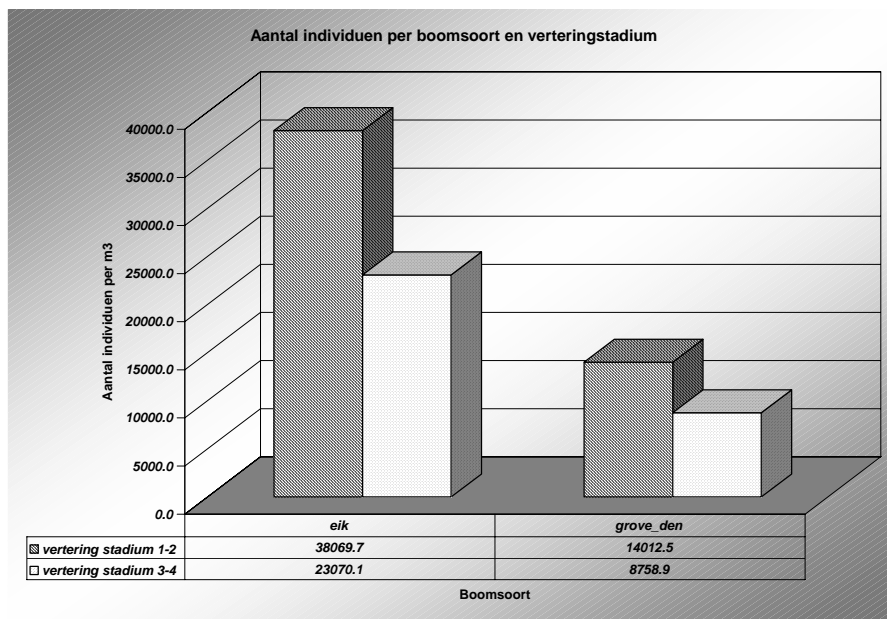
Diplopoda - miljoenpoten

Pissebedden zijn evenals miljoenpoten detrituseters en zijn daarmee een belangrijke schakel in afbraak van organisch materiaal. Ze zijn veelvuldig waar te nemen achter schors van dode bomen en in de strooisellaag. Tijdens het onderzoek zijn vijf soorten gevangen; twee andere (juvenielen) konden slechts op geslacht-/familieniveau gedetermineerd worden. De gevangen soorten lijken geen voorkeur te vertonen voor boomsoort, verteringsgraad en/of beheer. De platte *Polydesmus*-soorten zijn uitermate goed aangepast om zich tussen de schors en het hout te wringen. *Cylindroiulus latestriatus* is in Nederland vooral te vinden op de zandgronden; *Julus scandinavicus* is zowel achter schors te vinden als in het open veld. *Cylindroiulus punctatus* en *Proteroiulus fuscus* zijn soorten die voornamelijk achter schors van dode bomen gevonden worden, zelden op andere plaatsen.

Chilopoda - duizendpoten

In tegenstelling tot de twee bovengenoemde groepen zijn duizendpoten predatoren die andere ongewervelden eten. Bij de *Lithobius*-soorten zijn mijten en springstaarten het favoriete voedsel; bij de *Geophilidae* en *Cryptops* zijn dat aardwormen, enchytreën en Diptera-larven. Duizendpoten jagen vooral in de gangetjes tussen en onder de schors en in de spleten in het hout. Er zijn vier soorten gevangen, waarvan *Lithobius forficatus* veruit de meest algemene soort van het land is. De soort is niet veeleisend in de keuze van het microhabitat en kan vaak gevonden worden onder stenen of onder geveld hout. De andere gevangen soorten zijn algemeen tot zeer algemeen voorkomend in bos en lijken geen voorkeur te hebben voor boomsoort en/of beheer.

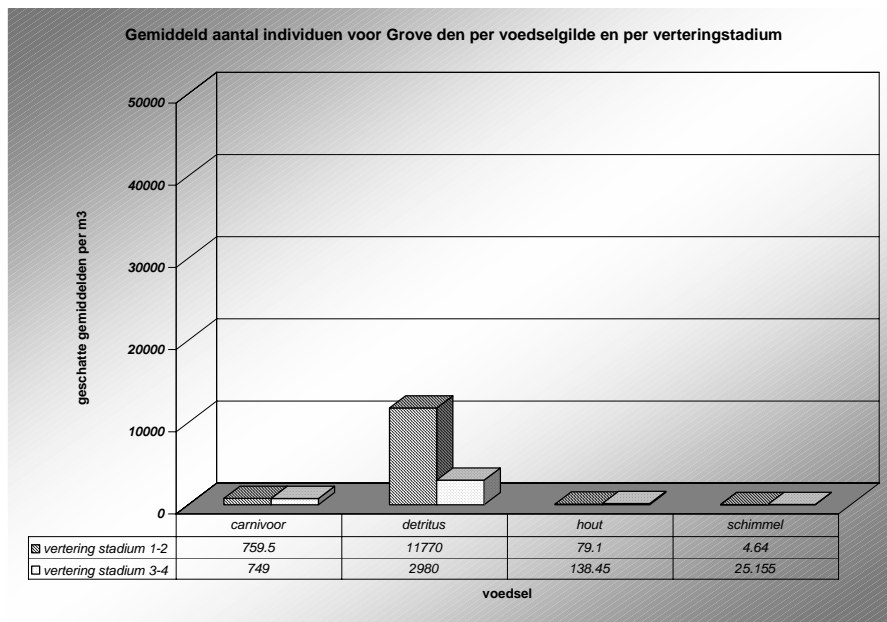
3.4 Verteringstadium en samenstelling geleedpotigen



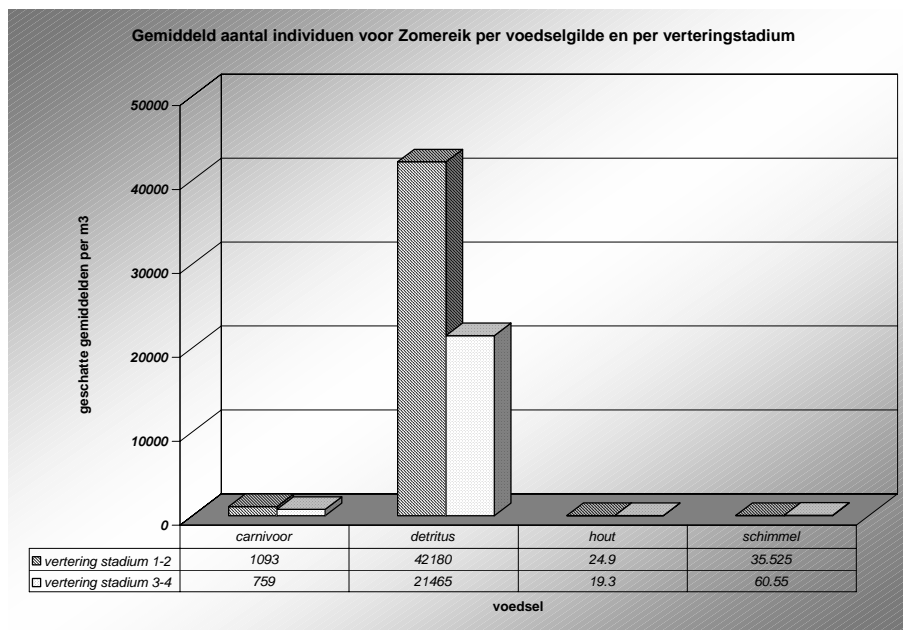
Figuur 9. Totaal aantal individuen per verteringstadium per m^3 boomsoort

Uit figuur 9 blijkt het grootste aantal individuen verzameld te zijn uit de verteringstadia 1-2. Het verschil wordt vooral veroorzaakt door het grote verschil in de aantallen Sciaridae in Zomereik van een vroeg verteringstadium. Ook bij Grove den wordt het verschil vooral veroorzaakt door de Sciaridae.

Wat betreft het aantal soorten is de score van beide boomsoorten en verteringstadia ongeveer gelijk, voor de stadia 1-2 en 3-4: voor Zomereik respectievelijk 71 en 69 en voor Grove den 56 en 54 soorten (grafiek niet getoond).



Figuur 10. De geschatte aantallen individuen per voedselgilde per m^3 Grove den (significanties zie tabel 3)



Figuur 11. De geschatte aantallen individuen per voedselgilde voor Zomereik per m^3 (significanties zie tabel 3)

Uit de figuren 10 en 11 blijkt dat detritusetende soorten (voornamelijk Sciaridae) extreem grotere aantallen bereiken dan de carnivoren en de schimmel- en houtetende soorten.

Tabel 3. Chi-kwadraat tests voor de aantallen individuen per voedselgroepen. Alleen interacties met een onbetrouwbaarheid kleiner dan 5 % (Chi-kwadraat kleiner dan 005) zijn in de tabel opgenomen (* = significant voor $p=0.05$ tot 0.005 ; ** = significant voor $p<=0.005$).

Variabelen	Voedselgroep				Dispersie		
	carnivoor	detritus	hout	schimmel	geen	matig	goed
1. periode (monster 2 tm 6)	**		**		**		**
2. locatie (Amerongen tegen Garderen/Staverden)		**	**	**		**	**
3. Bostype (veel/weinig dood hout)			**				**
4. Boomsoort (Eik/Grove den)		*			*	*	
5. Verteringstadium (vroeg/matig)		*	*			*	**
Interacties							
6. bostype*locatie	**	**	*		**	**	
7. boomsoort*locatie		**	**		*	**	**
8. verteringstadium*locatie	**		*	**	*		
9. boomsoort*verteringstadium							

De resultaten in tabel 3 laten zien dat er duidelijke verschillen bestaan in de gevangen aantallen van de verschillende voedselgroepen. Hieronder gaan we vooral in op de ecologische verschillen tussen de behandelingen en minder op de effecten van periode, omdat dit vooral van belang is voor het ontwikkelen van de monstermethode.

Samenvatting van de trends per voedselgroep.

De significanties in tabel 3 laten zien dat veel factoren interactie vertonen met de locaties. Dit betekent dat er weinig algemene trends zijn, omdat de effecten per locatie verschillen. Omdat door de interacties een uitgebreide bespreking weinig zin heeft geven we hieronder een beperkt overzicht van de trends (gebaseerd op de predicted means uit het regressiemodel).

Carnivoren. Deze vertonen een significante afname gedurende latere monstertijdstippen (periode) en vertonen een interactie met locatie voor bostype en verteringstadium. Omdat de interacties leiden tot tegengestelde trends per locatie, levert dit geen algemeen beeld op van de effecten van bostype, boomsoort of verteringstadium.

Detrituseters. Hiervan zijn de aantallen in Zomereik significant hoger dan in Grove den, en de aantallen in verteringstadium 1-2 significant hoger dan in stadium 3-4. Verder laat de significantie van interacties zien dat, ten opzichte van de verschillen tussen veel en weinig dood hout en tussen Zomereik en Grove den in Amerongen, er in Garderen/Staverden minder detrituseters werden gevonden in bos met weinig dood hout en in Grove den.

Houteters. Deze vertonen voor een groot aantal factoren significante trends. Het aantal houteters neemt af in de loop van de tijd van de tijd, met een lichte opleving in de laatste monsterperiode. In het algemeen zitten er meer houteters in Amerongen, in hout uit bos met weinig dood hout en in verteringstadium 3-4. Verder vertonen alle factoren interactie met het effect van locatie. Hierbij blijkt dat de in Amerongen de meeste beesten zitten in weinig dood hout, in grove den en in verteringsstadium 3-4. In Garderen/Staverden zitten ook meer houteters in weinig dood hout, maar

relatief veel minder, terwijl hier juist de minste exemplaren zitten in grove den en in verteringsstadium 3-4.

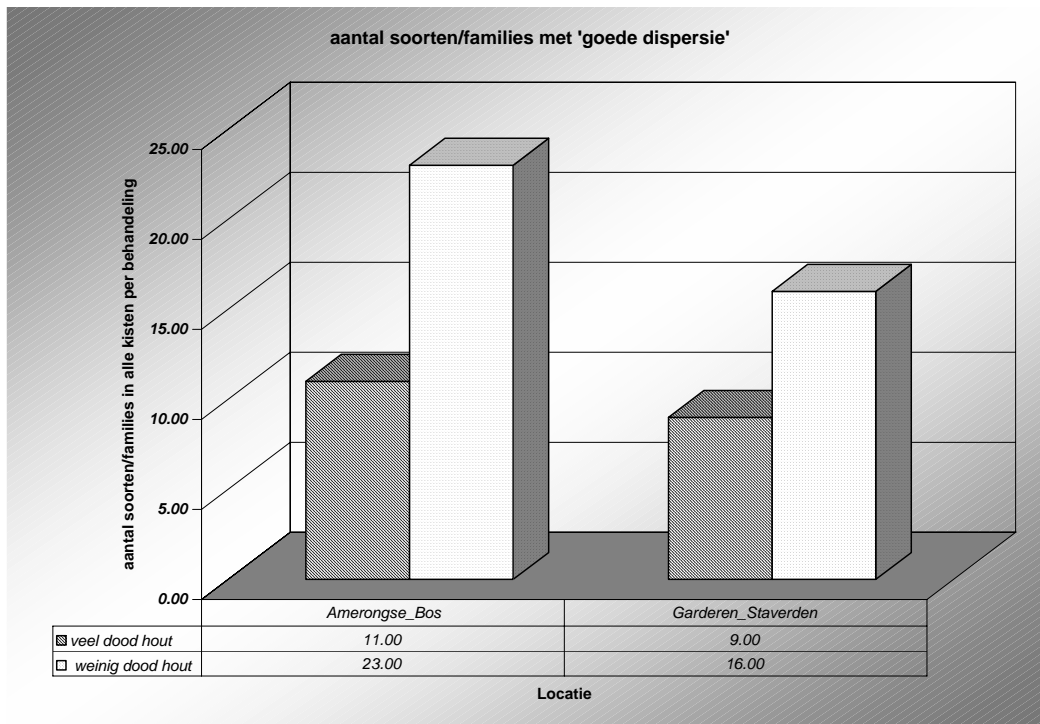
Schimmelelers. De schimmelelers vertonen significante interacties met locatie en met de interactie van locatie en verteringstadium. Dit betekent dat de locatie, gevolgd door het verteringstadium, de belangrijkste invloed heeft op het aantal schimmelelers.

De algemene conclusie is dat er veel verschillende significante relaties zijn aangetoond, maar dat de meeste relaties niet dezelfde trend vertonen op de onderzochte locaties. Enerzijds kan dit betekenen dat de onderzochte factoren en hun combinaties allemaal een rol spelen bij de ecologie van fauna in dood hout, wat de uitleg van de huidige proefopzet erg complex maakt. Anderzijds blijkt uit de vele significante interacties met de factor 'locatie', dat de aantallen dieren in de verschillende ecologische groepen sterk worden beïnvloed door locatiespecifieke factoren. Het kan zijn dat dit mede wordt veroorzaakt door de afstand tussen de terreinen met 'veel' en 'weinig' dood hout op 'dezelfde' locatie.

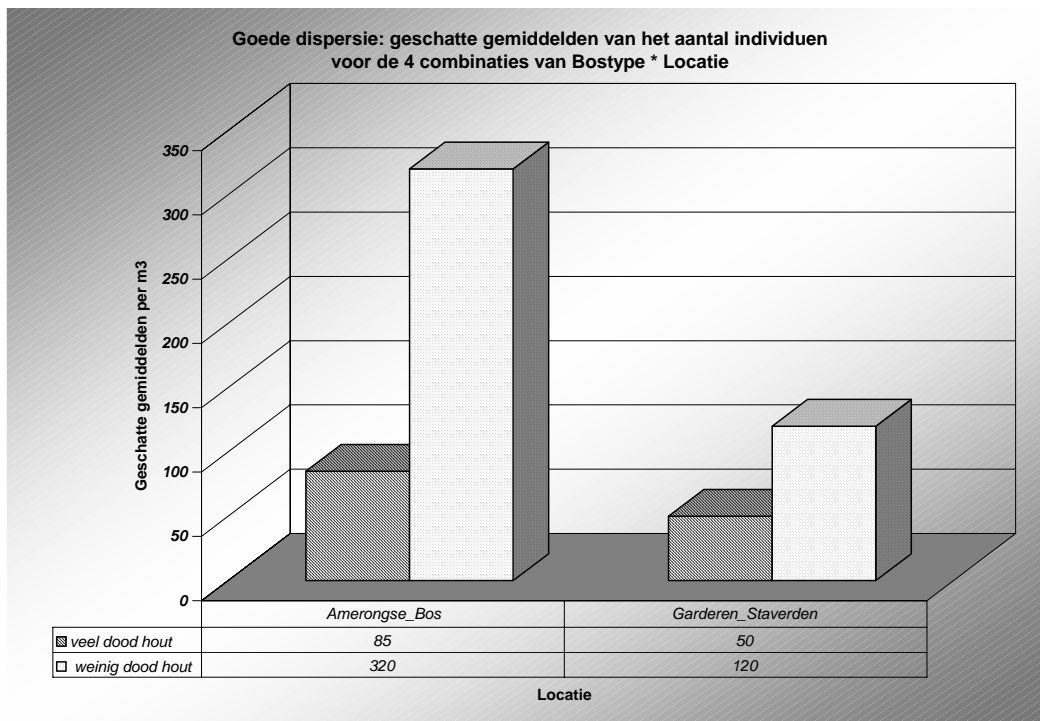


Figuur 12. Larven van de Bloedrode kniptor, Ampedus sanguineus, zijn carnivoren en leven van andere insecten in vermolmd hout

3.5 Dispersie van geledpotigen



Figuur 13. Totaal aantal soorten/families met 'goede dispersie' voor locaties met veel en weinig dood hout



Figuur 14. De geschatte gemiddelde aantallen individuen per m³ voor 'goede dispersie' voor locatie veel en weinig dood hout

Gemiddeld zijn in de bossen met ‘weinig’ dood hout zowel meer soorten/families als individuen per m³ gevonden met goede dispersie (figuur 13 en 14) (allebei significante trends). Dit komt overeen met de verwachting dat soorten met goede dispersie geen nadeel ondervinden van grote afstanden tussen de dode stammen. Soorten met geen of matige dispersie zouden wel hinder moeten ondervinden van grote afstanden tussen de stammen, en dus minder talrijk moeten zijn in bos met weinig dood hout.

Omdat er zeer weinig soorten/individuen waren met ‘geen dispersie’ (tabel 4), is deze groep samengevoegd bij de soorten met ‘matige dispersie’. De som levert het totaal aantal soorten met ‘geringe dispersie’. Daarom worden hierna soorten met ‘geringe dispersie’ steeds vergeleken met soorten met ‘goede dispersie’. De tabellen en grafieken kunnen onderling vergeleken worden door de aantallen individuen op te tellen en vervolgens te delen door de verdubbelde aantallen m³.

Tabel 4. Overzicht van de aantallen individuen met geringe dispersie en goede dispersie (gemiddelde aantallen per m³)

	Amerongen		Garderen/Staverden	
	veel dood hout	weinig dood hout	veel dood hout	weinig dood hout
Geringe dispersie	6.600	15.895	54.645	11.405
goede dispersie	85	320	50	120

Het hierboven gesuggereerde nadeel van soorten met ‘geringe dispersie’ in bos met weinig dood hout zou moeten blijken uit de significanties in tabel 3 en de aantallen in tabel 4. Beide tabellen laten echter zien, dat het aantal individuen met geringe dispersie niet significant verschilt tussen bos met veel en weinig dood hout. Er zijn zelfs duidelijke tegenstrijdigheden tengevolge van het locatie-effect: in Amerongen meer individuen in ‘weinig dood hout’ en in Garderen juist meer individuen in ‘veel dood hout’. Een sterk effect van locatie blijkt ook uit de significante interactie tussen bostype en locatie (toename soorten geringe dispersie van veel naar weinig dood hout in Amerongen, afname in Garderen/Staverden (tabel 3) .

Samenvattend kan worden geconcludeerd dat soorten met ‘goede dispersie’ significant meer voorkomen in de stammen in bos met weinig dood hout. Ze lijken ver uiteenliggend hout gemakkelijker te kunnen koloniseren dan soorten met ‘geringe dispersie’. Voor de aantallen individuen van soorten met ‘geringe dispersie’ worden ofwel geen significante relaties gevonden met veel of weinig dood hout in het bos, ofwel worden - met name voor de minder mobiele soorten - relaties gevonden die sterk afhankelijk zijn van de locatie.

3.6 Statistische analyses van de soortensamenstelling

Behalve naar de aantallen van individuen en soorten, is in deze studie ook gekeken naar de soortensamenstelling. Hiervoor is gebruik gemaakt van multivariate analyse (CANOCO), waarvan de resultaten zijn samengevat in tabel 5.

Tabel 5. De significanties voor de effecten van veel/weinig dood hout, boomsoort en verteringstadium op de soortensamenstelling van de onderzochte arthropoden (gebruikte methode: CANOCO. s = significant voor $p < 0.05$ tot 0.005; lege cel = niet significant).

Hoofdeffect	Significanties assen zonder tijdstippen		Significanties as 1					Significanties as 2					
	1 ^e as	alle assen	significante monstertijdstippen					significante monstertijdstippen					
			2	3	4	5	6	2	3	4	5	6	
Dood hout (veel tov weinig)			s	s					s		s	s	s
Dood hout * locatie													
Boomsoort (eik vs den)			s	s									s
Boomsoort * locatie	s	s											
Vertering (1-2 en 3-4)					s								s
Vertering * locatie													

Uit de gegevens van tabel 5 blijken verschillende zaken. Het samenvoegen van monsters van verschillende tijdstippen (monsternamen 2-6) met een grote diversiteit in de soortensamenstelling van ieder monster, zorgt voor een zodanig breed spectrum aan soorten, dat het niet meer mogelijk is om bij het huidige aantal herhalingen (strikt genomen 1 per behandeling) significante verschillen in soortensamenstelling waar te nemen van de behandelingen. Alleen de interactie tussen het effect van boomsoort en locatie is bij deze analyse significant, dit betekent dat het verschil in soortensamenstelling tussen Zomereik en Grove den in Garderen/Staverden, significant anders is dan het verschil in soortensamenstelling in Amerongen. Het effect van de boomsoort wordt dus mede bepaald door typische, locatiegebonden effecten op de soortensamenstelling.

Verder blijkt dat de behandelingen, zoals veel of weinig dood hout, Zomereik of Grove den, en vroeg of laat verteringstadium, de soortensamenstelling het sterkst beïnvloeden tijdens de eerste twee bemonsteringen (vooral zichtbaar op as 1) en tijdens de laatste bemonstering (met name zichtbaar op as 2, die hier niet wordt bediscussieerd).

Hieronder wordt kort aangegeven of er ecologische verklaringen kunnen worden gegeven voor de verschillen in soortensamenstelling tussen veel of weinig dood hout, Zomereik of Grove den, en een vroeg of laat verteringstadium. Hierbij is gekeken naar de ecologie (dispersievermogen en voedselgroep) van de soorten die het sterkst verschillen tussen de behandelingen. Hieronder worden de belangrijkste trends beschreven:

Soortensamenstelling 'veel dood hout' ten opzichte van 'weinig dood hout'.

Ten opzichte van bossen met weinig dood hout, tonen de verschillen dat de soortensamenstelling van een bos met veel dood hout gekenmerkt wordt door:

- typische aanwezigheid van enkele soorten met geen dispersie
- relatieve afwezigheid van soorten met goede dispersie
- relatieve afwezigheid van detritus soorten.

Dit is een aanwijzing dat onder invloed van meer dood hout in het bos, de ecologie van de kenmerkende soorten (die meer dan elders voorkomen in bos met veel dood

hout) verschuift naar soorten met geringe dispersie en naar minder kenmerkende detritusetende soorten.

Soortensamenstelling Zomereik ten opzichte van Grove den.

Ten opzichte van Grove den, tonen de verschillen dat de soortensamenstelling van Zomereik gekenmerkt wordt door:

- kleiner belang van soorten met goede dispersie in de eerste monsters
- groter belang van schimmeletende soorten.

Dit is een aanwijzing dat, ten opzichte van den, bij de vertering van eikenhout minder soorten met goede dispersie zijn betrokken en dat relatief veel soorten in eikenhout zich voeden met schimmels.

Soortensamenstelling 'laat' ten opzichte van 'vroeg' verteringstadium.

Ten opzichte van het 'vroeg' verteringstadium, tonen de verschillen dat de soortensamenstelling van het 'late' verteringstadium gekenmerkt wordt door:

- groter belang soorten met goede dispersie in de eerste monsters.

Dit geeft aan dat naarmate de vertering van hout vordert, van een vroeg naar een laat verteringstadium, de soortensamenstelling verschuift in de richting van minder kenmerkende soorten met goede dispersie.

Discussie

Aantallen soorten

Uit het onderzoek is gebleken dat de meeste geleedpotigen worden gevonden binnen de ordes van Coleoptera (kevers), Diptera (vliegen en muggen) en Hymenoptera (mieren en sluipwespen). Bij Zomereik zijn voor alle geleedpotigen totaal 101 soorten, bij Grove den zijn 80 soorten gevonden. Dit verschil in soortenaantallen, vooral bepaald door de Coleoptera, is niet alleen een boomsoorteffect maar ook een locatie-effect. Bij de analyse zijn namelijk meerdere interacties gevonden met de locatie. De verdeling van de soortenaantallen over de voedselgildes laat zien dat er verhoudingsgewijs veel carnivoren en detrituseters ten opzichte van hout- en schimmeleeters aanwezig zijn.

Aantallen individuen

Als we naar de totale aantallen individuen kijken scoort Zomereik, met uitzondering voor de Hymenoptera, veel hoger dan Grove den, ongeacht de verschillende verteringstadia. Van de Diptera zijn bij zowel Zomereik als Grove den enorme aantallen ($n = 26.210$) mugjes gevonden. Het gaat hier vooral om de familie van de Sciaridae waarvan de larven zich voeden met detritus. Ze zijn meestal niet specifiek voor een bepaalde boomsoort maar wel voor een bepaald verteringstadium van het hout. Deze kleine mugjes zijn slechte vliegers en houden van schaduw (Menzel 2002; Lengersdorf 1930). De larven van de Sciaridae leven in paddestoelen, onder de schors van dode bomen, in planten (in gallen en als mineerder) en in afgebroken plantaardig materiaal (vermolmd hout etc.). Omdat de Sciaridae niet tot op soort werden gedetermineerd is het onbekend of de uit dood hout gekweekte dieren exclusief gebonden zijn aan dood hout. Gezien de gevonden verschillen in abundantie tussen bos met veel en weinig dood hout, lijkt dit echter wel waarschijnlijk. Deze verschillen worden waarschijnlijk veroorzaakt door het lage aanbod van dood hout in traditioneel beheerd bos. Dispersie naar nieuw geschikt habitat kost energie. Zelfs voor soorten met een goed dispersievermogen kan dit consequenties hebben. Voor kustvogels is aangetoond dat de kosten die gemoeid gaan met migratie soms zo hoog zijn dat de fitness wordt aangetast (Piersma & Baker 2000). Het verlies aan fitness als gevolg van migratie tussen geschikte habitats is vaak zo groot, dat voortplanting, overleving en verdere migratie onmogelijk wordt. Ook voor Diptera geldt dit, door vliegactiviteiten kan zoveel energie worden verbruikt, dat daardoor een verminderde eiproductie optreedt (Roff 1977).

Gemiddeld zijn van soorten met goede dispersie in de bossen met weinig dood hout, meer soorten en hogere aantallen individuen gevonden (allebei significante trends). Dit lijkt prachtig te kloppen met de verwachting dat soorten met goede dispersie geen nadeel ondervinden van grote afstanden tussen de dode stammen. Aan de andere kant zouden soorten met goede dispersie ook gemakkelijk de bossen met veel dood hout kunnen koloniseren. De relatieve afwezigheid van soorten met goede dispersie in bos met veel dood hout kan mogelijk worden verklaard door een grotere concurrentie, omdat daar de beschikbare leefruimte in het dode hout snel kan

worden ingenomen door soorten met geringe dispersie. Daarnaast zijn mobiele soorten, zoals bastkevers, vaak specifiekier omdat ze strict gebonden zijn aan pas dode bomen en steeds op zoek moeten naar geschikt broedmateriaal.

Voor de soorten met geringe dispersie worden ofwel geen significante relaties gevonden met veel of weinig dood hout in het bos, ofwel relaties die sterk afhankelijk zijn van de locatie en daardoor weinig algemene geldigheid hebben. Omdat de aantallen individuen met geringe dispersie in onze experimenten sterk varieert (zie tabel 4), lijkt de trend in soorten met een goede dispersie niet afhankelijk van de soorten met geringe dispersie.

Effecten bosbeheer op diversiteit

De meerwaarde van een onbeheerd bos zit vooral in de hoeveelheid staand en liggend dood hout met de daarvan afhankelijke fauna (o.a. Siepel 1992; Köhler 1996; Økland 1996; Irmeler et al. 1996). Bijna de helft van de bosgebonden diersoorten is afhankelijk van dood hout en Siepel (1992) stelt dan ook de prangende vraag hoe compleet deze fauna in Nederland nog aanwezig is, en hoe deze hersteld en gestimuleerd kan worden. Bosgebonden fauna kent veel soorten met lange levenscycli (zoals Vliegend hert) die plaatstrouw en storingsgevoelig zijn (o.a. vraat door wilde zwijnen). Door beheersingrepen kunnen veel soorten uit Nederland verdwenen zijn (filtering of species; zie b.v. Siepel & van de Bund 1988). Zo is van traditioneel productiebosbeheer (met kaalkap) bekend, dat het een zeer langdurig effect heeft op de soortensamenstelling van de schimmelmugjes, Mycetophilidae (Økland 1994). Noorse bosopstanden die worden kaalgekapt ondervinden een reductie in biodiversiteit gedurende 70-120 jaar. Daarnaast is de ruimtelijke component van belang; de aanwezigheid van oude bosopstanden in de buurt is van invloed op de biodiversiteit. Van veel Mycetophilidae zijn de adulten gedurende lange tijd aanwezig, totdat in de herfst geschikte schimmel-sporophoren (paddestoelen, zwammen) voor ovipositie beschikbaar komen (Russell-Smith 1979). Om gedurende een lange periode te kunnen overleven, hebben Mycetophilidae de neiging om binnen vochtig habitat te blijven (onder stammen, donker bos, vochtige spleten en holtes). Dit zijn omstandigheden die meer voorkomen in dichte oude opstanden dan in gedunde of jonge opstanden. Økland (1996) concludeert dat kleine geïsoleerde reservaten niet voldoende zijn voor de bescherming van populaties. Aangezien in Nederland, gedurende langere tijd, weinig ongestoord bos met veel dood hout aanwezig is geweest, kan rekolonisatie door bosgebonden fauna wel eens noodzakelijk zijn. De resultaten van dit onderzoek lijken deze veronderstelling te bevestigen: het aantal soorten is gering en verschilt nauwelijks tussen gebieden met veel en weinig dood hout. Wat betreft de Diptera zijn er weinig studies gedaan naar het voorkomen in dood hout. In een Duitse studie variëren abundanties in dood hout tussen de 8 en 76 exemplaren per liter dood hout. Er werden (uitgaande van een gemiddelde diameter van 25 cm en een lengte van 30 cm) ca. 60 exemplaren/liter dood hout gevonden (Hövmeyer & Schauermaann 2003). Uit ons eigen onderzoek blijkt het aantal soorten Diptera niet te verschillen tussen bos met veel en bos met weinig dood hout, hoewel de soortensamenstellingen deels verschillen. Wel verschillen de aantallen individuen per liter dood hout tussen deze twee bostypen. Deze resultaten komen overeen met een recent uitgevoerde inventarisatie met malaisevallen van bosreservaat de Galgenberg (Moraal et al. 2000). Het onbeheerd

bos leverde hier over de gehele vangperiode 1,5 keer zo veel exemplaren op als beheerd bos. Er werd geen noemenswaard verschil gevonden in het aantal soorten.

Een 10 jaar durende studie door Hövemeyer & Schauermann (2003) in Duitsland naar Diptera in dood beukenhout (stamstukken van 30 cm lang, 4.3-11.5 cm diameter), leverde 37 families en 163 soorten op. Sciaridae en Mycetophilidae waren het meest aanwezig. Abundantie en diversiteit van xylobionte Diptera namen toe naarmate het hout ouder en de decompositie verder gevorderd was. Het watergehalte en de mosbedekking waren sterk positief gecorreleerd met de diversiteit, terwijl de bastbedekking, de C:N ratio, en de dichtheid van het hout negatief gecorreleerd waren met de diversiteit. Wat betreft de resultaten van de hoofdgroepen kan gezegd worden dat de Diptera in ons onderzoek, qua individuen aantal, verreweg in de meerderheid zijn. Dit komt overeen met de resultaten van Pfarr & Schrammel (1991), die na twee jaar uit 36 houtmonsters 15 hoofdgroepen aantroffen, waarvan Diptera 80% van het totale individuen aantal in nam (42.000 individuen).

Volgens Siepel (1992) zouden er in een wintereiken-beukenbos (*Fago-Quercetum petraeae*) in Nederland potentieel 105 soorten Schimmelmugjes, Mycetophilidae, moeten kunnen voorkomen. In Duitsland (in Sleeswijk-Holstein) bemonsterden Irmeler et al. (1996) diverse soorten dood hout in relatief jonge opstanden (94 jaar oude beuk, 40 jaar oude elzen en 40 jaar oude sparren). Er werden 1224 Mycetophilidae gevangen verdeeld over 42 soorten. Ondanks de verscheidenheid aan bemonsterde opstanden en boomsoorten lijkt ook hier de diversiteit laag. Binnen ons onderhavige onderzoek werden bij de bemonstering slechts 3 soorten (10 ex.) Mycetophilidae gevonden. Dit lijkt erop te wijzen dat slechts een fractie van de potentieel natuurlijke fauna in Nederland aanwezig is.

Evaluatie van de onderzoeksmethode

De onderhavige studie naar de diversiteit aan soorten geleedpotigen in dood hout kan natuurlijk geen goed beeld geven van de fauna van geleedpotigen van dode eiken en dennen in Nederland, aangezien een steekproef van slechts 16 monsters geen representatieve weergave kan vormen van de samenstelling van het dode hout in de Nederlandse bossen.

Een geheel ander beeld zou verkregen zijn wanneer het onderzoek was uitgevoerd in oude boskernen of landgoederen met dode zeer oude en dikke bomen. Dit zouden wel eens de 'hot-spots' kunnen zijn van waaruit herkolonisatie zou kunnen optreden naar belendende beheerde bossen, waar men kiest voor het laten staan van dood hout.

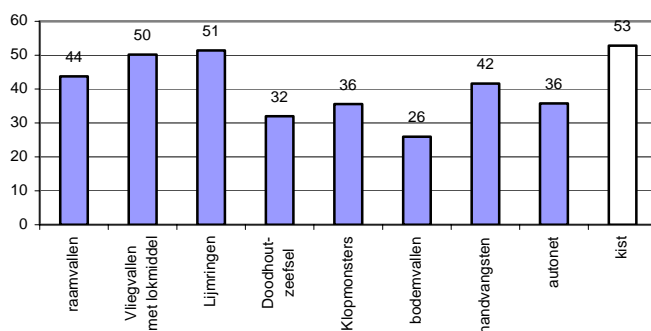
Bij het onderzoek bleken onvermoed grote variaties aanwezig te zijn tussen de locaties, tussen de omgevingen van de locaties, binnen de verteringstadia etc. Bovendien was het moeilijk om de 'hoeveelheid dood hout' te kwantificeren en ook is het lastig om te bepalen hoe groot precies het gebied is dat tot de omgeving van de ligplaats van de boom gerekend kan worden. En wanneer daarbij het dispersievermogen in beschouwing wordt genomen, spelen ook afstanden tot potentiële bronnen en effectiviteit van barrières een rol. Ook is het vrijwel niet mogelijk om bijvoorbeeld in de ene locatie eikenstammen met precies hetzelfde

verteringstadium en hetzelfde microklimaat te vinden als in een andere locatie. Daarnaast kunnen in één stam tegelijkertijd meerdere verteringstadia voorkomen die ook nog eens in elkaar over gaan. Verder kunnen sommige soorten geaggregeerd in een deel van de stam voorkomen waardoor een grote mate van heterogeniteit van het materiaal optreedt. De stammen zijn op één tijdstip in het jaar verzameld waardoor er sprake is van een momentopname. Hierdoor kan een aantal soorten gemist worden, omdat de perioden van hun activiteit niet synchroon lopen.

Het niet vinden van significante verschillen bij de onderzoeksvariabelen eik/den, veel/weinig dood hout en vroeg/laat verteringstadium is dus gelegen in een te groot aantal verschillende omgevings- en onderzoeksvariabelen, in combinatie met het lage aantal herhalingen. Een meer betrouwbaar beeld kan verkregen worden wanneer één onderzoeksvariabele onderzocht wordt, bijvoorbeeld één boomsoort met één verteringstadium van verschillende locaties met veel dood hout. De hierboven genoemde beperkingen en onzekerheden geven aan, dat bij vervolgonderzoek niet te veel verschillende variabelen tegelijkertijd moeten worden betrokken.

Effectiviteit van de kistval

Voor zijn onderzoek in Duitsland heeft Köhler (2000) geen gebruik gemaakt van kistvallen zoals in het onderzoek van Zach (1991) en de onderhavige studie. In figuur 15 wordt het aantal xylobionte keversoorten vermeld, dat door Köhler met verschillende vangmethoden is verzameld ten opzichte van onze kistvalmethode.



Figuur 15. Percentages xylobionte keversoorten dat door Köhler (2000) met verschillende vangmethoden is aangetroffen. De laatste kolom geeft het percentage dat met de Alterra-kistvallen is gevangen

Wanneer we de aantallen xylobionte (houtbewonende) keversoorten uit Köhlers vangmethoden vergelijken met de aantallen uit onze kistvallen, dan blijkt dat de kistvalmethode voor een relatief hoog percentage aan xylobionte soorten heeft gezorgd. Afgezien van het optreden van locatie-effecten is dat natuurlijk niet verwonderlijk, want de kistval is een selectieve val waarbij alleen uit het hout komende geleedpotigen worden gevangen. Hierbij zitten overigens wel soorten die in het hout een toevallige schuil- of overwinteringsplaats vinden.

Uit literatuuronderzoek is gebleken dat kistvallen bijna nooit gebruikt zijn bij het bemonsteren van dood hout fauna. Ons onderzoek heeft een goed inzicht gegeven in de effectiviteit en de voor- en nadelen van het gebruik van kistvallen.

Voordelen:

- De kistval lijkt effectief. In een onderzoek van Zach (1991) met kistvallen, kroop in twee jaar tijd 91.4% van de 4921 kevers in de vangbekers. De overige 8,6% is na het openmaken van de kisten dood in de kisten aangetroffen.
- Ten opzichte van andere vangstmethoden, zoals netvangsten en zeefmonsters, is de kistval in verhouding minder arbeidsintensief en daardoor goedkoper in gebruik.
- Het gebruik van kistvallen is specifiek; het geeft de zekerheid dat de gevangen soorten (inclusief de toevallige overwinteraars) ook daadwerkelijk uit die bepaalde stam van die bepaalde houtsoort komen.

Nadelen:

- Het verzamelen van dood hout in kisten geeft een momentopname weer. Er vindt geen nieuwe aanwas van soorten en individuen plaats (geen successie), waardoor nooit een compleet beeld van de samenstelling van de fauna verkregen kan worden.
- Soorten die minder dan één jaar over hun levenscyclus doen kunnen in de kistvallen ontbreken.
- De kistvallen zijn voor dit onderzoek in een binnenruimte geplaatst met continue verlichting. Het hout bevindt zich grotendeels voortdurend in het donker; via de vangpotten zal slechts een klein beetje licht de kistval binnendringen. Het is niet bekend wat voor invloed dit heeft op de levenscyclus van de dieren.
- Theoretisch zouden er artefacten kunnen zijn optreden: sommige soorten zoals Sciaridae (detritusetende muggenlarven) kunnen meerdere generaties per jaar vormen waarbij in de kisten een 'doorkweek' zou kunnen optreden en, door hun hoge aantallen, de algemene conclusies kunnen beïnvloeden. Aan de andere kant zal een dergelijk fenomeen waarschijnlijk ook onder natuurlijke omstandigheden plaatsvinden.
- Door het wegvallen van de natuurlijke neerslag zou het hout langzaam kunnen uitdrogen, met mogelijk een negatieve invloed op de geleedpotigen. Echter, uit regelmatige metingen in de kistvallen, is gebleken dat de luchtvochtigheid slechts zeer langzaam terugliep. De meeste kisten hadden na 5 maanden nog een betrekkelijk hoge luchtvochtigheid van meer dan 70% r.v. (tabel 2). Bij een te hoge luchtvochtigheid bestaat overigens een kans op schimmelvorming binnen de kistvallen; na inspectie van een aantal kistvallen is daar niets van gebleken.

Al met al lijkt de Alterra-kistval een goede methode voor een kwalitatieve beschrijving van de soortensamenstelling van de geleedpotigen in dood hout, want met open valtypen worden veel 'toevallige' soorten gevangen. Deze soorten hebben geen (directe) relatie met dood hout, maar vliegen alleen maar in de nabijheid van het dode hout of gebruiken het hout alleen om op uit te rusten. Voor deze gebruikte methoden is vooraf verzamelde ecologische informatie van de gevangen soorten onontbeerlijk om hun relatie met dood hout te achterhalen.

Conclusies

1. De onderzochte parameters - hoeveelheid dood hout (weinig/veel), boomsoort (Zomereik/ Groveden) en verteringsstadium (vroeg/laat) - hebben allemaal een afzonderlijk significant effect op de biodiversiteit van het bos, wat betreft voedselgilden en dispersiecapaciteit van de soorten. Er is echter in bijna alle gevallen een locatie-effect: een sterke interactie met de locatie (Garderen/Staverden of Amerongen).
2. Soorten met goede dispersie kwamen in het huidige onderzoek altijd in hogere aantallen voor in bos met weinig dood hout. Dat is verklaarbaar omdat soorten met een goed verspreidingsvermogen in staat zijn om de weinige dode stammen te vinden.
3. Voor de locatie Garderen/Staverden zijn de grootste aantallen individuen met geringe dispersie gevonden in bossen met veel dood hout (tabel 4). Dat is volgens de verwachting omdat vele dode bomen als gemakkelijke 'stepping stones' kunnen worden gezien die het soorten gemakkelijk maakt het hout te koloniseren. Voor de locatie Amerongse Bos waren individuen met geringe dispersie beduidend zeldzamer (aantallen een factor 10 lager in het bos met veel dood hout) en was het effect omgekeerd. Dit onverwachte verschil vraagt om nader onderzoek.
4. In Nederland was gedurende zeer lange tijd, zeer weinig ongestoord bos met veel dood hout aanwezig. De rekolonisatie van dood houtfauna kan daardoor wel eens bemoeilijkt worden. De resultaten van dit onderzoek lijken deze veronderstelling te bevestigen: voor de weinig mobiele Diptera is het aantal soorten/families gering en verschilt nauwelijks tussen gebieden met veel en weinig dood hout.
5. Binnen de verschillende voedselgilden zijn verhoudingsgewijs veel meer carnivoren en detrituseters gevangen dan hout- en schimmeleeters.
6. Het gebruik van kistvallen is een efficiënte en selectieve methode om de fauna van dood hout te bemonsteren.
7. Gebleken is dat de verschillen in soortensamenstelling van de behandelingen het grootst zijn gedurende de eerste 3-4 maanden. Voor een quick-scan is het niet noodzakelijk de kisten langer dan 4 maanden te observeren.

Aanbevelingen voor verder onderzoek

- Bij het onderhavige onderzoek zijn veel interacties en locatiegebonden factoren opgetreden. Terwijl in het ene bos de resultaten overeenkwamen met de verwachtingen, waren in het andere bos de resultaten soms tegengesteld. Voor een beter begrip is het dus belangrijk om de locatieverschillen te onderzoeken. Daarom wordt bij vervolgonderzoek geadviseerd om met minder onderzoeksvariabelen en met meer herhalingen te werken. Dit, om duidelijke statistische uitspraken mogelijk te maken. Op grond van de huidige resultaten verwachten we het meest van een onderzoek dat zich richt op veel verschillende locaties en een enkele houtsoort bij een beperkte range van verteringstadia.
- Voor het beoordelen van de hoeveelheid dood hout in een bos als onderzoeksvariabele, dient vooraf dikte, lengte, houtsoort, verteringstadium en expositie van het dode hout en de ruimtelijke verspreiding daarvan, voor een bepaalde oppervlakte gekwantificeerd te worden. De bosreservaten, waarvan in dit opzicht veel bekend is, zouden voor dit doel mogelijk geschikt kunnen zijn.
- Veel aan dood hout gebonden geleedpotigen hebben een geringe dispersiecapaciteit. Ze zijn mogelijk nog niet in de recent extensief beheerde bossen aanwezig, als ze er al ooit kunnen komen. Want waar in Nederland bestaan er nog natuurlijke reservoirgebieden? De oude boskernen of landgoederen met zeer oude en dikke dode bomen zouden wel eens de 'hot spots' kunnen zijn van waaruit herkolonisatie naar belendende bossen zou kunnen optreden. Wanneer deze reservoirs van biodiversiteit te weinig of te geïsoleerd voorkomen, dan heeft een snelle vergroting van de hoeveelheid dood hout overal in den lande, op korte termijn weinig effect voor bepaalde groepen geleedpotigen. Daarom is het belangrijk om de reservoirgebieden te kennen en daarvan de fauna te karakteriseren. Vervolgens kan worden nagegaan hoe van daaruit de kolonisatieprocessen verlopen.

Literatuur

- Braak, C.J.F. ter & P. Smilauer. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows, Users Guide. Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY ASA) 499 pp.
- Hövmeyer, K. & J. Schauermann 2003. Succession of Diptera on dead beech wood: A 10-year study. *Pedobiologia* 47: 61-75.
- Irmeler, U., K. Heller & J. Warning 1996. Age and tree species as factors influencing the populations of insects living in dead wood (Coleoptera, Diptera: Sciaridae, Mycetophilidae). *Pedobiologia* 40: 134-148.
- Köhler, F. 1996. Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald. hrsg. Landesanstalt für Ökologie und Forsten/Landesamt für Agrarordnung NRW, LÖBF-Schriftenreihe, Band 6.
- Köhler, F. 2000. Totholzskäfer in Naturwaldzellen des nördlichen Rheinlandes; Hrsg. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung NRW, LÖBF-Schriftenreihe, Band 18.
- Kraigher, H., D. Jurc, P. Kalan, L. Kutnar, T. Levanic, M. Rupel & I. Smolej. 2002. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in southern Slovenia. *Zb. Gozd. Les.* 69: 91-134.
- Lengersdorf, F. 1930. Lycoriidae (Sciaridae). E, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Mabelis, A.A. 1983. De betekenis van dood hout voor ongewervelde dieren. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 2/3 1983, p. 78-85.
- Menzel, F. 2002. Family Sciaridae. In : Beuk, P.L.T. (ed). Checklist of the Diptera of the Netherlands. KNNV Uitgeverij, Utrecht: 64-69.
- Moraal, L.G., J. Burgers, R.J.M. van Kats, D.R. Lammertsma & A.F.M. van Hees. 2000. De entomofauna van een beheerd bos vergeleken met een niet (meer) beheerd bos. *Vakblad Natuurbeheer* 39 (9): 142-147.
- Moraal, L.G., J. Burgers & O. Vorst. 2003. *Hylis foveicollis* (Coleoptera: Eucnemidae), een dood- houtkever nieuw voor de Nederlandse fauna. *Entomologische Berichten* 63 (2) p. 36-39.
- Moraal, L.G., A.F.M. van Hees, G.F.P. Martakis, I.T.M. Jorritsma & G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis. 2003. Een karakterisering van bosbiotopen op basis van eigenschappen van geleedpotigen: resultaten van een enquête. *Alterra-rapport* 783. 72 pp.
- Økland, B. 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway *Biodiv. Cons.* 3: 68-85.
- Økland, B. 1996. Unlogged forests: important sites for preserving the diversity of Mycetophilids (Diptera: Sciaroidea). *Biol. Cons.* 76: 297-310.
- Pfarr, U. & J. Schrammel, 1991. Fichten- Totholz im Spannungsfeld zwischen Naturschutz und Forstschutz. *Forstw. Cbl.* 110, 128-134.
- Piersma, T. & A.J. Baker 2000. Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. In: L.M. Gosling & W.J. Sutherland (eds). *Behavior and conservation.* Cambridge University Press: 105-124.

- Poutsma, J. 2004. Dood hout: bron van biodiversiteit. Arthropodenfauna van dood hout in relatie tot boomsoort, verteringstadium en hoeveelheid dood hout in het bos. Studentverslag voor Afstudeervak: Diertaxonomie (G051-704). WUR-Wageningen. 77 pp.
- Roff, D. 1977. Dispersal in dipterans; its costs and consequences. *J. Anim. Ecol.* 46: 443-456.
- Russell-Smith, A. 1979. A study of fungus-flies (Diptera: Mycetophilidae). *Ecol. Entomol.* 4: 355-364.
- Russell-Smith, A. 1979. A study of fungus-flies (Diptera: Mycetophilidae). *Ecol. Entomol.* 4: 355-364.
- Siepel, H. 1992. Bosgebonden fauna; een faunistische aanvulling op bosgemeenschappen. RIN-rapport 92/33, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Siepel, H. & C.F. van de Bund 1988. The influence of management practices on the microarthropod community of grassland. *Pedobiologia* 31: 339-354.
- Werf, S. 1991. Bosgemeenschappen. Natuurbeheer in Nederland deel 5. Pudoc, Wageningen.
- Withers, P. 1985. Notes on some British Clusiidae and reduction of *Clusiodes fascialis* (Coll.) to synonymy. *Proc. Trans. Br. Ent. Nat. Hist. Soc.*: 1863-64.
- Zach, P. 1991. Anwendung von Photoelektoren beim Studium der kambio- und xylophagen Coleopteren. *Anz. Schälingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz* 64, 34-37.

Bijlage 1 Proefoverzicht

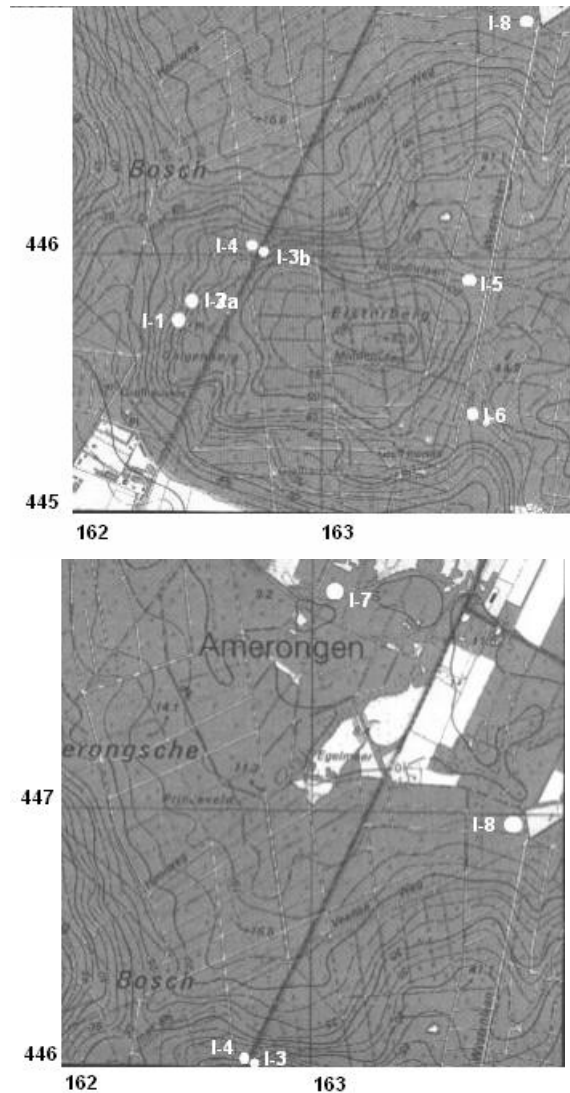
locatie	boomsoort	Vertering- stadium	veel/weinig dood hout in het bos	locatie	x-coördinaat	y-coördinaat	datum verzame- ling	opmerkingen
I-1	eik	3	veel	Amerongsche Bosch, Galgenberg	162.470	445.761	24-4-03	
I-3b	grove den	1 - 2	veel	Amerongsche Bosch, Galgenberg	162.750	446.010	24-4-03	vrij van schors
I-3a	eik	1 - 2	veel	Amerongsche Bosch, Galgenberg	162.600	445.800	24-4-03	
I-4	grove den	4	veel	Amerongsche Bosch, Galgenberg	162.731	446.002	24-4-03	
I-5	grove den	4	weinig	Amerongsche Bosch, Elsterberg	163.595	445.903	24-4-03	
I-6	grove den	2	weinig	Amerongsche Bosch, Elsterberg	163.527	445.425	24-4-03	vrij van schors
I-7	eik	2	weinig	Amerongsche Bosch	163.096	447.724	24-4-03	locatie droog
I-8	eik	2	weinig	Amerongsche Bosch	163.856	446.943	24-4-03	locatie droog
II-1	grove den	4	veel	Veluwezoom, De Essop	199.944	451.602	24-4-03	
II-2	grove den	1 - 2	veel	Veluwezoom, De Essop	199.914	451.589	24-4-03	
II-3	eik	1 - 2	veel	Veluwezoom, De Imbosch	195.624	453.745	24-4-03	
II-4	eik	1 - 2	veel	Veluwezoom, De Imbosch	195.564	453.785	24-4-03	
II-5	grove den	4	veel	Veluwezoom, Worth-Reder Zand	198.005	450.005	24-4-03	
II-6	grove den	1 - 2	veel	Veluwezoom, Worth-Reder Zand	198.096	450.005	24-4-03	
II-7	eik	3	veel	Veluwezoom, Hagenau	200.903	451.505	24-4-03	
II-8a	eik	3(2)	veel	Veluwezoom, De Bocht	197,207	448,447	24-4-03	
III-1	grove den	4	veel	Garderen, Bergsham	175.828	470.854	1-5-03	
III-2	eik	1 - 2	veel	Garderen, Bergsham	175.922	470.833	1-5-03	

III-3	grove den	2+	veel	Garderen, Bergsham	176.044	470.871	1-5-03	
III-4	eik	3	veel	Garderen, Bergsham	176.144	470.934	1-5-03	
III-5	eik	3	weinig	Staverden	179.486	477.105	1-5-03	locatie nat
III-6	eik	1 - 2	weinig	Staverden	179.492	477.061	1-5-03	
III-7	grove den	2	weinig	Staverden	179.730	477.107	1-5-03	rand beekje
III-8	grove den	3 - 4	weinig	Staverden	179.765	477.141	1-5-03	rand beekje

Bijlage 2 Locatiebeschrijvingen

Deze bijlage geeft een overzicht van de eigenschappen van de boslocaties waaruit het hout verzameld is. Dit is gedaan voor een oppervlakte van een cirkel met een straal van ongeveer 40 meter rondom de stammen.

Locatie I Amerongse Bos



I-1; Boomlaag: eik en berk; Bedekking kroonlaag: 60%; Bosfase: boomfase; Verjonging van *Prunus padus*, Beuk.
Ondergroei: 50% bedekking met stekelvaren, Bochtige smele en Blauwe bosbes; Hoeveelheid dood hout: redelijk veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Holtpodzolgrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: Het bos is in 1983 als bosreservaat aangewezen en sindsdien is er geen hout meer geoogst.

I-3b; Bedekking kroonlaag: 60%; Bosfase: boomfase; Verjonging van *Prunus serotina*, Lijsterbes, berk, vuilboom.

Ondergroei: 60% bedekking met stekelvaren, Bochtige smele en Blauwe bosbes; Hoeveelheid dood hout: redelijk veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Holtpodzolgrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: Het bos is in 1983 als bosreservaat aangewezen en sindsdien is er geen hout meer geoogst.

I-3b + I-4; Boomlaag: Grove den; Bedekking kroonlaag: 40%; Bosfase: boomfase; Dichte verjonging van eiken en berk; Ondergroei: 60% bedekking met stekelvaren, Bochtige smele en Blauwe bosbes; Hoeveelheid dood hout: redelijk veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Holtpodzolgrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: Het bos is in 1983 als bosreservaat aangewezen en sindsdien is er geen hout meer geoogst.

I-5; Boomlaag: Grove den; Bedekking kroonlaag: 60%; Bosfase: boomfase; Verjonging van inlandse eik en Amerikaanse eik; hoogte ca. 4 meter; Ondergroei: 100% bedekking met Blauwe bosbes; hoogte 40 cm; Hoeveelheid dood hout: weinig dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Holtpodzolgrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: geïntegreerd bosbeheer.

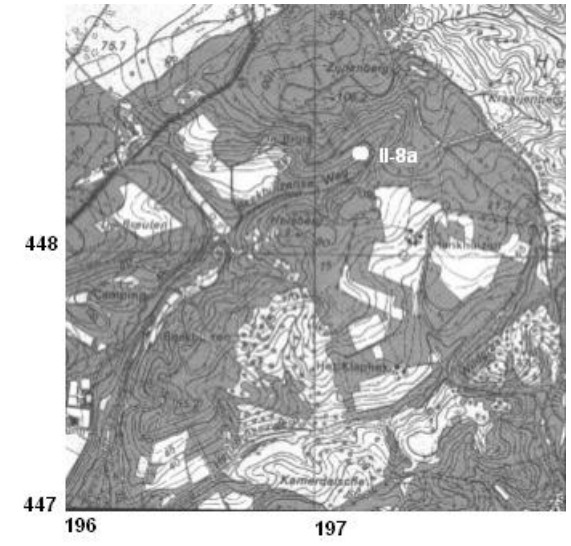
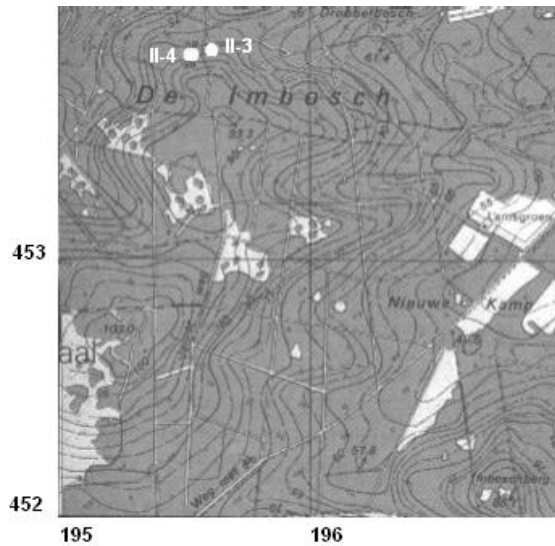
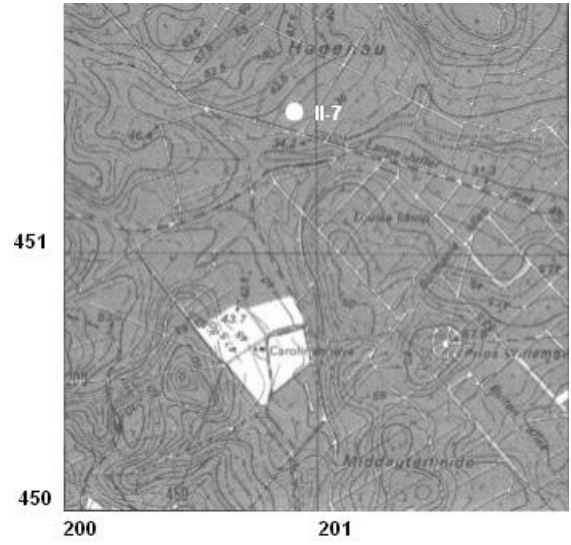
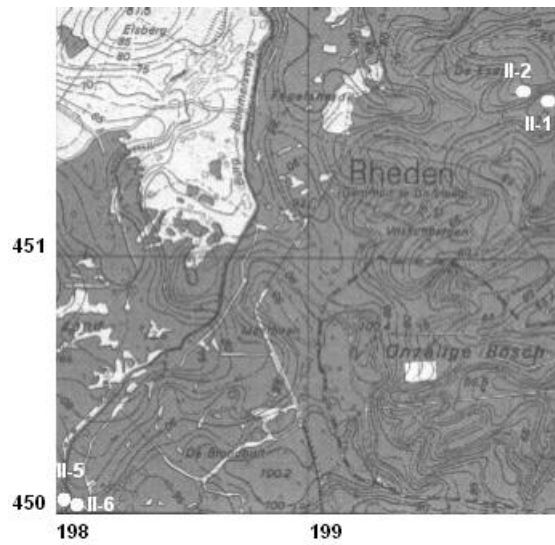
I-6; Boomlaag: Grove den; Bedekking kroonlaag: 60%; Bosfase: boomfase; Verjonging van Amerikaanse eik, berk en Vuilboom; hoogte ca. 4-5 meter; Ondergroei: 100% bedekking met Blauwe bosbes en braam; hoogte 40-50 cm. Hoeveelheid dood hout: weinig dood hout dikker dan 20 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Duinvaaggrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: geïntegreerd bosbeheer.

I-7; Boomlaag: eik (voormalig hakhout), Douglas; Bedekking kroonlaag: 80%; Bosfase: boomfase; Verjonging van inlandse eik en Amerikaanse eik; hoogte ca. 4 meter; Ondergroei: 5-10% bedekking met Bochtige smele + mossen.

Hoeveelheid dood hout: weinig dood hout dikker dan 20 cm; Stam aan de rand van zeer open berkenbos; Bodem + grondwatertrap: Hn30 VII (Veldpodzolgrond met grof zand, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: geïntegreerd bosbeheer.

I-8; Boomlaag: eik; Positie: de stam lag aan de rand van een veld; Bedekking kroonlaag: 70%; Bosfase: boomfase; Verjonging van inlandse eik en Amerikaanse eik; hoogte ca. 4 meter; Ondergroei: 5% bedekking met stekelvaren. Hoeveelheid dood hout: weinig dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Holtpodzolgrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: geïntegreerd bosbeheer.

Locatie II Veluwezoom



II-1 + II-2; Boomlaag: eik + weinig Grove den; Bedekking kroonlaag: 80%; licht bos; Droog bos; Bosfase: boomfase; Verjonging: weinig: Beuk.; Ondergroei: 50% met Blauwe bosbes; Hoeveelheid dood hout: veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: HD21 VII (Haarpodzolgrond met leemarm en zwak lemig fijn zand, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: omstreeks midden jaren 90 is er voor het laatst hout geoogst.

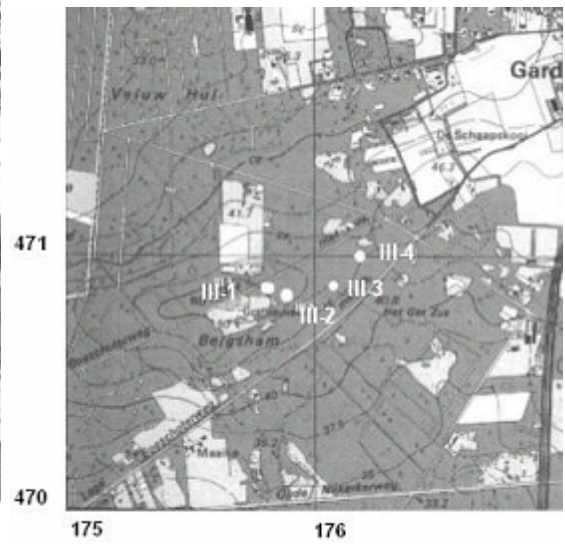
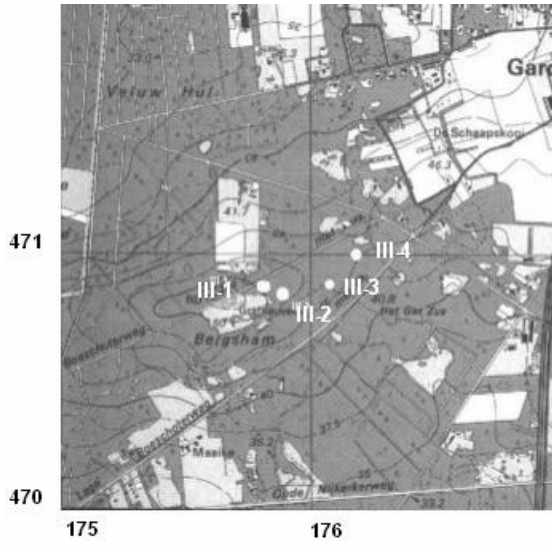
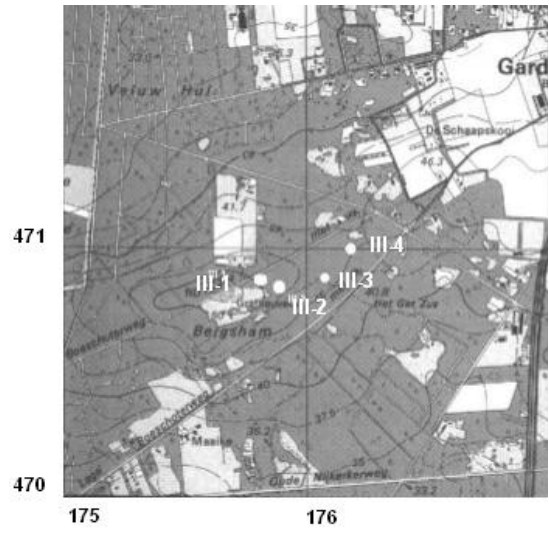
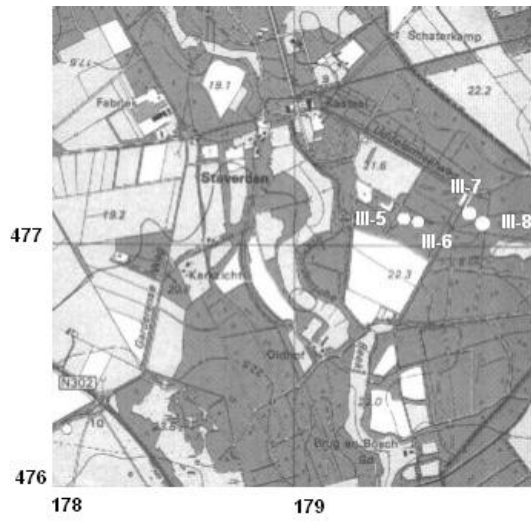
II-3 + II-4; Boomlaag: eik; Bedekking kroonlaag: 70%; Droog bos; Bosfase: boomfase; Verjonging: weinig: Beuk; Ondergroei: 80% met Blauwe bosbes; Hoeveelheid dood hout: veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: Hd30 VII (Haarpodzolgrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm). Diep vergraving tijdens bebossing; Beheer: omstreeks eind jaren 70/begin jaren 80 is er voor het laatst hout geoogst.

II-5 + II-6; Boomlaag: Grove den; Bedekking kroonlaag: 60-75%; gesloten bos; Droog bos; Bosfase: boomfase; Ondergroei: 95% met Bochtige smele; Hoeveelheid dood hout: redelijk veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: Zd21 VII (Holtpodzolgrond met leemarm en zwak lemig fijn zand, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: omstreeks midden jaren 80 is er voor het laatst hout geoogst

II-7; Boomlaag: Grove den en Beuk; Bedekking kroonlaag: 30%; Droog bos; Bosfase: boomfase; Verjonging: Beuk en lariks; 4-5 meter hoog; Ondergroei: 70-80% met Adelaarsvaren; Hoeveelheid dood hout: veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: Ld5 VII (Ooivaaggrond met zandig leem, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: geïntegreerd bosbeheer

II-8a; Boomlaag: eik; Bedekking kroonlaag: 85%; gesloten bos; Droog bos; Bosfase: boomfase; Verjonging: veel Lijsterbes; Ondergroei: <50% met Bochtige smele; Hoeveelheid dood hout: redelijk veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Haarpodzolgrond met grof zand, grindlaag ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >80 cm, GLG >120 cm); Beheer: omstreeks midden jaren 80 is er voor het laatst hout geoogst.

Locatie III Staverden / Bergsham



III-1 + III-2 + III-3 + III-4; Boomlaag: eik en Grove den; Bedekking kroonlaag: 50%; licht bos; Droog bos; Bosfase: boomfase; Verjonging: weinig: Beuk; Ondergroei: plaatselijk veel, met Blauwe bosbes en Bochtige smele; Hoeveelheid dood hout: redelijk veel dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: gY30 VII (Holtpodzolgrond met grof zand, grind ondieper dan 40 cm beginnend, GHG >120 cm, GLG >120 cm); Beheer: Er is ca. 25 jaar geen hout geoogst.

III-5 + III-6; Boomlaag: eik, els, berk + 5% Spar; Bedekking kroonlaag: 80%; licht bos; Nat bos; Bosfase: boomfase; Ondergroei: 60% met Adelaarsvaren, grassen en mossen; Hoeveelheid dood hout: weinig dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: Hn21g VI (Veldpodzolgrond met leemarm en zwak lemig fijn zand, grof zand en/of grind; eginnend tussen 40 en 120 cm, GHG 40-80 cm, GLG >120 cm); Beheer: Er vindt geïntegreerd bosbeheer plaats, waarbij plaats is voor dood hout. Percentages zijn daarbij niet gedefinieerd. Vanwege het landgoedkarakter/ cultuurhistorische karakter zal dit in de praktijk (vooral langs de lanen); niet meer dan tussen de 5 en 10 % bedragen.

III-7 + III-8; Boomlaag: Beuk; Bedekking kroonlaag: 85%; Bosfase: boomfase; Ondergroei: 10-15% met Blauwe bosbes en mossen; Hoeveelheid dood hout: matig dood hout dikker dan 15 cm; Bodem + grondwatertrap: Hn21g VI (Veldpodzolgrond met leemarm en zwak lemig fijn zand, grof zand en/of grind beginnend tussen 40 en 120 cm, GHG 40-80 cm, GLG >120 cm); Beheer: Er vindt geïntegreerd bosbeheer plaats, waarbij plaats is voor dood hout.; ercentages zijn daarbij niet gedefinieerd. Vanwege het landgoedkarakter/ cultuurhistorische karakter zal dit in de praktijk (vooral langs de lanen); niet meer dan tussen de 5 en 10 % bedragen.

Bijlage 3 Eigenschappen stamstukken

nr.	Lengte (m)	diameter midden (m)	omtrek midden (cm)	inhoud stam (m ³)	massa stamstuk (kg)	% schors	% mos
I-1-1	1,09	0,197	71	0,0332	34	20-25	20
I-1-2	1,11	0,195	64,5	0,0331	34	20-25	20
I-1-3	1,08	0,187	64	0,0297	35	20-25	20
I-3a-1	1,12	0,3	96	0,0792	44	100	10-15
I-3a-3	1,005	0,198	67	0,0309	19	60	20
I-3b-1	1,08	0,205	70	0,0356	31	0	30-35
I-3b-2	1,05	0,19	65	0,0298	20	5	5
I-3b-3	1,085	0,177	56	0,0267	19	0	5
I-4-1	1,07	0,217	71	0,0396	29	30	25
I-4-2	1,08	0,2	65	0,0339	24	15	5
I-4-3	1,09	0,192	62,5	0,0316	20	15	0
I-5-1	1,08	0,217	73	0,0399	40	10	20
I-5-3	1,09	0,215	69	0,0396	30	25	5-10
I-6-1	1,07	0,195	64	0,0320	25	15-20	5-10
I-6-2	1,065	0,187	60	0,0292	25	15-20	5
I-6-3	1,08	0,181	57	0,0278	20	10	5
I-7-1	1,06	0,192	67	0,0307	95	20	0
I-7-2	1,07	0,185	60	0,0288	15	95	2-3
I-7-3	1,09	0,147	48	0,0185	11	80	0
I-8-1	1,05	0,245	75	0,0495	36	80	25
I-8-2	1,02	0,215	68	0,0370	36	80	25
II-1-1	1,02	0,22	87	0,0388	20	0	1
II-1-2	1,07	0,22	64	0,0407	20	0	0
II-1-3	0,96	0,207	70	0,0323	17	0	0
II-2-1	1,11	0,2	66	0,0349	22	0	0
II-2-2	1,13	0,187	60	0,0310	19	30	1
II-2-3	1,13	0,177	56	0,0278	17	45	1
II-3-1	1,05	0,235	76,5	0,0455	30	60-70	0
II-3-2	1,065	0,222	75	0,0412	30	50-60	0
II-4	1,06	0,24	77	0,0480	36	20-25	0
II-4-1	1,01	0,23	77	0,0420	39	35-40	0
II-5-1	1,04	0,222	80	0,0403	32	20	40
II-5-2	1,03	0,2	71	0,0324	21	20	30
II-5-3	1,08	0,187	65	0,0297	21	0	0
II-6-1	1,05	0,25	83	0,0515	35	20-25	10
II-6-2	1,09	0,245	79,5	0,0514	32	5-10	2-3
II-7-1	1,04	0,2	64	0,0327	22	1	0
II-7-2	1,1	0,185	61	0,0296	22	0	0
II-8a-1	1,07	0,28	83	0,0659	43	50	30
II-8a-2	1,06	0,205	70	0,0350	27	10	10

Vervolg Bijlage 3.

nr.	Lengte (m)	diameter midden (m)	omtrek midden (cm)	inhoud stam (m ³)	massa stamstu k (kg)	% schors	% mos
III-1-1	1,03	0,2525	81	0,0516	19	0	0
III-1-2	1,05	0,235	76	0,0455	16	5	0
III-2-1	1,03	0,195	63	0,0308	29	100	40
III-2-2	1	0,172	53,5	0,0232	19	100	30-35
III-2-3	1,03	0,17	55,5	0,0234	19	100	40-45
III-3-1	1,055	0,212	72	0,0372	35	100	25
III-3-2	1,045	0,195	64	0,0312	25	100	10-15
III-3-3	1,045	0,185	60	0,0281	20	100	1-2
III-4-1	1,06	0,197	64	0,0323	29	100	40
III-4-2	1,165	0,177	55	0,0287	25	100	1-2
III-4-3	0,91	0,172	57	0,0211	18	100	30
III-5-1	0,97	0,29	92	0,0641	63	10	25
III-5-3	1,03	0,192	61	0,0298	26	0	10-15
III-6-1	1,04	0,19	62	0,0295	25	80-90	10
III-6-2	1,005	0,173	57	0,0236	18	70	0
III-6-3	1,02	0,187	54	0,0280	16	90	1
III-7-1	1,055	0,272	88	0,0613	50	0	0
III-7-2	1,055	0,237	76	0,0465	34	0	0
III-8-1	1,045	0,23	73,5	0,0434	27	0	0
III-8-2	1,045	0,215	70	0,0379	25	0	0

Bijlage 4 Verloop van de relatieve luchtvochtigheid in de kistvallen

Kistnummer	Verteringsstadium	boomsoort	21-5-03	15-6-03	15-7-03	13-8-03	10-9-03
I-3a	1 - 2	eik	94,7	89,8	85,3	87,1	77,8
I-1	3	eik	96,6	92,7	87,3	85,5	81,7
I-3b	1 - 2	gd	95,1	93,4	92	98,7	94,6
I-4	4	gd	95,4	90,4	86	85,9	86,8
I-5	4	gd	94,4	91,2	88,1	93,5	93,3
I-6	2	gd	93,1	91,6	90,3	92,3	89,8
I-7	2	eik	94	87,5	77,1	76,6	68,1
I-8	2	eik	93,5	91,5	84,4	86,7	81,6
II-1	4	gd	96,7	94,8	93,1	93,6	90,9
II-2	1 - 2	gd	93,5	89,7	87,3	87,4	79,6
II-3	1 - 2	eik	81,5	76,9	72,3	73,7	69,8
II-4	1 - 2	eik	92,2	90,5	85,5	82,7	78,2
II-5	4	gd	96,6	93,7	93,5	95,4	96,2
II-6	1 - 2	gd	95,2	92,3	91,5	94,8	95,9
II-7	3	eik	81,7	73	59,8	59,1	54,3
II-8a	3(2)	eik	92,8	90,7	87,5	90,5	88,1
III-1	4	gd	93,7	92,3	88,6	77,5	68,8
III-2	1 - 2	eik	94,2	94,8	88,9	92,4	87
III-3	2+	gd	90,9	93,4	93,1	96,6	96
III-4	3	eik	91,8	91,7	90,1	92,1	87,5
III-5	3	eik	96,8	95,7	95,2	97,7	93,3
III-6	1 - 2	eik	87,9	77,3	76,2	71,3	68,1
III-7	2	gd	92,2	84,3	83,2	82,3	77,4
III-8	3 - 4	gd	91,4	85,6	77,7	80,5	76
relatieve luchtvochtigheid ruimte				45	50,6		
temperatuur ruimte (°C)					29,6	22	
temperatuur kisten (°C)				21	26	29	22

Bijlage 5 Taxa met aantal individuen – uitsluitend op Eik.

Orde	soort of familie	aantal	orde	soort of familie	aantal
Coleoptera	<i>Orchesia undulata</i>	58	Diptera	<i>Metalimnobia bifasciata</i>	11
Coleoptera	<i>Anaspis</i>	8	Diptera	<i>Epiphragma ocellare</i>	7
Coleoptera	<i>Ennearthron cornutum</i>	7	Diptera	LIMONIIDAE	4
Coleoptera	<i>Stenichnus scutellaris</i>	7	Diptera	<i>Clusia flava</i>	2
Coleoptera	<i>Anaspis thoracica</i>	4	Diptera	<i>Limonia</i>	2
Coleoptera	<i>Dorcatoma flavicornis</i>	3	Diptera	<i>Medetera</i>	2
Coleoptera	<i>Acalles ptinoides</i>	2	Diptera	<i>Protoclythia modesta</i>	2
Coleoptera	<i>Bibloporus</i>	2	Diptera	PSYCHODIDAE	2
Coleoptera	<i>Neuraphes elongatulus</i>	2	Diptera	<i>Diadocidia ferruginosa</i>	1
Coleoptera	<i>Phyllodrepa ioptera</i>	2	Diptera	<i>Neolimonia dumetorum</i>	1
Coleoptera	<i>Sepedophilus</i>	2	Diptera	<i>Platypalpus pectoralis</i>	1
Coleoptera	<i>Tachyporus ruficollis</i>	2	Hymenoptera	<i>Myrmica rubra</i>	51
Coleoptera	<i>Xantholinus rhenanus</i>	2	Hymenoptera	MYMARIDAE	9
Coleoptera	<i>Actenicerus sjaelandicus</i>	1	Hymenoptera	<i>Aphelopus atratus</i>	2
Coleoptera	<i>Agathidium laevigatum</i>	1	Hymenoptera	<i>Aphelopus serratus</i>	2
Coleoptera	<i>Anaspis flava</i>	1	Hymenoptera	MEGASPILIDAE	2
Coleoptera	<i>Anisotoma orbicularis</i>	1	Hymenoptera	<i>Aphelopus</i>	1
Coleoptera	<i>Athous subfuscus</i>	1	Hymenoptera	FIGITIDAE	1
Coleoptera	<i>Cephennium</i>	1	Hymenoptera	<i>Leptothorax nylanderi</i>	1
Coleoptera	<i>Dienerella</i>	1	Hymenoptera	<i>Lonchodryinus ruficornis</i>	1
Coleoptera	<i>Dorcatoma chrysomelina</i>	1	totaal		224
Coleoptera	<i>Ischnoglossa prolixa</i>	1			
Coleoptera	<i>Phloeonomus pusillus</i>	1			
Coleoptera	<i>Pselaphus heisei</i>	1			
Coleoptera	<i>Ptenidium nitidum</i>	1			
Coleoptera	<i>Scaphidium quadrimaculatum</i>	1			
Coleoptera	<i>Scaphisoma agaricinum</i>	1			
Coleoptera	<i>Sepedophilus bipunctatus</i>	1			
Coleoptera	<i>Stenagostus rhombeus</i>	1			
Diplopoda	<i>Polydesmus denticulatus</i>	2			

Bijlage 6 Taxa met aantal individuen – uitsluitend op Grove den.

Orde	soort of familie	aantal
Chilopoda	<i>Brachygeophilus truncorum</i>	3
Coleoptera	<i>Arhopalus rusticus</i>	37
Coleoptera	<i>Ampedus sanguineus</i>	5
Coleoptera	<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	5
Coleoptera	<i>Rhagium bifasciatum</i>	4
Coleoptera	<i>Cis bidentatus</i>	2
Coleoptera	<i>Anthobium atrocephalum</i>	1
Coleoptera	<i>Atrecus affinis</i>	1
Coleoptera	<i>Cantharis pellucida</i>	1
Coleoptera	<i>Cryptophagus</i>	1
Coleoptera	<i>Nalassus laevioctostriatus</i>	1
Coleoptera	<i>Strophosoma capitatum</i>	1
Coleoptera	<i>Sulcacis affinis</i>	1
Diptera	<i>Synapha vitripennis</i>	7
Diptera	<i>Chalarus spurius</i>	1
Diptera	<i>Drapetis pusilla</i>	1
Diptera	<i>Macronychia polyodon</i>	1
Diptera	<i>Macrorrhyncha flava</i>	1
Diptera	TACHINIDAE	1
Diptera	<i>Tricholauxania praeusta</i>	1
Hymenoptera	PLATYGASTRIDAE	6
Hymenoptera	<i>Leptothorax acervorum</i>	4
Hymenoptera	<i>Dipogon subintermedius</i>	3
Hymenoptera	<i>Crabro peltarius</i>	2
Hymenoptera	ENCYRTIDAE	2
Hymenoptera	DRYINIDAE	1
Hymenoptera	EUCHARITIDAE	1
Hymenoptera	<i>Myrmica</i>	1
Dermaptera	<i>Forficula auricularia</i>	5
Totaal		101

Bijlage 7 Taxa met aantal individuen – gemeenschappelijk voor Eik en Grove den

Orde	soort of familie	aantal individuen op Grove den	aantal individuen op Eik	totaal
Chilopoda	<i>Cryptops hortensis</i>	6	19	25
Chilopoda	<i>Lithobius forficatus</i>	3	15	18
Chilopoda	<i>Schendyla nemorensis</i>	2	1	3
Coleoptera	<i>Gabrius splendidulus</i>	2	117	119
Coleoptera	<i>Sepedophilus testaceus</i>	54	53	107
Coleoptera	<i>Corymbia rubra</i>	15	2	17
Coleoptera	<i>Anomognathus cuspidatus</i>	2	14	16
Coleoptera	<i>Dienerella elongata</i>	1	15	16
Coleoptera	<i>Cerylon histeroides</i>	1	9	10
Coleoptera	<i>Ampedus praeustus</i>	1	6	7
Coleoptera	<i>Ampedus</i>	1	5	6
Coleoptera	<i>Cerylon ferrugineum</i>	1	4	5
Coleoptera	<i>Anaspis frontalis</i>	1	3	4
Coleoptera	<i>Bibloporus bicolor</i>	1	3	4
Coleoptera	<i>Phloeocharis subtilissima</i>	1	3	4
Coleoptera	<i>Rhizophagus dispar</i>	3	1	4
Coleoptera	<i>Trixagus dermestoides</i>	2	2	4
Coleoptera	<i>Bibloporus minutus</i>	1	2	3
Coleoptera	<i>Cephennium gallicum</i>	1	1	2
Coleoptera	<i>Leptusa pulchella</i>	1	1	2
Coleoptera	<i>Melanotus rufipes</i>	1	1	2
Coleoptera	<i>Sepedophilus marshami</i>	1	1	2
Diplopoda	<i>Proteroiulus fuscus</i>	312	613	925
Diplopoda	JULIDAE	46	155	201
Diplopoda	<i>Cylindroiulus punctatus</i>	7	57	64
Diplopoda	<i>Julus scandinavius</i>	37	2	39
Diplopoda	<i>Cylindroiulus latestriatus</i>	1	1	2
Diptera	SCIARIDAE	4947	17864	22811
Diptera	CECIDOMYIIDAE	2081	1102	3183
Diptera	CERATOPOGONIDAE	10	22	32
Diptera	<i>Oedalea flavipes</i>	3	26	29
Diptera	<i>Austrolimnophila ochracea</i>	18	9	27
Diptera	CHIRONOMIDAE	21	6	27
Diptera	<i>Drapetis exilis</i>	16	2	18
Diptera	PHORIDAE	7	6	13
Diptera	<i>Euthyneura myrtilli</i>	4	2	6
Diptera	<i>Tipula truncorum</i>	3	3	6
Diptera	<i>Paykullia maculata</i>	3	2	5
Diptera	<i>Achylrolimonia decemmaculata</i>	2	1	3
Diptera	<i>Phyllodromia melanocephala</i>	1	1	2
Hymenoptera	<i>Lasius niger</i>	196	18	214
Hymenoptera	<i>Myrmica ruginodis</i>	106	1	107
Hymenoptera	DIAPRIIDAE	21	65	86
Hymenoptera	CERAPHRONIDAE	26	16	42
Hymenoptera	BRACONIDAE	8	17	25
Hymenoptera	EULOPHIDAE	4	17	21
Hymenoptera	ICHNEUMONIDAE	7	8	15
Hymenoptera	SCHELLIONIDAE	9	5	14
Hymenoptera	PTEROMALIDAE	3	6	9
Isopoda	<i>Porcellio scaber</i>	99	354	453
Isopoda	<i>Oniscus asellus</i>	78	105	183
Totaal		8178	20764	28942