

PLEIDOOI VOOR EEN DUIDELIJK ONDERSCHIED TUSSEN HABITAT EN NICHE

Een reactie op de discussie over aculeatendistricten en ecotopenindeling.

Wijnand Heitmans

Mervyn Roos (1995) pleitte in zijn reactie tegen de invoering van Aculeatendistricten en, in plaats daarvan, voor de ecotopenindeling van het IKC Natuurbeer (Bal e.a., 1995). In het IKC rapport worden criteria aangedragen die de samenhang tussen flora en fauna relateren binnen een toenemende verfijning in de landschapsschaal met als eindpunt het habitat. Deze differentiatie in vindplaatsgegevens zal de kennis over het voorkomen van soorten in belangrijke mate verrijken en dat is belangrijk bij de totstandkoming van het Natuur Beleids Plan. Wil men echter gegevens over ecotopen tevens kunnen vergelijken met buurlanden, zoals voorgesteld in Nieuwenhuijsen en Wiering (1996a), is het nuttig een overeenkomstig coderingssysteem (pg. 7; fig. 5.12) te gebruiken om verwarringen te voorkomen. Een apart probleem hierbij is dat een soort in een ecotoop kan voorkomen dat in Nederland niet kan worden aangetroffen, terwijl het habitat er niet of nauwelijks verschilt en omgekeerd.

Het coderingssysteem moet dan zo worden ontworpen dat er geen ondubbelzinnigheden kunnen optreden, zoals die reeds in de vragen 1 en 2 al aan de orde zijn gekomen. Dit is geen eenvoudige zaak, vooral ook omdat het hele concept uitgaat van een 'descriptief wereldbeeld'. Samen-

werking zoeken met andere natuurwerkgroepen, overeenstemming bereiken in de verdeling van de landschapschaal en het volgen van het advies van goede automatiseerders lijken mij geen overbodige luxe om te voorkomen dat er op een onbewoond eiland wordt aangekoerst.

In het door Nieuwenhuijsen en Wiering (1996a) gegeven voorbeeld worden de geografische verspreiding, de fysisch geografische regio (FGR), het ecotoop, en het habitat vermeld voor de bij *Hoplitis spinulosa* (Kirby, 1802). De term habitat wordt hier echter zowel voor de niche van de bij als het echte habitat s.s. gebruikt. Ook stellen zij al eerder vast dat bij dergelijke indelingen de nestplaats in een ander ecotoop kan liggen dan de plek waar voedsel verzameld wordt of waar de paring plaats vindt. Ook hier dienen beide grootheden, habitat en niche, gescheiden te worden om verwarring te voorkomen.

Voor de goede orde, onder habitat verstaan oecologen de woonplaats en onder niche 'de arbeid', oftewel alle activiteiten die betrekking hebben op de overleving en voortplanting van het organisme, zoals voedsel zoeken, prooikeuze, nestbouw, broedzorg etc. Een habitat kun je dus zien, de oecologische niche is iets abstracts, een idee en tevens een begrip van meerdere dimensies (Begon e.a., 1986). Het begrip niche kun je dus eigenlijk niet samenvatten in een descriptieve term. Een ecologische niche is meestal wel zeer karakteristiek voor een soort, terwijl in een habitat meerdere soorten kunnen leven. Wat dat betreft dienen elementen uit de niche op een of andere manier te worden vermeld, omdat er zoveel belangrijke informatie in ligt opgeslagen.

Ik stel voor de niche te verdelen in bepaalde karakteristieken zoals prooi-soort (gastheer), nest of beter nestbiologie en voedselplant, die voor Aculeata meestal de bloemplant of nectar/pollen-bron inhoudt. Ik pleit er niet voor om vage termen als biologie of gedrag in te voeren. De indeling in niche-elementen sluit goed aan op de IKC-methode. Met de toevoeging van deze elementen kan nog beter worden begrepen waarom een soort in een bepaald gebied thuis hoort, terwijl verdere differentiatie van het biotoop op fysisch geografische schaal nauwelijks meerwaarde heeft, zeker niet voor generalistische soorten, zoals *Paravespula*, *Lasius* of sommige bijen. Voor specialisten daarentegen is iedere vorm van verfijning in de indeling van belangrijke, informatieve waarde; de informatiegeïmpliciteit draagt bij aan een groot onderscheidend vermogen. Het belang voor het beheer van natuurgebieden en de waarde van een bepaald terrein uitgedrukt in een biodiversiteitsschaal is evident. Door de koppeling van informatie kan een 'natuurbeleid op maat' worden verwezenlijkt en dat is een belangrijke doelstelling.

In het gegeven voorbeeld (Nieuwenhuijsen en Wiering, 1996a) werd vermeld:

-habitat: vrouwtje vliegt op *Picris hierocioides*, *Hieratium umbellatum* en *Knautia arvensis*. Op de N.O. helling van het kalkrijke binnenduin lagen veel slakkenhuisjes van *Cepea nemoralis*. Warme, maar niet te droge plekken, in verband met de slakken.

Het zou kunnen worden veranderd in:

-habitat: op N.O. hellingen van het kalkrijke binnenduin; habitat wordt geassocieerd met....de genoemde plantensoorten(?).... en met slakkenhuisjes. Warme, maar niet te droge plekken, in verband met de slakken.

-bloembezoek: (vrouwtje) vliegt op schermhavikskruid, *Picris hierocioides* en echt bitterkruid *Hieratium umbellatum* vooral ook als pollenleverancier en beemd-kroon *Knautia arvensis* als nectarbron, soms ook op groot streepzaad *Crepis biennis*.

-nestbiologie: De soort gebruikt uitsluitend lege slakkenhuisjes als nestplaats o.a. van de gewone tuinslak *Cepea nemoralis*. De bij kan een aantal malen naar hetzelfde slakkenhuisje terugkeren en het nest kan uit meerdere nestkamers bestaan.

met de toevoegingen (zie toelichting beneden):

- vliegtijd: eind juni-? midden augustus. Overwintert als.....?.
- bijzondere veldkenmerken: ? broedparasieten: *Stelis odontopyga* en twee soorten goudwespen (welke?) (Chrysididae)

Bij deze indeling scheid je dus duidelijk de niche-elementen van het habitat. Natuurlijk kunnen de rubrieken uitvoeriger worden ingevuld, maar ik heb mij beperkt tot de gegevens van de genoemde auteurs. Indien planten c.q. bloemen karakteristiek zijn voor zowel het habitat als de niche dient dat te worden vermeld. Met een onderscheid tussen habitat en niche kunnen we beter begrijpen waarom verschillende of nauwverwante soorten toch in een ecotoop coëxisteren. Het onderscheid kan ook extra informatie opleveren bij complexe, oecologische of taxonomische data-analyses, waarbij soortskenmerken vergeleken worden met biogeografische- en andere, secundaire (veld)gegevens. Dergelijke gegevens kunnen goed worden gebruikt bij de implementatie van bepaalde beheersmaatregelen voor een gebied.

In het door de schrijvers gegeven voorbeeld is het mij niet duidelijk waarom juist het vrouwtje van *H. spinulosa* op de genoemde soorten bloemen vliegt. In een ander verslag (Nieuwenhuijsen en Wiering, 1996b) krijg ik de indruk dat verschillende planten door beide geslachten worden bezocht, maar dat de betekenis van de bloemen voor vrouwtjes wel eens anders zou kunnen zijn, namelijk die van pollen-, pollen+nectar- of uitsluitend nectarleveranciers. Als dit onderscheid bevestigd kan worden zou dat ook bij de rubriek bloembezoek kunnen worden vermeld (zie poging boven).

Tenslotte mis ik bij het nieuwe indelingsvoorstel iets over eventueel bijzondere of karakteristieke veldkenmerken en de vliegtijd. Onder karakteristieke veldkenmerken kan worden verstaan een karakteristieke voort- of vliegbeweging, het hebben van broedparasieten etc. De data van de vangsten staan natuurlijk altijd op het vindplaatsetiket, maar insecten met twee of meer generaties per jaar kunnen misschien verschillende prooien vangen of bloemen bezoeken. Als je de gegevens met de zuidelijke buurlanden wilt vergelijken, waar een soort makkelijk een tweede generatie kan realiseren, kun je hier misschien nuttige informatie mee verzamelen over het voorkomen van een soort.

Ik geef hier twee voorbeelden van Ampulicinae, die in Midden-Europa vaak samen in hetzelfde FGR en ecotoop kunnen worden aangetroffen en die door subtiele verschillen in niche en habitat toch kunnen coëxisteren:

Dolichurus corniculus (Spinola, 1808)

- verspreiding: vrijwel geheel Europa zelfs tot binnen de poolcirkel; niet in GB en Ierland.
- FGR: bosranden met een talud in heuvelland (hl) en duinen (du), ook in hoog- en middelgebergte (codes???)
opmerking: in Nederland wel in noordelijke duingebieden bij Bergen aangetroffen, maar niet in zuidelijke duindistricten, zoals Meijndel (Z-H), Zeeuwse duinen.
- ecotoop: tamelijk droog, zandig terrein, maar geen stuifzand, met bomen en structuur op de bodem, zoals overhangend struikgewas, bladstrooisel, boom-schors en afgevallen takken.
- habitat: tussen bladstrooisel en takafval op Z. en Z.O. hellingen/taluden. Habitat wordt o.a. geassocieerd met de grove den (*Pinus sylvestris*), eiken (*Quercus* spp.), berken (*Betula* spp.) en plekjes struikgewas, o.a. struikheide (*Calluna vulgaris*).
- gastheren: idiobionte parasitoid van kakkerlakken van het genus *Ectobius* (Blattellidae), o.a. *E. panzeri* (Stephens), *E. sylvestris* (Poda), *E. pallidus* (Olivier) en *E. lapponicus*; wesp preferereert vooral het laatste nimfstadium en de volwassen vrouwtjeskakkerlakken, die in de laatste genoemde drie soor-

- ten vanaf half mei tot begin augustus de kakkerlakkenpopulatie domineren. Daarentegen verschijnen de volwassen *E. panzeri* pas in de nazomer (augustus/september). Jaagt tussen bladstrooisel en takafval op deze prooien.
- nestbiologie: wesp maakt zelf geen nest, maar gebruikt vooral holtes, die door andere insecten in de grond zijn gegraven, bijv. zij-ingangen of niet afgemaakte holletjes van graafwespen en bijen (o.a. *Macropis fulvipes* (F.), eigen waarneming); gebruikt ook op de grond liggende holle twijgjes als nest en de achtergebleven, lege cocons van grote Hymenopteren. De door steken tijdelijk verlamde kakkerlak wordt lopend (nooit vliegend) naar een holletje getransporteerd, waarbij de wesp achteruit loopt, terwijl zij de kakkerlak aan een van de lichaamsdelen (poot, palp, antenne of een van de cerci) meesleept. Tenslotte wordt deze aan de basis van een van de antennen naar binnen getrokken. Na de ovipositie verdwijnt de verlamming en blijft de kakkerlak ook na de toegediende steken opmerkelijk actief. Een nestholte bevat doorgaans een gastheer met een ei en wordt na ovipositie dichtgestopt met kleine stukjes substraat, vooral steentjes, dat in de nabijheid van het nest wordt gevonden en ook weer lopend wordt aangedragen.
 - bloembezoek: geen bloembezoeker (voor zover bekend), koolhydraten worden betrokken uit honingdauw en/of bladexudaat.
 - vliegtijd: midden/eind mei-begin oktober. Vliegtijd valt samen met het voorkomen van de juiste gastheerstadia van de genoemde 4 gastheersoorten. Overwintert als prepupa in cocon.
 - bijzondere veldkenmerken: loopbewegingen uiterst snel (door Bouwman 'bliksemwesp' genoemd); vliegt kleine stukjes vlak boven de grond. Geen broedparasieten.

Ampulex fasciata (Jurine, 1807)

- verspreiding: Midden- en Zuid, incl. Zuidwest-Europa; noordgrens in Duitsland en Tsjechië van Rheinland-Pfalz naar Thüringen naar Noord-Bohemen; (nog niet in België en Nederland aangetroffen; noordgrens in Frankrijk niet precies bekend.
- FGR: bosranden met een talud in heuvelland (hl) en in hoog- en middelgebergte (codes???)
- ecotoop: tamelijk droog terrein met bomen met een doorsnede van minstens 35 cm met bladstrooisel en boomschors c.q. gevallen takken op de bodem; op 200 tot 500 m. hoogte, in de Alpen tot op zeker 1000 m.
- habitat: boombewoner; vooral aangetroffen op de bast van de grove den (*Pinus sylvestris*) en eiken (*Quercus* spp.) op Z. en Z.O. hellingen/taluds; incidenteel ook op oude fruitbomen (o.a. kers: *Prunus avium*), beuken (*Fagus sylvatica*) en sparren (*Picea abies*). In Zuid-Europa ook op andere bomen. De wesp prefereert dikke bomen met boombast met een grove structuur. Oude brandhoutstapels (b.v. van grove den) vormen een alternatief, 'antropogeen' habitat. Mannetjes zijn ook op oude kasteelmuren gevonden (van der Vecht, museumcollectie NNM).
- gastheren: idiobionte parasitoid van kakkerlakken van het genus *Ectobius* (Blattellidae), o.a. *E. sylvestris* (Poda), *E. pallidus* (Olivier); wesp gebruikt meestal het laatste nimfstadium en de volwassen vrouwtjeskakkerlakken, die bij de genoemde soorten de populatie vanaf half mei tot begin augustus domineren. Jacht op de tussen het bladstrooisel levende prooi wordt ingezet vanuit de boom. De in oude (verouderde) literatuur vermelde (tropische) *Blattella*-soorten worden in gevangenschap wel geaccepteerd voor oviposi-

- tie, maar de jonge lave blijkt zich hierop niet verder te kunnen ontwikkelen en sterft na een paar dagen (eigen waarneming).
- nestbiologie: wesp maakt zelf geen nest, maar gebruikt bestaande holtes in bomen, die eventueel door andere insecten zijn gemaakt (o.a. larven van *Cerambycidae*). Zeer plastisch in de nestkeuze: vele typen holle structuren worden geaccepteerd als nest. De door steken gedeactiveerde, maar niet verlamde kakkerlak wordt lopend naar het nest getransporteerd, waarbij de wesp achteruit loopt, terwijl zij de kakkerlak, die passief meeloopt, aan de basis van de antennen vasthoudt. Een nestholte bevat doorgaans een gastheer met een ei en wordt na ovipositie dichtgestopt met kleine stukjes substraat, meestal geen steentjes, dat aan de voet van de boom wordt gevonden en lopend wordt aangedragen.
 - bloembezoek: geen bloembezoeker, koolhydraten worden betrokken uit honingdauw en/of bladexudaat.
 - vliegtijd: midden/eind mei-begin oktober (in gevangenschap kunnen de in augustus gevangen manlijke wespen tot eind september leven en de vrouwtjes tot mid-november). Overwintert als prepupa in cocon.
 - bijzondere veldkenmerken: mierachtige loopbewegingen, vliegt van boomstam naar boomstam. Geen broedparasieten.

Uit dit voorbeeld valt af te leiden dat beide Ampulicinae altijd in of in de nabijheid van het ecotoop van hun gastheren of prooien voorkomen. Ampulicinae slepen een gestoken kakkerlak hooguit maar een paar meter van de plaats waar hij is overmeesterd naar het nest. Dat nest wordt pas gezocht nadat de kakkerlak is bemachtigd. In feite is een groot deel van het beschreven ecotoop en het habitat ook dat van *Ectobius*, hoewel daar per soort subtiele verschillen in kunnen zitten. Anders ligt het bij de niet-Ampulicine kakkerlakwesp *Tachysphex obscuripennis* (Schenk, 1857)(Larrinae), die zelf eerst haar nest graaft en dan naar het prooihabitat vliegt. Deze wesp transporteert haar prooi zowel lopend als vliegend over vele tientallen meters. In de duinen kan het nest van deze soort op alleen met mos en korstmos begroeide W en ZW hellingen zijn gegraven, plekken die kakkerlakken meestal mijden (eigen waarneming). Het ecotoop en het habitat kunnen bij *T. obscuripennis* dus veel ruimer worden gedefinieerd dan dat van de beide Ampulicinae. Misschien zou hiermee het grotere verspreidingsgebied en een iets algemener voorkomen van *T. obscuripennis* in Nederland kunnen worden verklaard.

Verder is ook duidelijk dat beide soorten baat hebben bij de aanwezigheid van andere insecten. *D. corniculus* nestelt vaak in holen van andere bijen en wespen, terwijl *A. fasciata* gebruik kan maken van vraatgangen van keverlarven. Het voorkomen van die bijen hangt misschien samen met de aanwezigheid van bepaalde bloemen, die voor *D. corniculus* van geen enkele betekenis zijn. Het voorkomen van *A. fasciata* is sterk geassocieerd met dikke, oude bomen, die mechanisch beschadigd kunnen zijn en die vaak aangetast zijn door keverlarven en zwammen. Oude houtstapels hebben voor deze soort de functie van een omgevallen woudreus met onnoemelijk veel potentiële nestplaatsen (een uiterst zeldzaam verschijnsel in de 'natuur' van het overbevolkte en overgeëxploiteerde Europa). Voor *A. fasciata* is het dus belangrijk dat grote bomen langs taluds en hellingen niet mogen worden opgeruimd, zoals dat massaal in de jaren '60 en '70 is gebeurd met tienduizenden hoogstamfruitbomen middels EEG-subsidie (Karl-Heinz Wickl, pers. comm.). Het behoud van grote, oude of dode bomen en houtstapels of de opzettelijke constructie van dit laatste element is een belangrijke beheersmaatregel, die niet alleen de aanwezigheid van *A. fasciata* bevordert, maar ook dat van 250 andere soorten Hymenoptera uit ± 20 families (eigen waarneming).

Uit de bijzondere veldkenmerken valt af te leiden dat beide soorten makkelijk kunnen worden herkend aan hun loopgedrag.

A. fasciata is (nog) niet in Nederland en België gevonden, terwijl de wesp toch niet in een zeldzaam habitat voorkomt. Geschikte gastheren zijn er immers wel. Misschien zijn er belang-

rijke, klimatologische factoren, die zuidelijke soorten veel moeilijker naar het noorden doen migreren dan anderen en ook weer sneller doen verdwijnen bij ongunstige condities.

Literatuur

- Bal, D., e.a., 1995. Handboek natuurdoeltypen in Nederland.- Rapport IKC Natuurbeheer, Wageningen, 11: 1-408
- Begon, M., J.L. Harper en C.R. Townsend, 1986. Ecology; individuals, populations and communities. 1-876. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Nieuwenhuijsen, H. en H. Wiering, 1996a. Voortzetting van de discussie over Aculeatendistricten.- Bzzz 3: 6-8.
- Nieuwenhuijsen, H. en H. Wiering, 1996b. *Hoplitis spinulosa* in Nederland.- Bzzz 3: 12-13.
- Roos, M., 1995. Reactie op de indeling van Nederland in Aculeatendistricten.- Bzzz 2: 11-12.