

# Over de invloed van bosstructuur op zoogdieren

Cls van Vuure

## Inleiding

In dit deel van het themanummer zal aandacht besteed worden aan de bosontwikkeling, de veranderingen in de leefomstandigheden die het gevolg daarvan zijn en het uiteindelijk effect op de zoogdieren.

## Bosontwikkeling

De ontwikkeling van een cultuurbos is een afwijkende variatie op het thema van de ontwikkeling in één van de successiestadia van een natuurlijk bos.

In een natuurlijk bos in Europa kunnen verschillende successiestadia elkaar opvolgen, zoals bijvoorbeeld een pionierstadium met Berk, Lijsterbes en Eik, een hoofdstadium met Beuk en Haagbeuk en een eindstadium met Hulst of *Taxus* (Koop 1981). Het voorkomen van een boom wordt onder andere bepaald door zijn 'karakter'-eigenschappen en de mate van bosverstoring.

Binnen zo'n successiestadium en ook in de ontwikkeling van een cultuurbos komen verschillende fasen voor, afhankelijk van de leeftijd en de structuur van de opstand.

Deze reeks begint met de **kale fase**. Dit is de zaailingenfase, een kruidachtig stadium van de boom, waarin deze op kruidachtige wijze met andere kruiden concurreert. In de meeste cultuurbossen vindt dit plaats na kaalkap, in het natuurlijke bos na windworp, vuur, insectenvraat, lawines en dergelijke.

In de volgende fase, de **jonge fase**, zijn de boompjes verspreid boven de grassen en kruiden uit aan het groeien. In het cultuurbos zijn deze boompjes er door kunstmatige en/of natuurlijke verjonging gekomen, in het natuurbos uiteraard door natuurlijke verjonging. In deze fase, de **dichte fase**, zijn de bomen tot een gesloten struikgewas opgegroeid. Hierna volgt de **stakenfase**, waarin de bomen een hoogte hebben bereikt van 10 à 20 m.

Bij nog grotere hoogte wordt gesproken van **boomfase**. Hierna houdt in een cultuurbos de reeks op, de bomen worden geoogst en er ontstaat weer een kapvlakte.

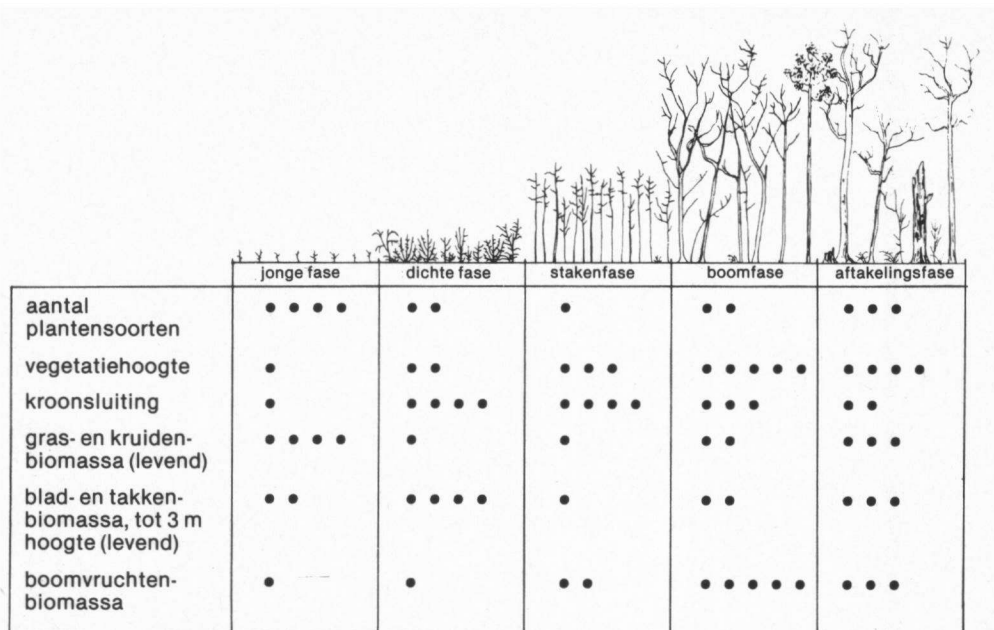
In het natuurlijke bos volgt nog een laatste fase, de **aftakelingsfase**, waarin de grote bomen geleidelijk aftakelen om ruimte te maken voor kleinere. In het algemeen geldt, dat



Hoogwaardig fljnsparrenproductiebos (1050 M<sup>3</sup>/ha): onherbergzame natuuruine voor zoogdieren.  
Foto: Vakgroep Bosteelt, Landbouwhogeschool Wageningen.

aftakelingsfasen over grotere oppervlakten plaatsvinden naarmate het milieu onherbergzamer, bijvoorbeeld het bostype voedselzamer is (Koop 1981). De eerste drie fasen worden gerekend tot de dynamische periode met sterke groei, de laatste twee tot de biostatistische, met weinig groei (figuur 1).

De meeste cultuurvarianten van de natuurlijke successie vertonen de volgende afwijkingen. In een natuurlijk bos hebben verjongingseenheden zelden een doorsnee groter dan twee à drie maal de boomhoogte. In een cultuurbos zijn de verjongingseenheden meestal groter dan twee à drie maal de boom-



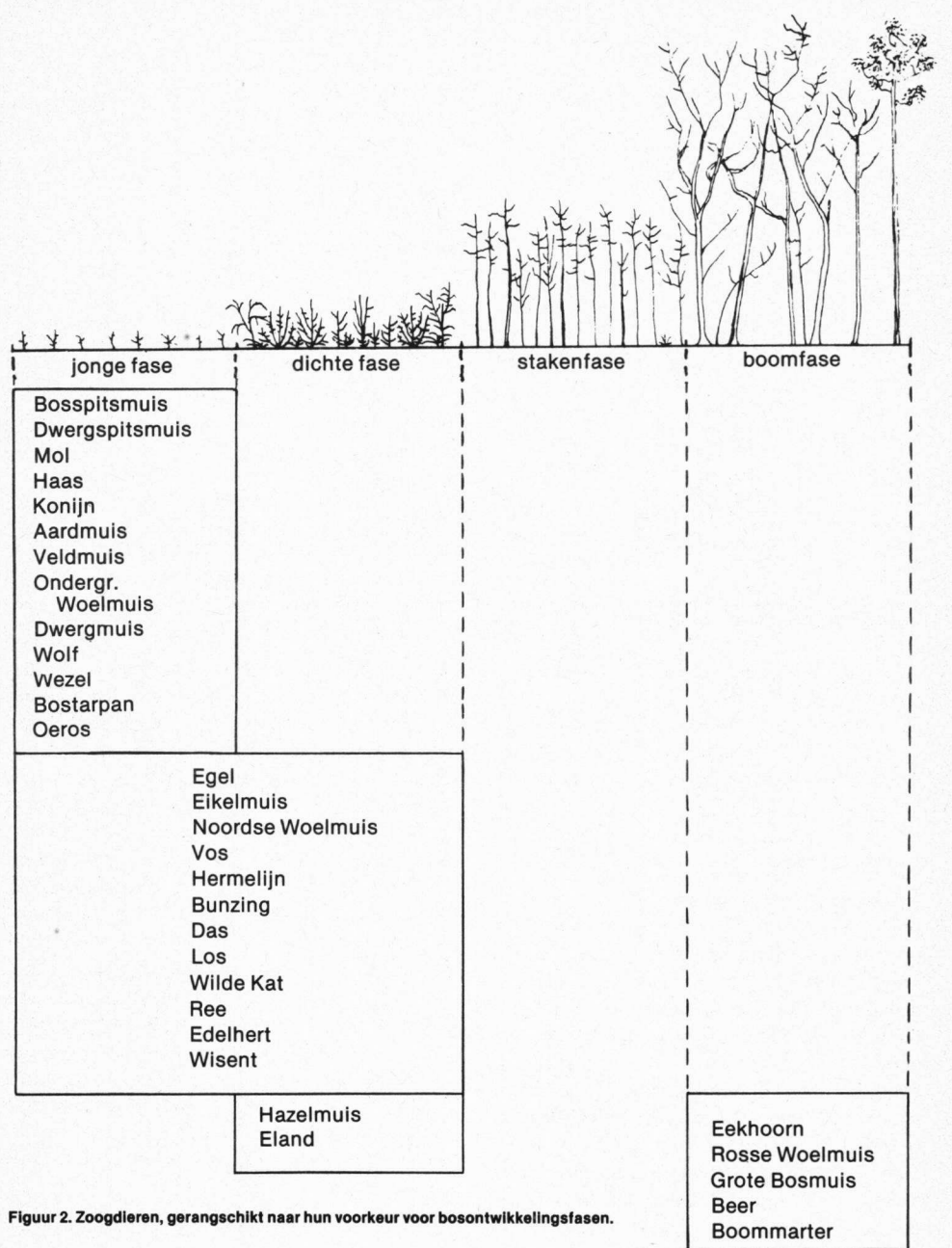
Figuur 1. Veranderingen van verschillende vegetatie-aspecten in opeenvolgende bosontwikkelingsfasen (Naar Thomas 1979, gewijzigd).

hoogte. In een dergelijk bos worden, anders dan in een natuurbos, de dode stammen afgevoerd en mede hierdoor zijn de omstandigheden op een kapvlakte extremer dan op een kleine open plek in een natuurlijk bos.

De vegetatiekundige veranderingen, die zich in de reeks van fasen voordoen en die in belangrijke mate bepalend zijn voor het voorkomen van dieren, worden op hun beurt bepaald door de microklimatologische en bodemomstandigheden, die in de verschillende bosstructuren bestaan. Vooral de extreme omstandigheden in de eerste fase komen in een cultuurbos vaker voor dan in een natuurlijk bos. Als in het cultuurbos alle bomen omgezaagd en verwijderd worden, ondergaat een aantal standplaatsfactoren een grondige verandering. De hoeveelheid licht, die de ontblote bomen bereikt, neemt sterker toe dan in bos, waar de bomen blijven liggen en, hoewel de maxima en minima meer uit elkaar komen te liggen, stijgt ook de gemiddelde temperatuur van de lucht en de bovenste bodemlaag (Kratochvil & Gaisler 1967). Bovendien neemt, vergeleken met de oude opstand, het vochtgehalte van de bodem toe, omdat meer regenwater de grond kan bereiken (Bastiaens et al 1980). Deze factoren zijn, naast de activiteiten van de bodemfauna, bepalend voor een versterkte afbraak van organisch materiaal, waardoor een belangrijke hoeveelheid plantenvoedingsstoffen of ter beschikking komt of uitspoelt.

Vlak ná het verwijderen van de oude opstand is de bedekkingsgraad van de grond met planten nog tamelijk laag, zeker vergeleken met de weelderige plantengroei, die korte tijd later als gevolg van sterk veranderde groeiomstandigheden, op gang komt. Vooral lichtminnende planten gaan de boventoon voeren in de soortenrijke vegetatie. Het dichtere plantendek doet, in combinatie met de sterkere luchtcirculatie en zonbestraling, de verdamping stijgen.

Naarmate het aantal struiken en kleine bomen toeneemt en de bomen steeds groter worden, veranderen geleidelijk de microklimatologische omstandigheden. Minder zonlicht bereikt de bodem, het vochtgehalte van de grond neemt af en de gemiddelde temperatuur daalt, terwijl de maxima en minima daarvan minder extreem worden. De soortenrijkdom aan planten en de bedekkingsgraad op de kaalkapvlakte nemen af naarmate de boomkronen naar elkaar toe uitgroeien en minder licht naar de bodem doorlaten. De dichte fase en de stakenfase zijn over het algemeen het meest arm aan plantensoorten (Koop 1981, Thomas 1979). In de boomfase worden de groeiomstandigheden weer gunstiger door verminderde concurrentie van de bomen onderling en de ruimere stand ervan. In deze fase vindt, na het wegvallen van een boom, het opvullen van het kronendak door naburige bomen steeds moeilijker plaats. De na de boomfase in het natuurbos voorko-



Figuur 2. Zoogdieren, gerangschikt naar hun voorkeur voor bosontwikkelingsfasen.

mende aftakelingsfase vertoont de grootste structuurdiversiteit.

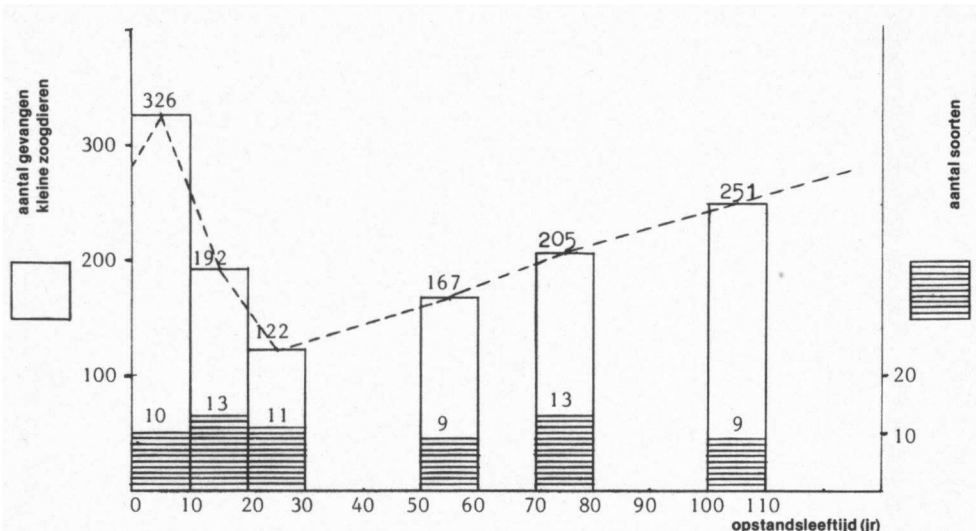
De veranderingen in vegetatie en structuur kunnen in onderstaand overzicht globaal weergegeven worden.

#### Het effect van de bosontwikkeling op de zoogdieren

Zoals uit figuur 2 blijkt, kent iedere bosontwikkelingsfase z'n specifieke leefomstandigheden. Als gevolg hiervan zullen de verschillende zoogdieren in de ene ontwikkelingsfase

meer te vinden zijn dan in de andere. Op grond hiervan bleek het mogelijk de zoogdieren in te delen naar hun voorkeur voor bepaalde bosontwikkelingsfasen.

In de literatuur is niets te vinden over het voorkomen van zoogdieren in aftakelingsfasen. Gissingen hiernaar zijn, mede als gevolg van de wisselvalligheid van deze fase, weinig betrouwbaar. Daarom worden hier, voor de overige fasen, vier groepen van dieren onderscheiden:



Figuur 3. Veranderingen in dichtheden van kleine zoogdieren in relatie tot de ontwikkeling van een Sorbeto-Piceetum-naald-bos (vrij naar Kratochvil en Gaisler, 1967).

1. Dieren met een voorkeur voor de jonge fase.
2. Dieren met een voorkeur voor de jonge fase én de dichte fase.
3. Dieren met een voorkeur voor de dichte fase.
4. Dieren met een voorkeur voor de boomfase.

In figuur 2 zijn de 'landgebonden' zoogdieren weergegeven, gerangschikt naar voorkeursfase(n). Uitgezonderd zijn hier soorten als het Wilde Zwijn en de Bosmuis die geen duidelijke voorkeur bleken te hebben. Uit de figuur blijkt dat er niet één is, die een uitgesproken voorkeur heeft voor de stakenfase. De meest daarin geïnteresseerde is de 'watergebonden' Bever. Deze heeft bovendien veel belangstelling voor de jonge en dichte fasen. Van de overige aan het water gebonden zoogdieren, zoals Otter, Woelrat en Waterspitsmuis, is moeilijk te zeggen welke fase hun voorkeur geeft. Er is gewoon te weinig van bekend. Voor de vliegende zoogdieren, de vleermuizen, wordt verwezen naar het artikel van W. Helmer (dit nummer). In figuur 2 zijn niet alleen de momenteel in Nederland in het bos levende zoogdieren vermeld, maar ook de soorten die hier vroeger leefden. Voor een nadere uitsplitsing en verklaring per soort wordt verwezen naar Van Vuure (1983a).

Zoals uit figuur 2 blijkt, zijn voor deze groep

van zoogdieren de eerste twee fasen van de bosontwikkeling het belangrijkste. De meeste soorten hebben daar hun voorkeursgebied liggen. De stakenfase is het minst interessant en de boomfase ligt daar tussenin. Voor het merendeel van de zoogdieren vormt het opgaande bos geen interessante situatie. Dit is niet verwonderlijk, aangezien deze dieren 'bodemgebonden' zijn en direct afhankelijk van wat er vlak boven en onder het bodemoppervlak aan voedsel te vinden is. Zelfs dieren als de Eekhoorn, de Grote Bosmuis en de Boommarter, die prima aangepast zijn aan het boomleven, zoeken het grootste deel van hun voedsel op de grond. Afgezien van de vleermuizen, die aan het luchtleven zijn aangepast, zijn er in Europa eigenlijk geen zoogdieren, die continu in bomen leven zoals in de tropen met vele soorten apen, knaagdieren en buideldieren het geval is.

Zoals al eerder gezegd is, bevindt de grootste hoeveelheid plantaardig voedsel voor de besproken zoogdieren zich in de jonge fase (gras en kruiden) en in de dichte fase (takken en bladeren). Dieren die dit plantaardige voedsel gebruiken zullen vooral in deze fasen huizen en er zal daar dus een grote dichtheid van aanwezig zijn. Evenzo zullen de predatoren van deze dieren daar present zijn, aangezien er ook voor hen het meeste voedsel te vinden is. De door het hoger worden van de bomen veranderende gras-, kruiden- en bladproductie zal, via de veranderende dichtheid

*Foto onder:*  
**Reebloetop: afwisseling van dekking en open terrein.**

*Foto rechtsboven:*  
**Afwisseling van ruigten, bosranden en weiland is een goed bunzingbloetop, Noordberg, Renkum.**

*Foto rechtsonder:*  
**Open bosstructuren zijn door de ontwikkeling van kruid- en/of struiklaag aantrekkelijk voor zoogdieren, waaronder Wisenten.**

Foto's: Rijksinstituut voor Natuurbeheer.



van planteneters, ook zijn invloed hebben op het aantal predatoren.

Naast de plantaardige productie bestaan er nog andere belangrijke bronnen van basisvoedsel en wel de microorganismen, insecten, wormen en dergelijke. Dit dierlijke voedsel, dat bepalend is voor het voorkomen van vele diersoorten zoals Mollen, spitsmuisen en Egels, wordt, ook weer gedeeltelijk bepaald door de plantaardige productie. Niet alleen de productie aan plantaardig materiaal is op kapvlaktes het grootst, ook de bodemfauna bevindt zich daar op een hoger niveau. Huhta (1976) vond, dat na kaalkap de totale biomassa van bodemorganismen toenam en na een aantal jaren weer afnam tot het oorspronkelijke niveau. Het grootste deel van de biomassa van de bodemfauna wordt gevormd door regenwormen (*Lumbricidae*), maar de vergroting van het aantal en de mas-

sa van regenwormen houdt wat minder lang aan dan dat van het totaal van grondbewonende organismen. Oorzaak van deze veranderingen in de bodemfauna zijn waarschijnlijk de gunstiger omstandigheden voor de afbraak van organisch materiaal (zie 'Bosontwikkeling').

Leitinger-Micoletzky (1940) onderzocht de populaties van kleine op de bodem en in de kruidlaag levende organismen als insecten, slakken, spinnen en dergelijke. Zij deed dit in zes opeenvolgende bosontwikkelingsfasen, in leeftijd variërend van 0-35 jaar. Hoewel het onderzoek dus helaas slechts tot en met de stakenfase liep, konden toch interessante conclusies getrokken worden. Ook zij vond namelijk dat de soorten- en individuenrijkdom het grootst was in de jonge en dichte fase en sterk afnam naarmate de bomen in de stakenfase kwamen.

Gezien het feit dat de groeiomstandigheden voor grassen en kruiden gunstiger worden naarmate de boomfase zich verder ontwikkelt (zie figuur 1), mag verwacht worden, dat ook voor insecten, slakken en dergelijke de leefomstandigheden wat beter worden, hoewel voor deze dieren in de literatuur nauwelijks gegevens over een dergelijke ontwikkeling gevonden werden. Een dergelijke trend is ook gevonden voor kleine zoogdieren als muizen, woelmuizen en spitsmuizen, te weten bij het onderzoek van Kratochvil & Gaisler (1967). Deze onderzoekers hanteerden bij hun onderzoek zes opeenvolgende ontwikkelingsfasen van kaalkapterrein (0-10 jaar oud) tot oud bos (100-110 jaar oud) en konden ook nog een vergelijking maken met een daar in de buurt aanwezig oerbos. Uiteindelijk verkregen ze grote vangstaantallen en konden, hoewel enkele leeftijdsgroepen ontbraken, daarmee de al genoemde trend bevestigen (zie figuur 3).

In tegenstelling tot de vangstaantallen, die een duidelijke trend vertonen, kon voor de relatie tussen bosontwikkelingsfase en soortenaantal geen duidelijk beeld verkregen worden. De grote vangstaantallen in de eerste fase (0-10 jaar) kwamen voornamelijk op naam van twee typische begeleiders van open terrein in het bos, namelijk de Ondergrondse Woelmuis en de Bosspitsmuis. Dergelijke soorten bleken ook in oud bos aanwezig te zijn, echter in geringe aantallen.

Evenzo kwamen soorten, die typisch waren voor oud bos, ook voor in de eerste fasen, eveneens in geringe aantallen. De indicatorwaarde van kleine zoogdieren in bepaalde bosstructuren ligt dan ook niet zozeer in het voorkomen ervan, maar eerder in hun frequentie ter plaatse, vergeleken met andere plaatsen. Het voorkomen van een dier, met een duidelijke voorkeur voor een bepaalde bosstructuur, maakt het echter zeer waarschijnlijk met een dergelijke structuur te maken te hebben. Zo wijst bijvoorbeeld de Ondergrondse Woelmuis op ruig begroeide kaalslag en de Hazelmuis op struikgewas. Wat dat betreft ligt het bij indicatorplanten veel duidelijker, terwijl ze bovendien stilstaan. Dieren zijn daarentegen mobiel en kunnen zich tijdelijk ophouden in terrein, dat niet hun voorkeur heeft. Het is interessant om te zien, dat niet alleen bij kleine

zoogdieren, maar ook bij vogels in het begin van de bosontwikkeling een enkele jaren durende piek in de populatiedichtheid optreedt (Johnston & Odum 1956). Kennelijk ontwikkelen zich gedurende korte tijd zeer gunstige leefomstandigheden, die een stijging in aantal en soorten tot gevolg hebben. Bij nader inzien gaat het hier om een situatie waarbij de jonge fase bezig is over te gaan naar de dichte fase. Er ontstaat voor korte tijd een mozaïek van jonge en dichte fasen, oftewel een 'bosrandeffect'. In die situatie is er kennelijk zo'n gunstige combinatie van voedsel (gras, kruiden, insecten, slakken en dergelijke) en schuil- en broedgelegenheid, dat het een tijdelijke sterke vergroting van het aantal dieren mogelijk maakt. Vooral soorten die meerdere eisen stellen aan hun biotoop, wat betreft voedsel en dekking, zullen door deze randeffecten bevoordeeld worden. In dit verband kan men zich afvragen in hoeverre de gegevens over het voorkomen van dieren in cultuurbossen over te dragen zijn op natuurlijke bossen, waar de bosontwikkelingsfasen mozaïekvormig door elkaar liggen, vaak kleiner van oppervlak zijn, het dode hout blijft liggen en randeffecten waarschijnlijk een belangrijke rol zullen hebben gespeeld. Over het algemeen zullen de bevindingen in cultuurbossen in grote trekken overeenstemmen met de situatie in oerbossen. Een mooi voorbeeld hiervan is, in het onderzoek van Kratochvil & Gaisler, de Bosspitsmuis, die een duidelijke voorkeur heeft voor de kapvlakte. In het vijfde proefvak, een bos van 70-80 jaar oud, was de dichtheid al sterk afgenomen. Op een kleine open plek in dat bos, door windworp ontstaan, was het aantal Bosspitsmuizen echter sterk toegenomen, vergeleken met de situatie elders in dat bos. Bij andere dieren zal het in het oerbos weer iets anders liggen. De Rosse Woelmuis bijvoorbeeld heeft een duidelijke voorkeur voor oud bos en verschijnt veel minder in open terrein. Kratochvil & Gaisler (1967) vonden echter dat dit dier op open plekken in het oerbos nog lang aanwezig kon zijn, omdat daar onder de omgevallen bomen voldoende dekking en voedsel gevonden kon worden om nog een tijdje te overleven.

Het zelfde gedrag vertoont *Clethrionomys gapperi*, een Rosse Woelmuis uit Noord-Amerika. Ook deze prefereert oud bos, maar

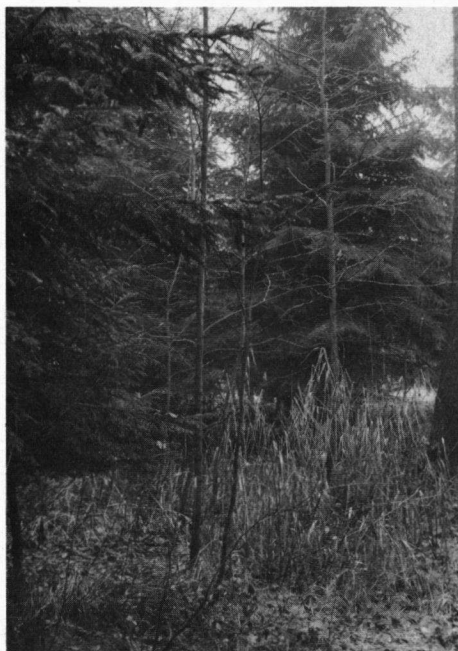
benut de omgevallen bomen op open terrein en verdwijnt pas als die verwijderd zijn (Ream & Gruell 1980). Zo blijkt dus dat een combinatie van factoren bepalend is voor het voorkomen van dieren in het bos. Voedsel is waarschijnlijk de allerbelangrijkste, verder schuilgelegenheid, nestgelegenheid en dergelijke, maar liefst natuurlijk een combinatie daarvan. Een Ree prefereert de combinatie open plek (voedsel) en struikgewas (schuilplaats), de Vos de combinatie open plek (voedsel) en oud bos (hol). Een dier als de Boommarter komt in cultuurbos vooral in de boomfase voor, omdat alleen daar boomholten zijn. In een natuurlijk bos zou hij veel meer van de jonge fase kunnen profiteren, omdat ook daar voedsel voor hem te vinden is (Van Vuure 1983b).

Waarschijnlijk is het mogelijk in het cultuurbos het 'wensenpakket' van zoogdieren in grote lijnen te schetsen, maar zal in een natuurlijk bos blijken, dat er allerlei verfijningen bestaan, die in een cultuurbos zijn vervallen. Daarom zou het interessant zijn na te gaan in hoeverre de bevindingen in het cultuurbos, voorzover het soms schaarse onderzoek ons daarvan iets geleerd heeft, over zijn te brengen op de omstandigheden in een natuurlijk bos. Uiteindelijk hebben de dieren zich in de loop van de evolutie daaraan aangepast.

■ T. van Vuure, Groen van Prinstererstraat 119, 6702 CR Wageningen.

#### LITTERATUUR:

- Bastiaens, H., J. Bruggenkamp, G. Derkman, A. Ebregt, J. Kroes, G. Wijnen (1980): Schaal, bos en samenleving — subgroep bos: vergelijkend ecologisch onderzoek op kapvlakten van verschillende grootte. LH-Bosteelt/Bodemkunde/Vegetatiekunde/Entomologie. Projectverslag Wageningen.
- Brink, F.H. van den (1978): Zoogdierengids. Amsterdam-Brussel.
- Huhta, V. (1976): Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. *Ann. Zool. Fennici*, 13 (1) : 63-80.
- Johnston, D.W. & E.P. Odum (1956): Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, 37 : 50-62.
- Koop, H. (1981): Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: Het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Wageningen..
- Kratochvil, J. & J. Gaisler (1967): Die Sukzession der kleinen Erdsäugetiere in einem Bergwald Sorbetto-Piceetum. *Zoologické Listy*, 16 (4) : 301-324.
- Leitinger-Micoletzky, E. (1940): Die Tiersukzession auf Fichtenschlägen. *Zool. Jahrbuch (Syst.)*, nr. 73 : 467-505.
- Ream, C.H. & G.E. Gruell (1980): Influences of harvesting and residue treatments on small mammals and implications for forest management. In: 'Environmental consequences of timber harvesting in Rocky Mountain coniferous forests'. Symposium Proc., sept. 11-13, 1979, Missoula, Mont. USDA For. Serv. General Technical Report INT-90 : 455-467.
- Thomas, J.W. ed. (1979): Wildlife habitats in managed forests. USDA Forests Service. Agriculture handbook nr. 553.
- Vuure, T. van (1983a): Zoogdieren in bossen — hun niches, hun effecten. (publicatie in voorbereiding).
- Vuure, T. van (1983b): De functionele betekenis van dood hout voor niet-vliegende zoogdieren. *Ned. Bosb. Tijdschrift* 55 (2/3) : 100-105.



Kleine open plekken in naaldbos zijn een biotoop van de Ondergrondse Woelmuis.  
Foto: Rijksinstituut voor Natuurbeheer.