

Weerstand en veerkracht van gemengde bestanden

Plagen, pathogenen, onkruiden, vuur, droogte, sneeuw en wind bedreigen bomen en bossen en kunnen omvangrijke schade veroorzaken. In de winter van 2009 velde de storm Klaus alleen al in de Landes (Zuidwest-Frankrijk), 37,1 miljoen m³ zeeden (Inventaire Forestier National: <http://www.ifn.fr>). Aantasting door een keversoort (*Dendroctonus ponderosae*) veroorzaakte sterfte van vrijwel alle lodgepole dennen (*Pinus contorta*) in een gebied van meer dan 13 miljoen ha in het westen van Canada sinds 1999 (1).

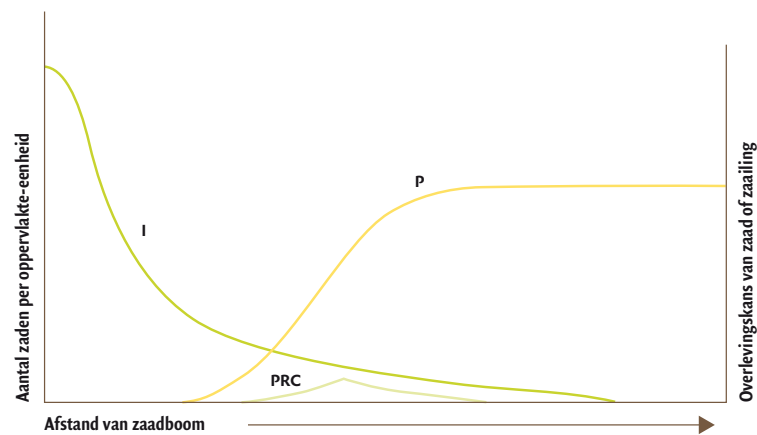
Over het algemeen wordt meer aandacht geschonken aan de impact van dergelijke verstoringen op de biodiversiteit dan omgekeerd. In deze bijdrage zal daarom bekeken worden of boomsoortensamenstelling en -diversiteit van een bosbestand een effect heeft op de weerstand tegen biotische en abiotische stressfactoren.

Een klassiek voorbeeld van de impact van menging op de mate van predatie is het Janzen-Connell model (Fig. 1). In tropische bossen werd vastgesteld dat predatie van zaden en zaailingen aanleiding kan geven tot ruime afstanden tussen individuele bomen van eenzelfde soort (2). De gaten tussen individuen van dezelfde soort, die worden gevuld door andere soorten, zorgen voor een menging van soorten die de impact van herbivoren op verjongende bomen minimaliseert.

Door de lange levensduur van bomen en de trage ontwikkelingstijd van boscystemen komt de meeste informatie over interacties tussen boomsoortmenging en de weerstand tegen biotische en abiotische stressfactoren van (observationale) gevalstudies in één of meerdere bosbestanden (3; 4; 5; 6; 7).

Er bestaan evenwel verschillende overzichten van deze bijzonder heterogene literatuurgegevens (algemeen: 8; insecten: 9; 10; 11, 12; pathogenen: 13; wind: 14). De grondigste overzichten zijn de meta-analyses over de impact van herbivore insecten in al dan niet gemengde bosbestanden (15; 16; 17) die in de volgende paragraaf het meest uitgebreid besproken worden.

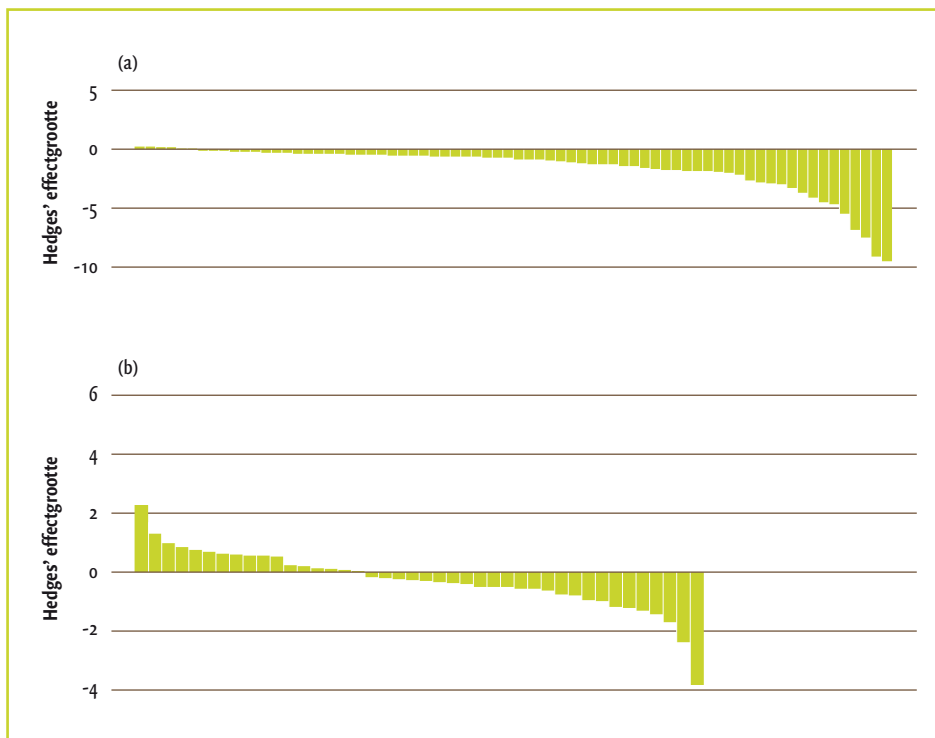
JEAN-CLAUDE GRÉGOIRE



Figuur 1: Het model van Janzen (2), dat de kans weergeeft dat zaden en zaailingen kunnen doorgroeien. Bij toenemende afstand tot de zaadboom neemt de dichtheid van het aantal zaden snel af (I), maar de kans dat een zaad of een zaailing niet wordt aangetast door een herbivoor of pathogeen, neemt toe (P). De combinatie van beide functies resulteert in een grafiek die de vestigingskans (PRC) weergeeft. Deze functie vertoont een optimum bij een bepaalde afstand tot de zaadboom (Bron: Janzen 1970 (2)).

Overzicht van de literatuur

Na analyse van 54 gevalstudies over 30 boomsoorten en 28 insectensoorten, besloten Jactel et al. (15) dat een hoge diversiteit van boomsoorten meestal gepaard gaat met een lagere abundantie van plagen. Een uitbreiding van de meta-analyse tot 119 studies bevestigde de conclusies (16). De uitgebreide studie kon bovendien een duidelijk onderscheid maken tussen sterk gespecialiseerde soorten en generalistische soorten die zich voeden met vele boomsoorten. Menging van boomsoorten bleek vooral de vraat van gespecialiseerde herbivore insecten te reduceren (zie Fig. 2). De analyse toonde ook aan dat de specifieke boomsoorten die aanwezig zijn in de menging, belangrijker zijn dan de boomsoortendiversiteit op zich (zie Branquart & De Keersmaeker p. 6). Vehvilainen et al. (17) bestudeerden vraat op drie boomsoorten in zeven langetermijnexperimenten. Dit onderzoek bevestigde dat de respons van herbivore insecten wordt bepaald door de identiteit van de boomsoorten die aanwezig zijn in een menging, maar toonde ook aan dat verschillende organismegroepen specifiek reageren. In dit onderzoek waren enkel bladmineerders minder talrijk in een menging dan in monospecifieke bestan-



Figuur 2: Overzicht van de effectgroottes van individuele gevalstudies die schade door (a) gespecialiseerde en (b) generalistische herbivore insecten hebben vergeleken in homogene en gemengde bestanden. Negatieve waarden van de effectgrootte stemmen overeen met gevalstudies waarin gemengde bestanden geassocieerd worden met een lagere abundantie van herbivore insecten. Uit de vergelijking van de twee figuren is het duidelijk dat menging een groter effect heeft op gespecialiseerde herbivore insecten dan op generalisten (Bron: Jactel et al. 2007 (16)).

den, en dit voor de drie onderzochte boomsoorten. De respons van de andere organismegroepen was sterk afhankelijk van de boomsoort.

De processen die de weerstand en veerkracht van gemengde bossen bevorderen of verminderen tegen aantasting door herbivore arthropoden, kunnen in drie klassen worden ingedeeld (15):

- In gemengde bestanden zijn bomen die gastheer zijn voor deze organismen, minder bereikbaar door fysieke en chemische barrières. De gastbomen zijn namelijk minder talrijk in gemengde bestanden, ze zijn fysiek of zelfs chemisch (door geuren van andere soorten) 'verstopt' tussen ongeschikte bomen (3; 4).
- Gemengde bossen begunstigen natuurlijke vijanden van herbivore arthropoden, door meer alternatieve gasten of prooien (6), schuilplaatsen en voedsel aan te bieden voor adulten van soorten die als juveniel parasiteren op herbivore arthropoden.
- In gemengde bestanden worden generalistische herbivore arthropoden, die zich voeden met meerdere boomsoorten, begunstigd boven specialistische soorten, omdat gemengde bestanden de mogelijkheid bieden om uit te wijken naar een andere gastboomsoort. Gemengde bestanden kunnen ook alle vereiste gasten aanbieden aan soorten die in de loop van hun levenscyclus meerdere boomsoorten nodig hebben (zie ook Branquart & De Keersmaeker p. 6).

Er blijkt een nauw verband te bestaan tussen boomsoortendiversiteit en aantastingen door pathogene schimmels (13): een hoge boomsoortendiversiteit zou een bos minder vatbaar maken voor deze aantastingen.

De mate waarin wind en vuur schade kunnen toebrengen aan gemengde bestanden hangt af van de intrinsieke stabiliteit die eigen is aan de boomsoort en van het relatieve aandeel van de boomsoorten in de menging (14). Globaal kon geen eenduidige relatie worden vastgesteld tussen een menging van boomsoorten en de weerstand van bosbestanden tegen windval. In sommige gevallen werd geen effect van bijmenging van loofboomsoorten in fijnsparbestanden vastgesteld, terwijl in andere gevallen een bijmenging van 10-20 % loofbomen of douglasspar de stabiliteit van fijnspar met een factor 3 tot 4 deed toenemen.

Kennishiaten en toekomstig onderzoek

Bij het samenstellen van dit beknopte literatuuroverzicht kwam nogmaals naar voren dat allerhande gecorreleerde kenmerken van het bos en de bosbestanden waarin onderzoek werd uitgevoerd, ondubbelzinnige uitspraken over de relaties tussen menging van boomsoorten en de stabiliteit van bossen vertroebelen.

We hopen dat de gecontroleerde, lange termijnexperimenten die recent werden opgestart (zie kaderstuk p. 5) ons zullen toelaten dergelijke ongewenste ruis weg te filteren en meer te weten te komen over het functioneren van homogenen en gemengde bossen. ■