



Referentiebeelden voor natuur



Slankpootvliegen en citizen science • Hoogvliegers onder de **nachtvlinders**

Hoe komt de **Vermiljoenkever** in onze populierenbossen terecht?

Hoogvliegers onder de nachtvlinders

Over de verticale verdeling van nachtvlinders in loofbos

Pieter Vangansbeke, Pallieter De Smedt, Luc Willems, Jan Mertens & Kris Verheyen

Nachtvlinders zijn een soortenrijke insectengroep met een belangrijke functionele rol in loofbossen. Bossen worden gekenmerkt door een grote verticale variatie in levensomstandigheden, wat zou kunnen leiden tot verschillende nachtvlindergemeenschappen op verschillende hoogtes. In dit artikel bespreken we onze bevindingen na een jaar nachtvlinders vangen op verschillende hoogtes op een wetenschappelijke meetoren in het Aelmoeseneiebos in Gontrode. Zijn er hoogvliegers onder de nachtvlinders en hebben die specifieke eigenschappen?



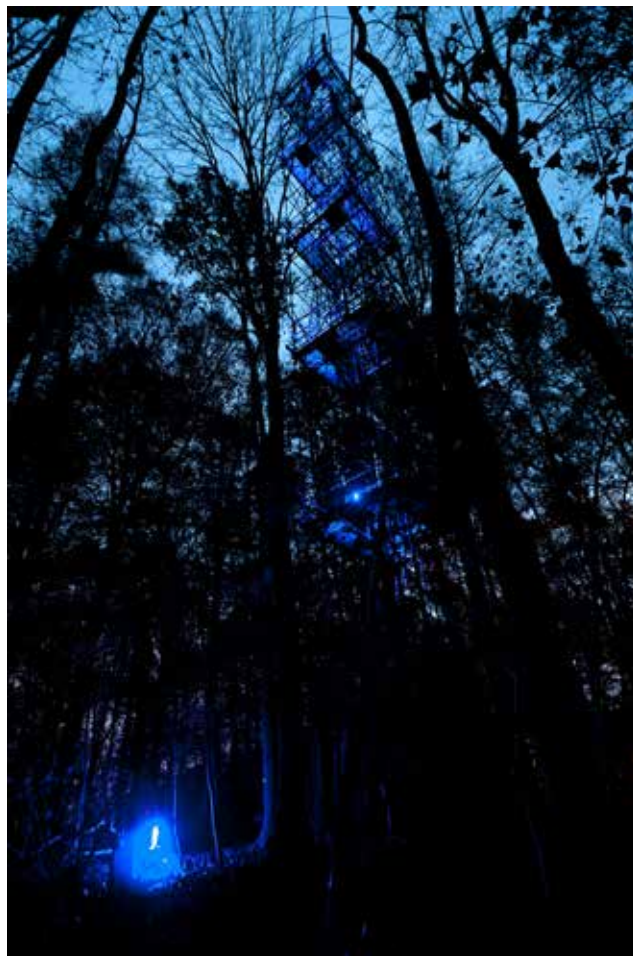
De Meriansborstel *Calliteara pudibunda*, een soort die vaker gevonden werd in de buurt van de bosbodem dan tussen de boomkruinen. (© Vilda/Rollin Verlinde)

Vlinders (Lepidoptera) zijn een erg soortenrijke groep en met ongeveer 180.000 soorten wereldwijd vertegenwoordigen ze ongeveer een tiende van alle gekende insectensoorten (Hahn & Brühl 2016). Dagvlinders zijn over het algemeen goed bestudeerd, maar omvatten maar ongeveer tien procent van alle vlinders (Shields 1989). Nachtvinders kregen minder wetenschappelijke aandacht (Slade et al. 2013) en vormen zo een 'vergeten meerderheid'. Nochtans vervullen ze een sleutelrol in terrestrische ecosystemen als veelvoorkomende herbivoren, als stapelvoedsel voor hogere taxa zoals vleermuizen en vogels en als belangrijke bestuivers. Naast hun ecologische relevantie zijn nachtvinders ook vanuit wetenschappelijk oogpunt erg interessant, omdat ze sterk afhankelijk zijn van de abiotische en biotische omstandigheden in hun omgeving. Bovendien zijn 'macronachtvinders' relatief makkelijk te vangen met licht en smeer en op naam te brengen met hulp van goede literatuur (i.e. dé macronachtvlinder-gids Waring & Townsend 2015) en ondersteuning van de administrators op waarnemingsplatformen zoals waarnemingen.be. De combinatie van deze eigenschappen zorgt ervoor dat nachtvinders potentieel erg geschikt zijn als biodiversiteitsindicatoren (Heink & Kowarik 2010). Het is dus erg nuttig om een gestandaardiseerd monitoringprogramma op te zetten om de trends in nachtvlinderpopulaties op te volgen (Merckx & Slade 2014). Er bestaan al enkele van dergelijke langetermijnmonitoringprogramma's, zoals de Rothamsted Survey in het Verenigd Koninkrijk, die op nationale schaal de achteruitgang van nachtvlinderpopulaties in kaart bracht. De voorbije veertig jaar zijn twee derde van de algemene soorten in het Verenigd Koninkrijk achteruitgegaan, vooral in het zuidelijk deel van het land (Fox 2013).

Nachtvinders, wat met de derde dimensie?

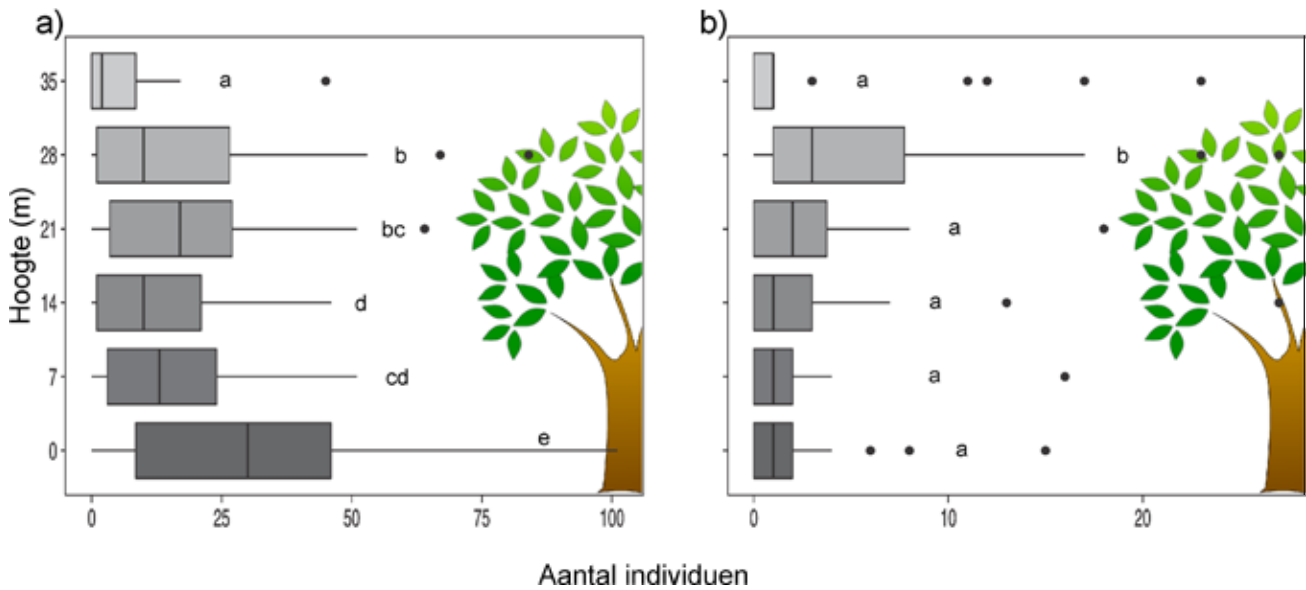
Bossen vormen een belangrijke habitat voor veel nachtvlindersoorten. In tegenstelling tot bijvoorbeeld graslanden vertonen bossen ook een grote verticale structuurvariatie. De kruinlaag in een bos vormt een complexe habitat, gekenmerkt door andere omgevingsomstandigheden dan de bosbodem (Asthen et al. 2015). Boomkruinen vertonen bijvoorbeeld grotere schommelingen in temperatuur en windsnelheid dan de begane grond (Lowman & Rinker 2004). De omstandigheden veranderen echter niet lineair met de hoogte. Landsberg & Gower (1997) beschreven het verticale windsnelheidsprofiel in een bos en vonden de laagste windsnelheden op de bosbodem en tussen de boomkruinen en de hoogste windsnelheden tussen de stammen en boven het bos. Het zijn niet enkel de abiotische omstandigheden die veranderen met de hoogte. We komen kronen van andere struik- en boomsoorten tegen als we verticaal naar boven gaan, de bladoppervlakte en andere bladkarakteristieken veranderen en ook de predatordensiteit varieert met de hoogte (Basset et al. 2003). Deze variërende abiotische en biotische omstandigheden creëren als het ware een matrix van micro-niches langs de verticale gradiënt in bossen. Men kan dus verwachten dat deze niches op verschillende hoogten ook zullen leiden tot andere nachtvlindergemeenschappen.

Tot dusver was er een beperkt aantal studies die dit onderzochten, waarvan het grootste deel in tropisch regenwoud. In de tropen werd verticale gelaagdheid in verschillende mate



Figuur 1. De proefopzet met lichtvallen (blauw schijnsel) op zes verschillende hoogtes (0, 7, 14, 21, 28 en 35 meter hoogte) op de meettoren in het Aelmoeseneiebos. De onderste val werd net naast de toren geplaatst omdat er recht onder de toren een hut met meetapparatuur aanwezig is. Om de week werd met smeer gevangen op dezelfde hoogtes. (© Stephanie Schelfhout)

vastgesteld. Schulze et al. (2001) vonden bijvoorbeeld een verschillende samenstelling van pijlstaarten (Sphingidae) en spinneruilen (Erebidae) in de kruinlaag in vergelijking met het grondniveau in Borneo. Brehm (2007) vond in Costa Rica dat spinneruilen dominant waren in de kruinlaag, terwijl spanners (Geometridae) meer voorkwamen in de kruinlaag. Tropisch regenwoud wordt echter gekarakteriseerd door een sterke gelaagdheid en de aanwezigheid van veel epifyten die bloeien in de kruinlaag, iets wat in gematigde bossen veel minder het geval is. In gematigde bossen zijn studies over gelaagdheid van nachtvlindergemeenschappen heel beperkt. Thomas (1996) vond hogere aantallen nachtvinders tussen de boomkruinen dan erboven in New Brunswick in Canada. Hirao et al. (2009) vonden een hogere soortenrijkdom op de begane grond dan in de kruinen in gematigde bossen in Japan, maar toonden ook aan dat de kruinen een afzonderlijke gemeenschap herbergden. In de enige studie uit Europa onderzochten Hacker & Müller (2008) de gelaagdheid van nachtvinders in bossen in Beieren en ze vonden geen aanwijzingen voor afzonderlijke nachtvlindergemeenschappen of van specifieke soorten die een grotere hoogte verkiezen. In hun onderzoek vergeleken ze echter enkel het grondniveau met het onderste deel van de kruinlaag (max. 20 meter) en geen tussenliggende of hogere hoogtes.



Figuur 2. Aantal individuen van nachtvinders op de verschillende bemonsterde hoogtes, met behulp van (a) lichtvallen en (b) smeer. Boxplots die binnen een deelfiguur dezelfde letter delen zijn niet significant verschillend. De verticale zwarte lijn geeft de mediaan van het aantal individuen op elke hoogte weer, de randen van de box telkens het 25 en 75 percentiel zodat de box de range van 50% van de data omvat. De horizontale lijnen geven de redelijke grenzen van het bereik weer. Wwaarnemingen buiten dit bereik worden weergegeven als zwarte punten.

In onze studie onderzoeken we de volledige verticale verdeling van macronachtvlinders in een gematigd bos door middel van jaarrond vangen van nachtvinders. We gebruiken hiervoor twee vangtechnieken (lichtvallen en smeer) om twee verwachtingen te toetsen: er is een duidelijke gelaagdheid van nachtvlindergemeenschappen in gematigde bossen en de verticale verdeling is niet willekeurig en kan gelinkt worden aan soortspecifieke eigenschappen (bv. een hoger aandeel van meer mobiele families zoals uilen (Noctuidae) in de kruinlaag).

Opzet van de studie

Meettoren in het Aelmoeseneibos

Deze studie werd uitgevoerd in het Aelmoeseneibos in Gontrode, een oud gemengd loofbos van 28,5 hectare, dat minstens sinds de 13de eeuw onafgebroken bos is geweest (Vanhellemont & Verheyen 2011). Het bos is eigendom van de Universiteit Gent en wordt ingezet voor tal van onderzoeken. Tussen augustus 2014 en oktober 2015 werden wekelijks nachtvinders gevangen op het grondniveau en op een meettoren op 7, 14, 21, 28 en 35 meter hoogte (Figuur 1). De toren bevindt zich in een wetenschappelijke zone die omwille van het onderzoek erg extensief beheerd wordt. Het is een dicht, gemengd bestand met een vrij sterke verticale gelaagdheid en de dominante bomen rond de toren zijn ongeveer negentig jaar oud en dertig meter hoog. Zomereik *Quercus robur*, Beuk *Fagus sylvatica*, Gewone es *Fraxinus excelsior*, Gewone esdoorn *Acer pseudoplatanus* en Japanse lork *Larix kaempferi* komen in de onmiddellijke nabijheid voor. De bedekking van bomen en struiken in een straal van drie meter rond de vallen varieerde sterk per hoogte, van ongeveer 7% op de bosbodem tot 32%, 27%, 62%, 56% (respectievelijk 7, 14, 21 en 28 meter) en 0% (35 meter). De hoogste concentratie aan bladbiomassa is terug te vinden in de zone van 21 tot 28 meter hoogte (boomkruinen). De toren bevindt zich op ongeveer zeventig meter van de

dichtstbijzijnde bosrand. De temperatuur werd over dezelfde periode elke vijf minuten gemeten op elke hoogte.

Bemonstering van nachtvinders

Nachtvlinders werden afwisselend met smeer en licht gevangen. Elke techniek werd om de twee weken gebruikt, zodat er elke week een vangstavond was. Bij vangstavonden met licht werden zes lichtvallen gebruikt, één op elke hoogte. De gebruikte lichtvallen waren van het Skinnertype en maakten gebruik van een 15 Watt actinic UV-lamp. Elke val werd op een witte houten plaat van 1 m² geplaatst om neerwaartse lichtstraling te beperken. De lampen werden telkens een uur voor zonsondergang aangestoken en de vallen werden een uur voor zonsopgang gelegd. Alle macronachtvlinders werden verzameld, gedetermineerd en opnieuw vrijgelaten. Elke andere week werd een smeermengsel van wijn en suiker gebruikt (verhouding 50/50). Op elke hoogte werden twee halve boomstammen met een lengte van 50 cm opgehangen en een half uur voor zonsondergang besprenkeld met het smeermengsel. Om het uur werden daarna drie controlerondes uitgevoerd waarbij alle macronachtvlinders in potjes verzameld werden en op naam gebracht. Na de drie controlerondes werden alle nachtvinders opnieuw vrijgelaten.

Dataverwerking

Met behulp van statistische modellen werd getest of het aantal individuen, de soortenrijkdom en -diversiteit van nachtvinders verschilde tussen hoogtes. Op dezelfde manier werden ook familiespecifieke effecten getest voor de drie families met meer dan 200 individuen en soortspecifieke effecten voor vijftien soorten met meer dan vijftig waarnemingen. We voerden ook een multivariate analyse uit (Principale Component Analyse) om de verticale verspreiding van soortgemeenschappen visueel voor te stellen. Hiervoor werden de data van twee maanden samengevoegd om de interpreteerbaarheid van de

figuur te vergroten. Voor meer informatie over de statistische methoden verwijzen we graag naar De Smedt & Vangansbeke et al. (2019).

Waar vliegen nachtvlinders in het bos?

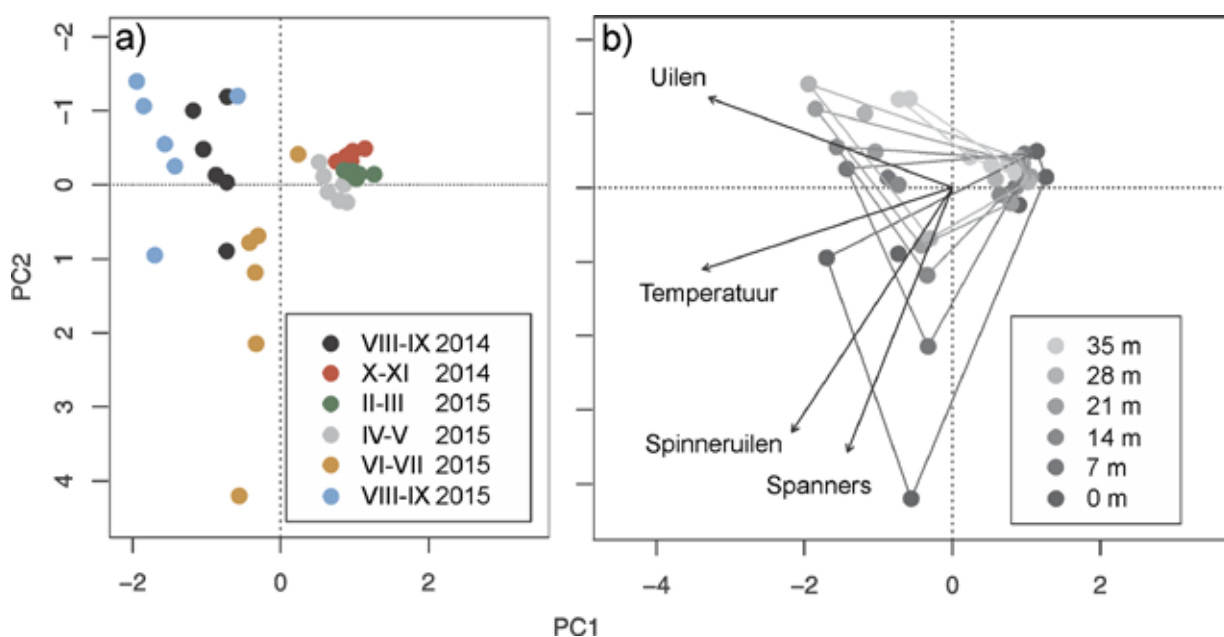
In totaal ving we 3.250 macronachtvlinders en 198 soorten uit tien families. 85% van de individuen werd met behulp van licht gevangen en 15% met smeer. Uilen en spanners waren de meest voorkomende families met respectievelijk 59% en 26% van de individuen, gevolgd door spinneruilen (8%). Andere families omvatten minder dan 5% van de individuen. We ving 36 soorten maar een keer (18% van de soorten) en 29 soorten slechts twee keer (15%). Met smeer ving we grotendeels een deelverzameling van de soorten die we met licht ving, slechts zeven soorten werden exclusief met smeer gevangen, ten opzichte van 148 soorten die exclusief met licht gevangen werden.

Verticale verdeling van nachtvlinders

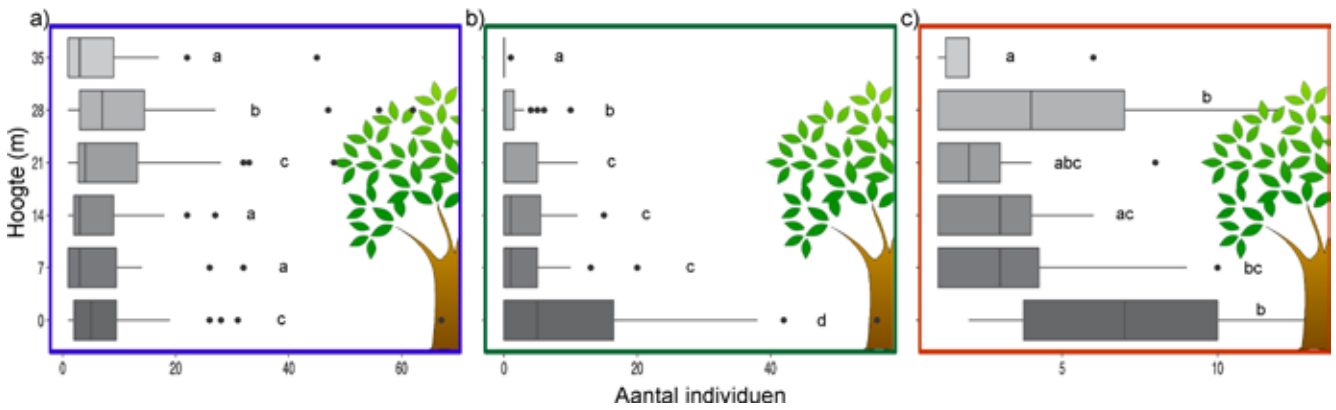
Met lichtvallen werden de meeste nachtvlinders gevangen op de begane grond, met ook een hoog aantal op 21 en 28 meter hoogte. Op zeven en veertien meter was het aantal nachtvlinders lager dan in onderliggende en bovenliggende lagen. Boven de boomkruinen, op 35 meter hoogte, was het aantal nachtvlinders beduidend lager dan op alle andere bemonsterde hoogtes (**Figuur 2a**). Smeervangsten vertoonden een verschillend patroon, met een significant hoger aantal nachtvlinders op 28 meter en een beduidend lager aantal op alle andere hoogtes (inclusief de begane grond) (**Figuur 2b**). Voor het aantal soorten en macronachtvlinderdiversiteit werd een gelijkaardig patroon gevonden. Onze resultaten tonen dus duidelijk aan dat boomkruinen in bossen een belangrijk habitat vormen voor macronachtvlinders, ook al was het totale aantal nachtvlinders groter op het grondniveau. In het algemeen komen onze bevindingen goed overeen met de meeste studies in de tropen.

In Europa vonden Hacker & Müller (2008) een veel hoger aantal soorten op het grondniveau in Duitse bossen in vergelijking met hogere lagen. De bemonstering in de hoogte in hun studie was echter min of meer vergelijkbaar met het derde niveau in onze studie (14 meter), namelijk net onder de kruin, waar wij ook het laagste aantal individuen vonden. Het volledige verticale patroon uit onze studie is uniek, maar wel in lijn met andere studies uit gematigde streken die enkel een vergelijking tussen twee hoogtes maakten (Hacker & Müller 2008, Hirao et al. 2009, Thomas 1996).

De multivariate analyse met behulp van een zogenaamde ordinarie (**Figuur 3**) toonde een duidelijk effect van seizoen en hoogte aan op de samenstelling van nachtvlindergemeenschappen. Elk datapunt in de figuur stelt de nachtvlindergemeenschap van een bepaalde periode op een bepaalde hoogte voor. Hoe dichter twee punten bij elkaar liggen, hoe gelijkaardiger de samenstelling van die twee gemeenschappen is. De variatie in gemeenschappen tussen bemonsteringsperiodes is duidelijk te zien op de horizontale as van de figuur (**Figuur 3a**). Gemeenschappen uit dezelfde maanden (datapunten met zelfde kleur) liggen in horizontale richting dichter bij elkaar dan gemeenschappen uit een andere periode. Er zijn dus grote verschillen in nachtvlindergemeenschappen tussen verschillende seizoenen. Op de verticale as is een duidelijk onderscheid te zien tussen nachtvlindergemeenschappen van verschillende hoogtes (**Figuur 3b**). De gemeenschappen van eenzelfde hoogte zijn verbonden met een lijn en liggen verticaal gerangschikt volgens hoogte (0 meter onderaan). Ondanks de grote variatie van de gemeenschap over de seizoenen, vinden we dus ook duidelijke verschillen in de gemeenschappen tussen verschillende hoogtes. Er is dus sprake van een verticale gelaagdheid van nachtvlindergemeenschappen. Hoe groter de verticale afstand tussen bemonsteringspunten, hoe groter het verschil in de samenstelling van de nachtvlindergemeenschap. Het valt verder ook op dat de variatie



Figuur 3. Multivariate voorstelling van nachtvlindergemeenschappen per vangstperiode en per hoogte. (a) Kleur groepeert de datapunten van eenzelfde vangstperiode. (b) Lijnen van verschillende grijs tinten groeperen de datapunten van eenzelfde hoogte. De pijlen geven meer info over de samenstelling van de gemeenschap. Meer uitleg omtrent de interpretatie van de figuur vind je in de tekst.



Figuur 4. Voorkomen van (a) uilen (blauw), (b) spanners (groen) en (c) spinneruilen (rood) volgens de hoogte. Boxplots die binnen een figuur dezelfde letter dragen verschillen niet significant.

tussen verschillende hoogtes sterk verschilt afhankelijk van de periode, met grotere variatie tussen verschillende hoogtes in de zomer (juni-september) en een kleiner hoogte-effect in de lente (februari-mei) en herfst (oktober-november) (Figuur 3a). Dit betekent dus dat de verticale gelaagdheid van nachtvlindergemeenschappen voornamelijk optreedt in de zomer, als de bomen volledig in blad staan, maar niet in de vroege lente of late herfst, als de bomen grotendeels kaal zijn. Ten slotte werd ook geanalyseerd wat de achterliggende reden kan zijn van de verschillen in gemeenschappen tussen seizoenen en hoogtes door het plotten van temperatuur en nachtvlinderfamilie als pijlen op de ordinatie (Figuur 3a). Een datapunt dat meer in de richting van een temperatuur of een bepaalde familie ligt, heeft een hogere temperatuur en een hoger aandeel van soorten van die familie. Temperatuur valt grotendeels samen met de seizoensvariatie langs de horizontale as, terwijl de verschillen tussen hoogtes langs de verticale as vooral gerelateerd lijken te zijn met het aandeel uilen en spanners.

Hoogtevrees, een familietrekje?

Uit de verschillen tussen gemeenschappen blijkt dus een mogelijk effect van familie op de verticale verspreiding. Als we de gevonden patronen per familie afzonderlijk in detail bekijken vinden we inderdaad grote verschillen. Uilen, de meest voorkomende familie in onze studie, werden vaakst gevangen op 28 m, dan op 21 m en vervolgens op de begane grond. Op 7 m, 14 m en boven het bos (35 m) waren uilen minder talrijk (Figuur 4a). Dit patroon was erg verschillend voor spanners, die veruit het meest gevangen werden op de bosbodem en steeds minder op grotere hoogte (Figuur 4b). Het voorkomen van de spinneruilen lag ergens tussenin, met een piek op de bosbodem en tussen de kruinen en met minder individuen tussen en boven deze lagen (Figuur 4c). Zoals we hierboven al suggereerden (Figuur 3), hebben uilen dus een voorkeur voor de boomkruinen (28 m hoogte), ook al werd er nog steeds een significant deel van de soorten op het grondniveau gevonden (een hoge mate van gelaagdheid). Spanners daarentegen werden haast exclusief op het grondniveau gevangen (een lage mate van gelaagdheid). Deze verschillen zijn ook interessant om te beschouwen in functie van onze verwachting dat de verticale verdeling afhangt van soorteigenschappen; verschillende families hebben ook verschillende eigenschappen. Over het algemeen hebben uilen een hogere borststuktemperatuur en stevigere vleugels. Dit kan

een indicatie zijn dat de verticale verdeling van nachtvlinders geen random proces is, maar afhangt van mobiliteitskenmerken. Dat resulteert dan in verschillen tussen families, waarbij families met kenmerken duidend op een hogere mobiliteit meer voorkomen op grotere hoogte.

Soortspecifieke patronen: hoogvliegers en laagvliegers

We onderzochten de soortspecifieke patronen voor de vijftien meest voorkomende soorten (Figuur 6). Dit waren negen soorten uilen (blauwe kader op de figuur), vier soorten spanners (groene kader) en een soort van de slakrupsvlinders (gele kader) en de spinneruilen (rode kader). Uilen vertoonden de sterkste verschillen tussen soorten. Sommige soorten zoals de Haarbos *Ochropleura plecta* (Figuur 5) en de Kooluil *Mamestra brassicae* waren talrijker tussen de boomkruinen dan op de begane grond. De aantallen van enkele andere soorten uilen zoals de Puta-uil *Agrotis puta*, de Zwarte c-uil *Xestia c-nigrum* en zeker de Bosbesuil *Conistra vaccinii* namen min of meer af met de hoogte boven de bosbodem. Ten slotte waren er enkele uilensoorten zoals de Huismoeder *Noctua pronuba* en de Bruine herfstuil *Agrochola circellaris* wiens aantallen relatief constant waren op elke hoogte. Voor spanners waren de resultaten meer consistent met drie van de vier soorten die meest gevonden werden op de bosbodem en verminderden in aantal met de hoogte. Enkel de Voorjaarsdwergspanner *Eupithecia abbreviata* leek niet echt een voorkeur te hebben voor een specifieke hoogte. De Slakrup *Apoda limacodes* en de Meriansborstel *Calliteara pudibunda* tot slot kwamen meest voor op de bosbodem en namen af in aantal richting de boomkruinen.

Achterliggende redenen: een tipje van de sluier

Verschiedende auteurs hebben de onderliggende mechanismen achter de verticale verdeling van nachtvlinders besproken. Vier invloedrijke factoren worden beschreven: abiotische omstandigheden zoals temperatuur (Hacker & Müller 2008), het voedingsgedrag van de rupsen (Brehm 2007), het voedingsgedrag van volwassen nachtvlinders (Ashton et al. 2005) en het ontwijken van predatoren (Schulze et al. 2001). Om zekerheid te hebben over deze achterliggende mechanismen is meer specifiek onderzoek nodig. Door onze patronen op familie- en soortniveau te beschouwen kunnen we toch al een zeker inzicht krijgen in deze vier mechanismen.

Op zoek naar de warmste plekken?

Voor de abiotische omstandigheden onderzochten we de relatie met klimatologische omstandigheden op verschillende hoogtes met het voorkomen van de vaakst gevangen soorten. Op elk platform hadden we temperatuursensoren en uit de metingen blijkt dat op grondniveau de gemiddelde temperatuur heel licht (0,33 °C) maar significant lager was dan in de andere strata (De Smedt & Vangansbeke et al. 2019). Soorten met een hogere borststuktemperatuur hebben over het algemeen een hogere mobiliteit (Rydell & Lancaster 2000) en zijn gevoeliger aan lage temperaturen (Heinrich & Mommsen 1985). Gemiddeld hebben uilen een veel hogere borststuktemperatuur dan spanners en de hogere aantallen uilen in de kruinlaag zouden dus gedreven kunnen zijn door thermofiel gedrag: mogelijks zoeken de mobiele uilen de boomkruinen op vanwege het warmere microklimaat. Hacker & Müller (2008) definieerden thermofiele soorten in hun studie en van onze meest gevonden soorten was enkel de Voorjaarsdwergspanner een thermofiele soort. In vergelijking met andere spanners had deze soort een relatief hoge voorkeur voor de kruinlaag, wat dus ook gerelateerd zou kunnen zijn aan de gunstigere klimatologische omstandigheden. Ook het seizoenseffect, met een sterkere gelaagdheid in de zomermaanden, kan gerelateerd worden aan een grotere variatie in abiotische omstandigheden als de bomen volledig in blad staan (kouder op de bosbodem).

Het voedsel van de rups

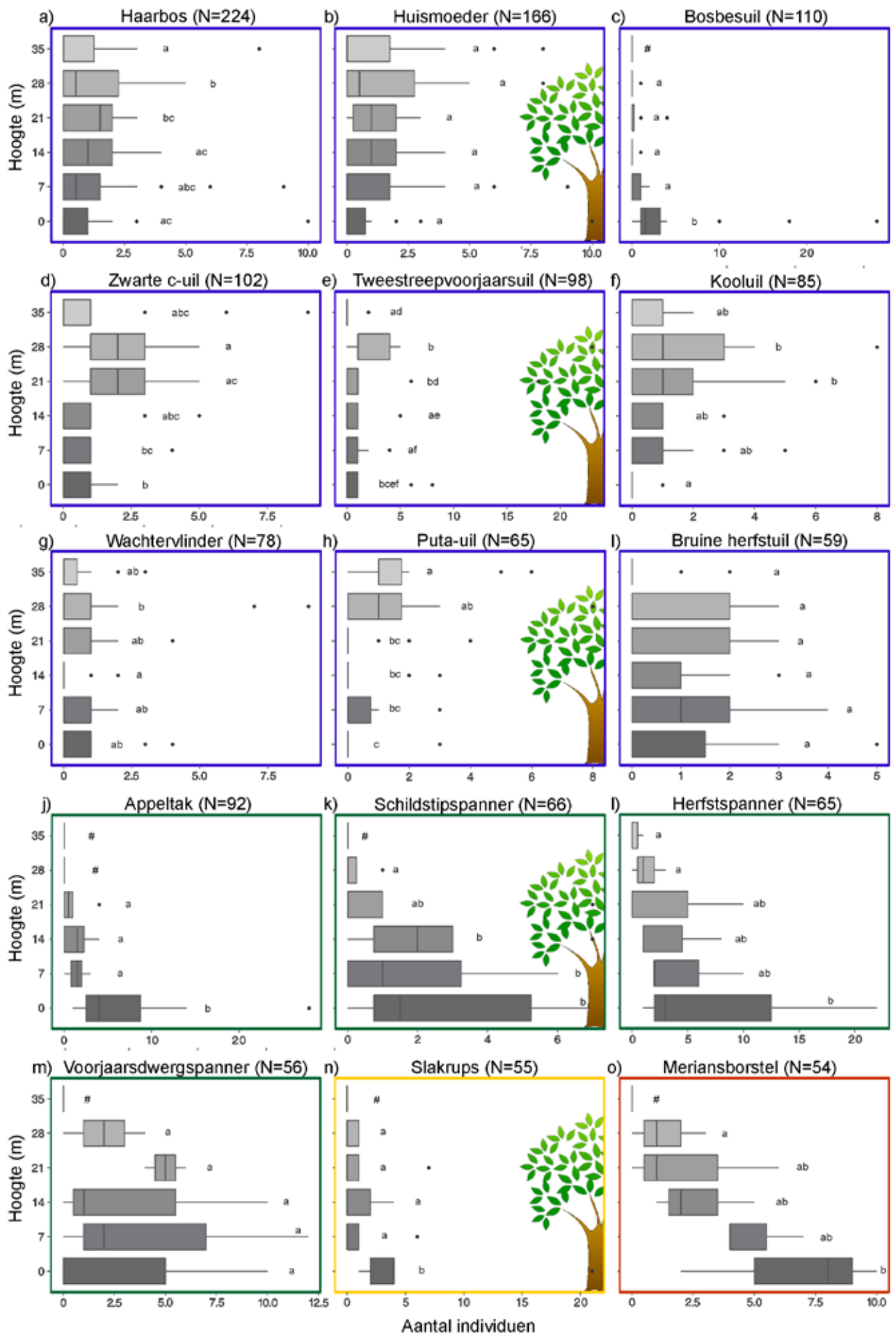
Voor het voedingsmechanisme van de larven keken we naar de waardplantvoorkeuren van de vijftien meest voorkomende soorten. De rupsen van vier soorten, allemaal behorend tot de familie van de uilen, hadden als waardplant kruiden en grassoorten die niet verbonden zijn met boshabitat en deze vier soorten werden meest gevonden in de kruinlaag. De negen andere soorten, behorend tot vier families, hadden waardplanten die sterk gebonden zijn aan bossen, vaak loofbomen. Het blijkt dus dat voedingsgedrag van rupsen een invloed kan hebben op verticale verspreiding, waarbij nachtvlindersoorten die voeden op niet-bosplanten vaker voorkomen in hogere lagen. Hoogstwaarschijnlijk hangt dit meer samen met de dispersie van die soorten, die min of meer toeristen zijn en over het bos heen trekken (Kato et al. 1995).

Het voedsel van de vlinder

Voor het voedingsgedrag van adulten splitsten we soorten op in soorten die zich niet voeden als adult en soorten die zich wel voeden. Uit een studie van Slade et al. (2013) bleek dat soorten die zich voeden als adult een grotere mobiliteit vertoonden door een hogere energievoorraad. Twee van onze meest voorkomende soorten voeden zich niet als adult (Meriansborstel en Slakrups) en deze soorten hadden inderdaad een sterke voorkeur voor het grondniveau.



Figuur 5. De Appeltak (links) is een typisch voorbeeld van een laagvlieger, een soort die in bossen vooral in de buurt van de bosbodem gevonden wordt. De Haarbos (rechts) daarentegen is een hoogvlieger en wordt vooral tussen de boomkruinen gevonden. (© Vilda/Bert Willaert)





Figuur 7. De Slakrups voedt zich niet als adult en komt hoofdzakelijk voor nabij de bosbodem. (© Vilda/Bert Willaert)

Ontsnappen aan roofdieren

In verband met het vermijden van predatoren als mechanisme werden heel interessante patronen van interactie met vleermuizen beschreven in de literatuur (Speakman & Rydell 2003). Predator-prooi relaties kunnen echter erg complex zijn en we hebben onvoldoende gegevens om het verspreidingspatroon van nachtvinders te relateren met predatie door vleermuizen. Een proefopzet met een gelijktijdige inventarisatie van nachtvinders en vleermuizen op verschillende niveaus of een gedetailleerd onderzoek naar de voedingsgewoonten van vleermuizen op verschillende hoogtes zou kunnen helpen om de interacties tussen predator en prooi te verduidelijken en de mogelijke invloed op verticale gelaagdheid van nachtvinders.

Conclusie

Deze studie is de eerste die macronachtvlinders langs de volledige verticale gradiënt onderzocht in gematigde loofbossen, van de bodem tot boven de boomkruinen. Onze resultaten tonen aan dat er ook in gematigde bossen een gelaagdheid kan zijn van nachtvinders en dat deze patronen niet willekeurig zijn, maar ten minste deels verklaard kunnen worden door bepaalde eigenschappen zoals de mobiliteit van soorten. Daardoor ontstaan opvallende verschillen tussen families met een verschillende lichaamsbouw. Het is belangrijk om te benadrukken dat deze resultaten afkomstig zijn van een gevalstudie in een gemengd, vrij sterk gelaagd loofbos en daarom dus niet zomaar te veralgemenen naar andere bossen en bostypes. Onze resultaten waren wel robuust over het volledige jaar, dus is het realistisch om aan te nemen dat minstens in gelijkende bossen een dergelijke verticale verspreiding zal optreden.

Verder onderzoek in naaldbossen, in gelijkjarige bossen en in bossen met een meer open structuur is nodig om te bestuderen of dit ook meer algemeen van toepassing is. Die kennis kan ook helpen bij het formuleren van beheeraanbevelingen voor nachtvinders. Uit onze studie blijkt dat het voorkomen van een dichte, gelaagde bosstructuur ook een positief effect zou kunnen hebben op de verticale nachtvinderdiversiteit. Voor behoud van nachtvinders en andere organismen in boomkruinen kan het dus zeker een meerwaarde zijn om in delen van het bos een extensief beheer te voeren met grote bomen en volledige kroonsluiting tot gevolg.

Verticale verspreidingspatronen kunnen ook een invloed hebben op monitoring van soorten, omdat traditionele inventarisaties enkel gebeuren met lichtvallen op het grondniveau (zie ook De Smedt et al. 2016). Sommige soortengroepen, zoals uilen, zijn hierdoor waarschijnlijk ondervertegenwoordigd, omdat een relatief groter aandeel van de populatie voorkomt tussen de boomkruinen en omdat ze minder sterk aangetrokken worden tot lichtvallen dan spanners en spinneruilen (Merckx & Slade 2014).

Verskillende mechanismen om de verticale gelaagdheid te verklaren zijn beschreven en het is mogelijk dat een combinatie van die factoren de geobserveerde patronen veroorzaakt. We moedigen toekomstige studies aan die de onderliggende mechanismen van verticale stratificatie kunnen verduidelijken, zoals een hervangstonderzoek om verticale mobiliteit te bepalen, studies die eigenschappen van nachtvinders langs een verticale gradiënt in meer detail onderzoeken om variatie binnen en tussen soorten te bepalen en ecologische studies die meer licht werpen op voedingsgedrag van nachtvinders en de interactie met predatoren.

Figuur 6. Aantal individuen van de vijftien meest gevangen nachtvinders op de verschillende bemonsterde hoogtes. De grafieken zijn gerangschikt volgens familie: uilen (blauw), spanners (groen), slakrupsen (geel) en spinneruilen (rood). Tussen haakjes wordt steeds het totaal aantal (N) gevangen individuen weergegeven. Hashtags (#) geven aan dat de soort op die hoogte niet gevonden werd. Boxplots die binnen een deelfiguur dezelfde letter delen zijn niet significant verschillend. De verticale zwarte lijn geeft de mediaan van het aantal individuen op elke hoogte weer; de randen van de box telkens het 25 en 75 percentiel. De horizontale lijnen geven de redelijke grenzen van het bereik weer. Waarnemingen buiten dit bereik worden weergegeven als zwarte punten.

SUMMARY

Vangansbeke P., De Smedt P., Willems L., Mertens J. & Verheyen K. 2019. Vertical distribution of macro-moths in a deciduous forest. *Natuur.focus* 18(1): 10-18. [in Dutch]

We sampled macro-moths on a weekly basis for 14 months on a tower in an ancient deciduous forest in Belgium. Light and bait traps were used at ground level and at 7, 14, 21, 28 and 35 m height in the forest. We analysed total moth abundance along the vertical gradient and distribution patterns of individual species and families, using generalised linear mixed-effects models. We demonstrated a strong vertical stratification, resulting in distinct moth communities at different heights. The observed patterns were non-random, but related to specific response traits of the species. Notably, we found large differences between families; whereas Geometridae-moths were much more abundant at ground level, Noctuidae showed a preference for both the ground level and the canopy layer. Comparing species-specific patterns within families revealed strong differences between species. We welcome future research to further document vertical stratification patterns and unravel the different underlying mechanisms.

DANKWOORD

We willen graag uitdrukkelijk Rani Bracke en Warre Schauwvlieg bedanken, die in het kader van hun masterthesis meehielpen met een groot deel van het veldwerk en dataverwerking. Verder gaat onze dank uit naar Kris en Filip Ceunen (ontwerp van smeer- en lichtvallen), prof. Kathy Steppe (klimaatgegevens toren) en naar de talrijke vrijwilligers die meehielpen met vangen en determineren (o.m. Bart Van Camp, Bram Sercu, Hanne Van Beneden, Maarten Vangansbeke & Sanne Van Den Berge). Ten slotte willen we Dirk Maes en Lander Baeten bedanken voor de constructieve commentaren op een eerdere versie van dit artikel.

AUTEURS

Pieter Vangansbeke en Pallieter De Smedt namen samen het voortouw in dit onderzoek, beiden zijn postdoctoraal onderzoeker aan het Labo Bos & Natuur met als focus bosbeheer, -ecologie en microklimaat (Pieter) en functionele biodiversiteit van gelededpotigen in bossen (Pallieter). Luc Willems is technicus aan het Labo Bos & Natuur, met een passie voor insecten en vogels. Kris Verheyen en Jan Mertens zijn professoren bos- en natuurbeheer, verbonden aan het Labo Bos & Natuur van de Universiteit Gent.

CONTACT

Pieter Vangansbeke en Pallieter De Smedt
 Labo Bos & Natuur, Universiteit Gent, Geraardsbergsesteenweg 267,
 9090 Melle-Gontrode
 E-mail: pietervangansbeke@ugent.be en pallieter.desmedt@ugent.be

REFERENTIES

Ashton L.A., Nakamura A., Basset Y., Burwell C.J., Cao M., Eastwood R. et al. 2015. Vertical stratification of moths across elevation and latitude. *Journal of Biogeography* 43: 59-69. Doi: 10.1111/jbi.12616.

Basset Y., Eastwood R., Sam L., Lohman D.J., Novotny V., Treuer T. et al. 2013. Cross-continental comparisons of butterfly assemblages in rainforests. Implications for biological monitoring. *Insect Conservation and Diversity* 6: 223-233.

Brehm G. 2007. Contrasting patterns of vertical stratification in two moth families in a Costa Rican lowland rain forest. *Basic and Applied Ecology* 8: 44-54.

De Smedt P., Schauwvlieg W., Vangansbeke P. & Van Camp B. 2016. Nachtvliedinventarisatie in bos: nadenken over inventarisatiemethodes. *Natuur.focus* 15(1): 37-38.

De Smedt P., Vangansbeke P., Bracke R., Schauwvlieg W., Willems L., Mertens J. et al. 2019. Vertical stratification of moth communities in a deciduous forest in Belgium. *Insect Conservation and Diversity* 12: 121-13

Fox R. 2013. The decline of moths in Great Britain: a review of possible causes. *Insect Conservation and Diversity* 6: 5-19.

Hacker H. & Müller J. 2008. Stratification of 'macro-Lepidoptera' in northern Bavarian forest stands dominated by different tree species. *Canopy Arthropod Research in Europe. Basic and Applied Studies from the High Frontier. Bioform Entomology*, Nuremberg, Germany.

Hahn M. & Brihl C. 2016. The secret pollinators: an overview of moth pollination with a focus on Europe and North America. *Arthropod-Plant Interactions* 1: 21-28. doi:10.1007/s11829-016-9414-3.

Heinrich B. & Mommson T. P. (1985) Flight of winter moths near 0°C, *Science*, 228, 177-179.

Hirao T., Murakami M. & Kashizaki A. 2009. Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecological Research* 24: 263-272. doi:10.1007/s11284008-0502-4.

Heink U. & Kowarik I. 2010. What criteria should be used to select biodiversity indicators? *Biodiversity and Conservation* 19: 3769-3797.

Kato M., Inoue T., Hamid A.A., Nagamitsu T., Merdek M., Ben Nona et al. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Researches on Population Ecology* 37-59. doi:10.1007/BF02515762.

Landsberg J.J. & Gower S.T. 1997. 3 - Canopy architecture and microclimate BT. *Applications of physiological ecology to forest management*, in: *Physiological Ecology*. Academic Press, San Diego, USA. doi:https://doi.org/10.1016/B978-012435955-0/50003-0.

Lowman M.D. & Rinker H.B. 2004? *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, USA.

Merckx T. & Slade E.M. 2014? Macro-moth families differ in their attraction to light: implications for light-trap monitoring programmes. *Insect Conservation and Diversity* 7: 453-461.

Rydell J. & Lancaster W.C. 2000. Flight and thermoregulation in moths were shaped by predation from bats. *Oikos* 88: 13-18.

Schulze C.H., Linsenmair K.E. & Fiedler K. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology* 153: 133-152.

Shields O. 1989. World numbers of butterflies. *Journal of the Lepidopterists' Society* 43: 178-183.

Slade E.M., Merckx T., Riutta T., Beber D.P., Redhead D., Riordan P. et al. 2013. Life- history traits and landscape characteristics predict macro-moth responses to forest fragmentation. *Ecology* 94: 1519-1530. doi:10.1890/12-1366.1.

Speakman J.R. & Rydell J. 2003. Avoidance behaviour of bats and moths: when is it predator defence? *Oikos* 88: 221-223.

Thomas A.W. 1996. Light-trap catches of moths within and above the canopy of a northeastern forest. *Journal of the Lepidopterists' Society* 50: 21-45.

Vanhellemont M. & Verheyen K. 2011. *Bos onder de loep. 40 jaar onderzoek in het Aelmoeseiebos*. Academia Press, Gent.