

Dood hout en tonderzwammen als minibiotopen voor insecten

Leen Moraal

TREFWOORDEN

Bosbeheer, bosinsecten, boomsoorten, houtpaddenstoelen, kweeksystemen

Entomologische Berichten 74 (1-2): 28-41

Dood hout vervult een sleutelrol in het bosesysteem. Het is een opslagmedium voor water en nutriënten en veel bosorganismen zijn er op een of andere manier aan gerelateerd. Dood hout kan op allerlei manieren aanwezig zijn: als staande of liggende dode bomen, als afgevalen takken en schors, als stobben en dode wortelstelsels, en in levende bomen in de vorm van dode takken, dode stamdelen en wanden van boomholtes. De afbraak van dood hout vindt primair plaats door schimmels. Insecten spelen ook een rol, maar zij maken vooral gaten en gangen die een goede toegangspoort vormen voor schimmels en bacteriën waardoor het afbraakproces wordt versneld. Verzwakte en dode bomen zijn ook een substraat voor paddenstoelen, die op hun beurt een minibiotop vormen voor een specifieke entomofauna. Bij een onderzoek in Nederland werden maar liefst 23 zwametende en predatore keversoorten uit de echte tonderzwam gekweekt, waaronder algemene maar ook zeldzame soorten. Er werd zelfs een voor de wetenschap nieuwe soort eiparasitoïd, *Cleruchus polypori*, in de zwammen aangetroffen, een mooie illustratie hoe weinig bekend minibiotopen kunnen zijn.

Inleiding

Levende bomen hebben specifieke chemische afweerstoffen en fysische eigenschappen. Deze zijn ook nog aanwezig bij bomen die net dood zijn. Daarom zijn insecten die in vers dood hout leven vaak specifiek (monofaag of oligofaag) voor een boomsoort of genus. Schimmels en bacteriën breken deze specifieke stoffen uiteindelijk af, waardoor het hout geschikt wordt voor meer generalistische (polyfage) insectensoorten. Schimmels zijn de primaire afbrekers van het hout maar insecten zijn onlosmakelijk met deze schimmels verbonden. Veel insecten transporteren schimmels in hun gangen omdat ze daarvan afhankelijk zijn. Met de opeenvolging van verteringsstadia vindt dus binnen de insecten een opeenvolging plaats van monofage en oligofage naar polyfage soorten. Daarbij verschuift de successie van houtafbraak van boomsoort naar de schimmelsoorten, zoals de bruinrot- en witrotschimmels. Bij sterk verteerd hout beginnen de fauna's van de verschillende boomgenera op elkaar te lijken. Als eerste verschijnen de bastkevers (Scolytinae) die zich in de eiwitrijke bast ontwikkelen. Ze zijn vaak boomsoort of boomgenus specifiek en bezitten een goed dispersievermogen om nieuwe verzwakte of pas dode bomen te vinden. Sommige boktorsoorten (Cerambycidae), prachtkevers (Buprestidae) en houtwespen (Sirecidae) behoren ook tot de eerste bezoekers waarbij sommigen verzwakte bomen om zeep helpen (Moraal & Roskams 2010). Andere boktorsoorten en houtkevers (Anobiidae) zijn weer karakteristiek voor latere stadia in de afbraak (Köhler 2000). Dankzij de diepborende insecten krijgen bacteriën en schimmels toegang tot het kernhout. De schimmels zijn voedsel voor insectenlarven zoals ambrosiakevers (Scolytinae) en schimmelmugies (Mycetophilidae). Op hun beurt zijn al deze houtbewonende insecten weer een voedselbron voor natuurlijke vijanden zoals sluipwespen en carnivore roofkevers zoals de bruine tandkever, *Uleiota planata* (Linnaeus) (figuur 1), en de bloedrode kniptor, *Ampedus*

sanguineus (Linnaeus) (figuur 2). In de molmfase verschijnen bepaalde soorten blasprietkevers (Scarabaeidae), kniptorren (Elateridae), slakken (Gastropoda), pissebedden (Isopoda), mijten (Acarina), springstaarten (Collembola) en aaltjes (Nematoda).

Tot enkele decennia geleden was dood hout zeer schaars in onze bossen. Vrijwel al het gekapte hout werd gebruikt, waardoor nauwelijks dode bomen in de opstanden aanwezig waren. Stormhout van naaldbomen werd in de regel geruimd als fytosanitaire maatregel om bastkeverplagen van de letterzetter, *Ips typographus*, en de dennenscheerder, *Tomicus piniperda*, te voorkomen (Moraal & Roskams 2010). Hierdoor bleef het aanwezige dood hout beperkt tot stobben, dode takken in de boomkronen en 'kapafval'. Maar tegenwoordig wordt de belangrijke ecologische rol van dood hout in het bosbeheer onderkend. In Nederland zagen we een toename in de hoeveelheid dood hout in de bossen van enkele m³ per ha begin jaren '80 tot meer dan 10 m³ per ha in het begin van de 21^e eeuw. De hoeveelheid dood hout in beheerde bossen is een fractie van die van natuurlijke bossen, waarin gemiddelde hoeveelheden van 100-200 m³ per ha heel normaal zijn (Dirkse et al. 2006, Jagers op Akkerhuis et al. 2005, Wijdevén et al. 2010).

Naast de hoeveelheid dood hout, bepaalt vooral de verschijningsvorm ervan de diversiteit aan organismen die eraan gebonden is. De boomsoort, staand of liggend dood hout, de zonexpositie en het verteringsstadium bepalen in hoge mate de levensgemeenschappen die zich in dood hout ontwikkelen (Harmon et al. 1986). De cijfers over aantallen bosgebonden soorten die afhankelijk zijn van dood hout variëren nogal. Dit heeft onder meer te maken met de relatief geringe kennis die hierover is opgebouwd. Volgens diverse auteurs in Schuck (2005) is ongeveer 20-25% van de bossoorten in Europa afhankelijk van dood hout. In Nederland is naar schatting 40% van de totale bosfauna gebonden aan dood hout (Siepel 1992).



1. De bruine tandkever, *Uleiota planata*, jaagt op kleine insecten achter de loszittende schors van pas dode bomen. Foto: Theodoor Heijerman

1. The beetle *Uleiota planata* is feeding on small insects behind the loose bark of recent dead trees.



2. Larven van de bloedrode kniptor, *Ampedus sanguineus*, zijn carnivoren en leven van andere insecten in vermolmd hout. Foto: Theodoor Heijerman

2. Larvae of the click beetle, *Ampedus sanguineus*, are carnivores and eat other insects in course wood.

Verteringsstadia van dood hout

Naast de toevoer aan nieuw dood hout bepaalt de verterings-snelheid hoeveel dood hout in de tijd aanwezig is. De verte-ringssnelheid is afhankelijk van een complex van factoren zoals boomsoort, omvang, oriëntatie en expositie (staand of liggend, zonnig of beschermt), de luchtvochtigheid en de aanwezigheid van houtaantastende organismen.

De afbraak van dood hout doorloopt een aantal stadia die elk gekenmerkt worden door specifieke eigenschappen van het dood hout en daardoor hun eigen gemeenschappen kennen van schimmels, insecten, etc. De afbraak van dood hout vindt voornamelijk plaats door schimmels. Insecten spelen ook een rol, maar zij zijn qua afbraakvolume van mindere betekenis. Maar sommige soorten zoals de bruine grootoogboktor, *Arhopalus rusticus* (Linnaeus), en het vliegend hert, *Lucanus cervus* (Linnaeus), kunnen generaties lang in een boom leven tot deze geheel geconsumeerd is. De gaten en gangen die door insecten gemaakt worden vormen echter wel een goede toegangspoort voor schimmels waardoor het afbraakproces versnelt.

Naarmate het hout verder verteert begint het langzaam in te zakken en neemt het volume ervan af. Vaak maakt een

vers gevallen dood boom niet volledig contact met de grond door de aanwezigheid van dikke takken. Wanneer deze takken hun sterkte verliezen maakt de stam meer en meer contact met de grond, waardoor de vochtigheid van het hout toeneemt en de afbraak versnelt (Wijdeven et al. 2010).

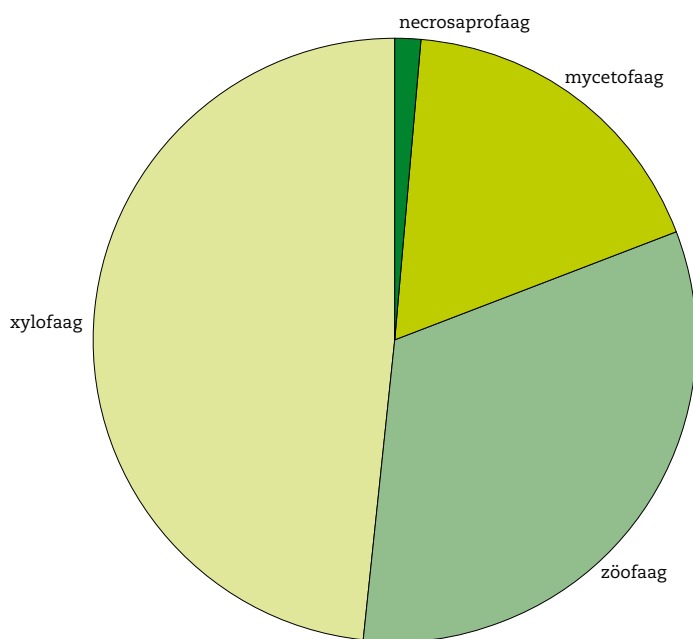
Aangezien dood hout een steeds veranderend substraat is, zijn de habitatcondities voor verschillende soorten telkens van tijdelijke aard en treedt er een duidelijke successie op van organismen die gestuurd wordt door de verteringsstadia van het hout.

Naast het verteringsstadium is ook de verschijningsvorm van belang. Staande dode bomen vertonen veel grotere gradienten in temperatuur en vochtigheid, waardoor hun kwaliteit als habitat voor allerlei organismen sterk verschilt van liggend dood hout (Similä et al. 2003). Uiteindelijk vallen staande dode bomen om, of fragmenteren ze geleidelijk. De tijd voordat een staande dode boom omvalt is onder andere afhankelijk van de verteringsnelheid die gerelateerd is met boomsoort (tabel 1) en de diameter. Bij een gemiddelde diameter op borsthoogte (dbh) van 20 cm, blijft een dode beuk (*Fagus*) of berk (*Betula*) ongeveer tien jaar staan, een grove den (*Pinus sylvestris*) of fijnspar (*Picea*

Tabel 1. Verteringssnelheden voor verschillende boomsoorten uitgedrukt als de tijd die nodig is om 90% van het volume te verteren voor dood hout met een diameter van meer dan 10 cm. Bron: Wijdeven et al. 2010

Table 1. Wood decomposition rate for different tree species expressed in the time needed for the decomposition of 90% of the dead wood volume with a diameter more than 10 cm. Source: Wijdeven et al. 2010

Verteringssnelheid / decomposition rate	Boomsoorten / tree species	Verteringstijd (jaren) / decomposition time (years)
Snel	Beuk (<i>Fagus</i>), Wilg (<i>Salix</i>), Douglas (<i>Pseudotsuga</i>), Berk (<i>Betula</i>), Fijnspar (<i>Picea</i>), Haagbeuk (<i>Carpinus</i>), Lijsterbes (<i>Sorbus</i>)	10 tot 50
Matig	Amerikaanse vogelkers (<i>Prunus serotina</i>)	15 tot <100
Langzaam	Els (<i>Alnus</i>), den (<i>Pinus</i>)	25 tot >100
Zeer langzaam	Linde (<i>Tilia</i>), eik (<i>Quercus</i>)	25 tot >150



3. Verdeling over voedingsstrategieën van dood hout kevers in Nordrhein-Westfalen (Duitsland). Bron: Köhler 2000

3. Distribution of feeding strategies of dead wood beetles in Nordrhein-Westfalen (Germany). Source: Köhler 2000

abies) twintig jaar en een eik (*Quercus*) daar tussenin. Verder is ook het (micro)klimaat van belang. Hoe droger de staande stam blijft, des te trager verloopt de afbraak en de staande dode boom dus langer blijft staan. Voor het optimaal functioneren van het boscossysteem is het van belang dat zowel staand als liggend dood hout in verschillende verteringsstadia min of meer permanent beschikbaar is in ruimte en tijd (Wijdeven et al. 2010).

Dood hout als voedselbron voor insecten

Dood hout is een voedselbron voor een groot aantal soorten houtverterende en schimmelende insecten en hun predatoren. Ze zijn xylobiont (in hout levend) maar die term geldt ook voor sommige lieveheersbeestjes (Coccinellidae) en loopkevers (Carabidae) die dood hout gebruiken voor beschutting of overwintering. Dieren die voor een deel van hun levenscyclus obli-gaat afhankelijk zijn van dood hout, worden saproxyle soorten genoemd. Van de saproxyle kevers is bijna de helft xylofaag (hout- en bastetend). Andere belangrijke groepen zijn zöofaag (predatoren) of mycetofaag (schimmelers). Een klein gedeelte

leeft van aas of afvalstoffen en is necro- of saprofaag (figuur 3).

Uit tabel 2 blijkt dat er grote verschillen bestaan tussen de verschillende boomgenera. Den en eik staan aan de top maar veel andere genera scoren laag. Op eik leven de meeste monofage soorten (n=84). Daarna volgen den, fijnspar, beuk, etc. Bijna alle boomgenera hebben wel een aantal monofage soorten en het is dan ook belangrijk om bomen van verschillende geslachten in het aanbod van dood hout te hebben. Echter, kleine hoeveelheden substraat zullen geen levensvatbare populaties herbergen (Jonsell et al. 1998).

Stobben van afgezaagde bomen komen in de natuur niet voor, en hun geschiktheid als bron voor doodhoutinsecten is, zeker als de stobben laag zijn, beperkt. Ze kunnen door hun gladde snijvlak te nat worden of op zonnige kapvlaktes juist uitdrogen (figuur 4). Stobben op zonnige plekken, zoals op kapvlaktes, zijn pas waardevol als ze een diameter van meer dan 50 cm hebben. Deze grotere stobben hebben dankzij hun gunstige oppervlak/inhoud verhouding een kleinere kans op uitdroging (Schmitt 1992). Daarnaast dragen stobben bij kaalkap niet bij aan een ruimtelijke en temporele continuïteit, omdat bij kaalkap de volgende stobben pas bijvoorbeeld 80 jaar later gemaakt worden. Dus alleen goede migreerders kunnen dan stobben gebruiken, dit geldt niet voor een selectieve uitkap waarbij met zekere regelmaat enkele bomen worden verwijderd. Toch zijn in stobben naast algemene soorten als wortelboktor, *Spondylis buprestoides* (Linnaeus), en bruine grootoogboktor, *Arhopalus rusticus* (Linnaeus), zeldzame soorten als vliegend hert, lederboktor, *Prionus coriarius* (Linnaeus), en kortsprietboktor, *Asemum striatum* (Linnaeus), te vinden.

De geschiktheid van dood hout voor insecten wordt hoofdzakelijk bepaald door de boomsoort, de hoeveelheid en dimensies van het dode hout en de verdeling daarvan in ruimte en tijd. Sommige insecten zijn gebonden aan dun hout. Maar dik dood hout biedt, mede omdat het minder snel uitdroogt, een gevarieerder en stabielere milieu voor een breder scala aan organismen (Jagers op Akkerhuis et al. 2006).

Bij een onderzoek door Alterra in 2004, werd dood hout van zomereik (*Quercus robur*) en grove den (*Pinus sylvestris*) van vroege en late verteringsstadia van twee locaties Garderen/Staverden en Amerongen verzameld, in afgesloten kistvallen gelegd en uitgekweekt (figuur 5).

Uit tabel 3 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 (>25.000) 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. Deze kleine mugjes zijn slechte vliegers en houden van schaduw (Moraal et al. 2005). Het verschil in

Tabel 2. Specifieke (en niet-specifieke) kevers van dood hout in Niedersachsen. Bron: Bücking 1998

Table 2. Specific (and non-specific) dead wood beetles in Niedersachsen. Source: Bücking 1998

Boomgenus / tree genus	Specifieke (en niet-specifieke) kever- soorten in Niedersachsen (Duitsland) / Specific (and non-specific) beetle spe- cies in Niedersachsen (Germany)
Den (<i>Pinus</i>)	55 (209)
Eik (<i>Quercus</i>)	84 (490)
Populier (<i>Populus</i>)	14 (251)
Iep (<i>Ulmus</i>)	10 (185)
Berk (<i>Betula</i>)	9 (243)
Fijnspar (<i>Picea</i>)	24 (206)
Wilg (<i>Salix</i>)	?
Esdoorn (<i>Acer</i>)	2 (151)
Es (<i>Fraxinus</i>)	7 (81)
Jeneverbes (<i>Juniperus</i>)	4 (10)
Prunus (<i>Prunus</i>)	?
Els (<i>Alnus</i>)	4 (219)
Beuk (<i>Fagus</i>)	18 (367)
Lariks (<i>Larix</i>)	3 (39)
Linde (<i>Tilia</i>)	7 (157)
Zilverspar (<i>Abies</i>)	10 (82)
Haagbeuk (<i>Carpinus</i>)	2 (125)
Kastanje (<i>Aesculus</i>)	?
Hazelaar (<i>Corylus</i>)	?
Vuilboom (<i>Rhamnus</i>)	?



4. Kleine stobben van afgezaagde bomen hebben een beperkte geschiktheid voor insecten. Foto: Leen Moraal

4. Small tree stumps from felled trees have a limited importance for the development of arthropods.

soortensamenstelling tussen zomereik en grove den verschilt significant per locatie. Het effect van de boomsoort wordt dus mede bepaald door typische, locatie gebonden soorten op beide locaties. Als we naar de totale aantallen individuen kijken scoort zomereik, met uitzondering voor de Hymenoptera, veel hoger dan grove den, ongeacht de verschillende verteringstadia.

Bij ons onderzoek hebben we aanwijzingen verkregen dat, onder invloed van meer dood hout in het bos, de ecologie verschuift naar soorten die minder mobiel zijn. Gemiddeld zijn van soorten met goede dispersie in de bossen met weinig dood hout, significant meer soorten en hogere aantallen individuen

gevonden. Dit lijkt mooi te kloppen met de verwachting dat soorten met goede dispersie geen nadeel ondervinden van grotere 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 dood hout snel kan worden ingenomen door soorten met geringe dispersie. Daarnaast zijn mobiele soorten zoals bastkevers vaak specifiek, omdat ze strikt gebonden zijn aan pas dode bomen en steeds op

Tabel 3. Aantallen soorten en families per orde gekweekt uit stammen van zomereik en grove den.

Table 3. Number of species and families per insect order reared from trunks of oak and pine.

Orde	Aantal soorten / number of species		Unieke soorten / unique species		Gemeenschappelijke soorten in eik en den / Combined number of species of <i>Quercus</i> and <i>Pinus</i>	Totaal aantal individuen in eik en den (in ca. 2 m ³) / Total amount of individuals in <i>Quercus</i> and <i>Pinus</i> (in ca. 2 m ³)
	Eik <i>Quercus</i>	Den <i>Pinus</i>	Eik <i>Quercus</i>	Den <i>Pinus</i>		
Kevers Coleoptera	48	31	29	12	19	511
Muggen en vliegen Diptera	24	20	11	7	13	26.461
Sluipwespen/mieren Hymenoptera	18	17	9	8	9	623
Miljoenpoten Diplopoda	6	5	1	0	5	1.233
Duizendpoten Chilopoda	3	4	0	1	3	49
Pissebedden Isopoda	2	2	0	0	2	636
Oorwormen Dermaptera	0	1	0	1	0	5
Totaal	101	80	50	29	51	29.267



5. Onderzoek aan insecten in dood hout met 'kistvallen'. (a) Stamstukken werden in kistvallen gelegd die met een deksel werden afgesloten. (b) Vangbekers zijn aan bodem en deksel gemonteerd, aan de zijanten zitten ventilatieopeningen afgedekt met fijnmazig doek. Foto: Leen Moraal

5. Research on wood inhabiting insects with wooden box traps. (a) Pieces of trunks were placed in wooden boxes which were closed. (b) Trap devices were placed on top and bottom of the box. Ventilation openings on each side were covered with fine meshed cloth.

zoek moeten naar geschikt broedmateriaal. Voor soortenlijsten en ecologische achtergronden van soorten wordt verwezen naar Moraal et al. (2005).

Een aanzienlijk deel van de insectendiversiteit is gekoppeld aan specifieke minbiotopen die ontstaan in dood hout en de organismen zoals houtpaddenstoelen die daarop groeien. Ook de sterke fragmentatie en het geïsoleerd voorkomen van bossen is een belangrijke limiterende factor voor de verspreiding van entomofauna, te meer omdat verterend hout een tijdelijk substraat is. Als een soort zich op een locatie heeft gevestigd kan die zich alleen duurzaam een plaats verwerven als er in ruimte en tijd voldoende geschikt vestigingssubstraat aanwezig is. Natuurlijk bos wordt gekenmerkt door een hoge continuïteit, het kent een eeuwenlange ononderbroken bosgeschiedenis waarbij steeds een groot aanbod aan dood hout en oude bomen aanwezig is. In dergelijke bossen komen dan ook bijzondere gemeenschappen van insecten en paddenstoelen voor.

In vergelijking met natuurlijke bossen vormen beheerde bossen vaak een woestijn voor organismen die van dood hout afhankelijk zijn. Een toename van dood hout heeft in vrijwel alle gevallen direct een positief effect door versterking van de aanwezige populaties en vestiging van nieuwe soorten. Maar een plotselinge sterke verhoging van het aandeel dood hout heeft weinig zin, omdat op korte termijn alleen de niet bedreigde soorten met een goed verspreidingsvermogen profiteren. De opbouw van de hoeveelheid dood hout is daarom meer een lange termijn opgave om een evenwichtige verdeling in verticeringstadia en een spreiding in diktes van dood hout te bewerkstelligen. In bossen waar lange tijd weinig dood hout aanwezig is geweest, is een geringer effect van een flinke toevoer aan dood hout te verwachten dan in bossen waar een grotere continuïteit in dood hout is geweest (Jagers op Akkerhuis et al. 2006, Moraal 2005).

Na een zware storm kan plotseling een enorm aanbod van (deels) ontwortelde en afgeknapt bomen ontstaan. De bosbeheerder moet dan op grond van economische en ecologische

aspecten de afweging maken om het stormhout te ruimen of het te laten liggen. Na de storm van januari 2007 is in de Boswachterij Nunspeet een onderzoek naar deze aspecten uitgevoerd. Daarbij werden stamstukken van grove den verzameld en in kistvallen gelegd (figuur 5) (Oosterbaan et al. 2009). Uit de kistvallen kwamen grote aantallen dennenscheerders, *Tomicus piniperda* (Linnaeus), met name uit de stammen van zonbeschenen percelen met veel stormhout. In schaduwrijke percelen met weinig stormhout was deze soort veel minder aanwezig. De dennenscheerder heeft kennelijk voorkeur voor de warme stormvlaktes boven de koele percelen met weinig stormhout dat in de schaduw van staande bomen ligt. Opvallend was ook het massaal voorkomen van de thermofiele blauwe dennenprachtkever, *Phaenops cyanea* (Fabricius) (figuur 6), die ook vooral op de zonbeschenen percelen met veel stormhout voorkwam. De soort is nog maar sinds 1997 in Nederland aanwezig (Moraal 2008).

Van de reuzenhoutwesp, *Urococcus gigas* (Linnaeus) (figuur 7), werd één exemplaar uitgekweekt. Dit is een 4 cm grote wesp met een lange legboor. De eitjes worden meer dan een centimeter diep in het hout afgezet van vers dode naaldbomen. Dit insect inoculeert het hout zelf met de sparrenkorstzwam, *Amylostereum chailletii*. De larven maken lange gangen diep in het hout, hun natuurlijke ontwikkeling duurt 2-3 jaar. De adult is van juni tot augustus actief, het is een druk bewegend insect dat luid zoemend en onregelmatig vliegt. In Nederland is deze soort in naaldbossen plaatselijk algemeen.

De timmer- of dennenboktor, *Acanthocinus aedilis* (Linnaeus) (figuur 8), werd ook uit de kistvallen gekweekt. De extreem lange antennes van het mannetje zijn wel vijf keer zo lang als het lichaam. De larve leeft in vers dood hout zoals pas omgewaaid en gevelde dennenbomen. De soort is sterk achteruitgegaan en is tegenwoordig beperkt tot de Veluwe en Limburg. De achteruitgang heeft mogelijk te maken met het feit dat er tegenwoordig veel minder dennenplantages en kapvlaktes van dennen zijn.

Aan de randen van de stormvlakte met liggende dennen werden regelmatig volwassen exemplaren van de rode



6. Na de storm van 2007 kwam de blauwe dennenprachtkever, *Phaenops cyanea* (Fabricius), massaal voor in stammen van grove dennen. Foto: Ad Sonnemans
6. After the storm of 2007, the buprestid *Phaenops cyanea* (Fabricius) reached high densities in the trunks of Scots pine.



7. De reuzenhoutwesp, *Urocerus gigas*, legt de eitjes diep in de stam. Met diepborende insecten krijgen schimmels en bacteriën toegang in het hout. Foto: Holger Gröschl
7. The wood wasp *Urocerus gigas* lays its eggs deep inside the trunk. Deep boring insects facilitate fungi and bacteria to enter the wood.

smalboek, *Corymbia rubra* (Linnaeus) (figuur 9), in de vegetatie aangetroffen (Oosterbaan et al. 2009).

Uit het onderzoek kwam verder naar voren dat in percelen met 'veel stormhout' grotere aantallen dennenscheerders, blauwe dennenprachtkevers en sluipwespen voorkwamen, vergeleken met percelen met 'weinig stormhout'. Dit fenomeen kan veroorzaakt zijn door een soort magneetwerking door het grote aanbod van stammen. Daarnaast zullen op deze zonbeschenen stormvlaktes, warmteminnende soorten zoals de blauwe dennenprachtkever het beter doen dan in een koel beschaduwde perceel. Na een verdere vertering van het hout zal de komende jaren ter plekke een geheel andere entomofauna ontstaan. De specifieke chemische plantstoffen die bij levende bomen voorkomen, zijn ook nog aanwezig bij stervende en pas dode bomen. Deze chemische stoffen verschillen per boomsoort en bepalen voor een deel, welke insecten er in de dode boom kunnen leven. Bastkevers en prachtkevers komen alleen in een vroeg verteringsstadium voor. Ze leven van de voedselrijke bast die maar korte tijd beschikbaar is. In de loop van jaren dringen vele andere insectensoorten het hout binnen en vindt er

een opeenvolging plaats van insecten en andere ongewervelden. In de gevelde bomen zal zich een voedselweb van bastkevers, predatoren, sluipwespen, schimmels en schimmeleters ontwikkelen. Het is een kwestie van eten en gegeten worden en daarmee een basis voor een grote biodiversiteit (Oosterbaan et al. 2009).

Dood hout en paddenstoelen

In Nederland en Vlaanderen komen rond de 5000 soorten paddenstoelen voor waarvan ruim een kwart gebonden is aan bomen. De meeste houtpaddenstoelen zijn saprophyten en leven van dood hout. Nog geen honderd soorten staan te boek als parasiet; deze soorten kunnen levende gastheren binnendringen en voedingsstoffen ontnemen zodat de boom verzwakt of afsterft. Sommige parasieten, zoals de echte tonderzwam, *Fomes fomentarius*, kunnen na de dood van de gastheer nog een tijd op het dode hout voortleven (necrotrofe parasieten) (figuur 11). De meeste parasieten zijn zwakteparasieten en tasten in de regel geen gezonde bomen aan. Houtpaddenstoelen hebben



8. De timmerboktor, *Acanthocinus aedilis*, kan op dennenstammen worden aangetroffen, maar is vanwege zijn goede camouflaage moeilijk te zien. Foto: Theodoor Heijerman

8. The longhorn beetle *Acanthocinus aedilis* can be found on trunks of pine trees, but it is hard to find because of its camouflaage.

een sleutelfunctie in de afbraak van dood hout en daarmee in de recycling van voedingsstoffen. De laatste decennia is de hoeveelheid dood hout in onze bossen sterk toegenomen. Veel houtpaddenstoelen zijn om die reden in aantal toegenomen, maar het gaat vooralsnog vooral om algemeen voorkomende soorten. Voor de vestiging van meer zeldzame soorten zijn andere eisen nodig. Er ligt nog te weinig dood hout van grote dimensies en ook oude, slecht groeiende, misvormde of aftakelende bomen ontbreken veelal. Veel zeldzame paddenstoelsoorten behoren tot de groep van de kernhoutrotters van loofbomen en van soorten die op groot dood hout groeien. Vele soorten zijn boomsoortspecifiek en staan overal in Europa op rode lijsten (Arnolds & Van Ommering 1996).

Naast in hout levende kevers wordt in Scandinavië het voorkomen van bijzondere houtpaddenstoelen, maar ook mossen en korstmossen, gebruikt voor het aanwijzen van natuurreservaten (Nitare 2000). Voor België en Nederland is een lijst met indicatorsoorten van houtpaddenstoelen op beuk opgesteld. Veel soorten komen niet of nauwelijks voor op plaatsen met weinig dood hout of oude bomen. Van een aantal soorten staat vast dat ze kenmerkend zijn voor natuurlijke bossen elders in Europa. Deze lijst kan gebruikt worden bij het evalueren van bosbeheer (Walley & Veerkamp 2005). Voor Europa zijn 21 soorten zwammen vastgesteld als indicatorsoorten voor natuurlijke beukenbossen (Christensen et al. 2004). De tonderzwam staat niet op deze lijst omdat die in veel landen te algemeen is. In Nederland werd de echte tonderzwam tot 1970 slechts sporadisch gevonden (Van der Laan 1972). Sindsdien neemt de soort gestaag toe (Arnolds & Van den Berg 2001) (figuur 12).

Entomofauna van de echte tonderzwam

Uit de literatuur is bekend dat zich in de echte tonderzwam een heel specifieke entomofauna kan ontwikkelen. Zo zijn in Zweden uit de echte tonderzwam zestien keversoorten gekweekt waarvan zes soorten zich uitsluitend in deze zwam ontwikkelen (Komonen 2003). Zwammen op bomen zijn in het algemeen onbekende minihabitats. Vooral in Nederland is nog nauwelijks onderzocht welke soorten in (welke) zwammen voorkomen. Dikke dode bomen zijn in Nederland nog niet zeer algemeen en de daaraan gebonden zwammen zijn dan ook relatief zeldzaam. Nog zeldzamer zijn insecten die in die zwammen leven. Pas als er genoeg dood hout is met voldoende zwammen, maken deze insecten een kans. Hun aanwezigheid en ruimtelijke verspreiding zou een bewijs kunnen zijn, dat het dood hout beleid in Nederland z'n vruchten afwerpt. Dit was de reden voor een oriënterend onderzoek naar het voorkomen van insectensoorten in bossen met veel dode beuken verspreid in Nederland. Daarbij werd specifiek gezocht naar insecten die leven in de echte tonderzwam. Deze zwam is een zwakteparasiet, die zich vestigt op verzwakte levende bomen, vooral berk en beuk. Na het afsterven van de boom kan de tonderzwam nog jarenlang nieuwe vruchtlichamen vormen. De vruchtlichamen kunnen wel 15 jaar oud worden en vormen een specifieke habitat voor verschillende soorten insecten en zijn daarmee een ecosysteem op zichzelf (figuur 11, tabel 4).

Tegenwoordig komt de echte tonderzwam vrij algemeen voor op de hogere zandgronden, in Zuid-Limburg en in de duinen (Nauta & Vellinga 1995). Op kleigronden is de soort zeer



9. De rode smalbok, *Corymbia rubra*, ontwikkelt zich in dennenhout.
Foto: Leen Moraal
9. The longhorn beetle *Corymbia rubra* develops in pine wood.

zeldzaam. In recente jaren is er sprake van een exponentiële toename (figuur 12). De tonderzwam is in Nederland dus pas recent weer talrijk en tamelijk verspreid aanwezig. De sterke toename van de tonderzwam is een gevolg van het veel minder verwijderen van zwakke oude bomen en dood hout dan vroeger. Schimmelsporen die met de wind wegwaaien kunnen over grote afstanden nieuwe verzwakte bomen of dood hout koloniseren. Omdat er vaak weinig dood hout in de juiste fase voor de ontkieming van de sporen in het bos aanwezig is, zijn veel schimmels, ondanks hun goede dispersiemogelijkheden, toch zeldzaam.

Verzamelen van vruchtlichamen

Onze onderzoeksvraag was of geassocieerde insecten, tonderzwammen op nieuwe locaties kunnen vinden om ze te koloniseren. Een ruimtelijke isolatie zou namelijk een rol kunnen spelen bij een goede dispersie van zwamsporen maar bij een slechte of matige dispersie van insecten. Hiertoe werden in een oriënterend onderzoek in juli 2006, totaal 68 tonderzwammen van dode beuken op zeven locaties verzameld. Het betrof locaties die bekend staan om de aanwezigheid van flinke aantallen oude, stervende en afgestorven beukenbomen: Wolfhezerbos te Wolfheze (Ge), Weversbergen bij Dieren (Ge) in Nationaal Park Veluwezoom, Dassenberg in Kroondomein te Apeldoorn (Ge) (figuur 13), Gortelse Bos bij Gortel in Kroondomein (Ge), Landgoed Elswout bij Haarlem (NH), 's-Graveland (NH) en Pijpebrandje in het Speulderbos (Ge).

Er werden minimaal twee zwammen per boom verzameld op minder dan 2 m hoogte. De zwammen hadden de volgende eigenschappen: niet al te groot, niet te jong (klein en hard vers weefsel) en niet te oud (hol en bijna aan het afbreken). De oriëntatie van de zwam op de stam werd genoteerd, evenals of het staand of liggend dood hout betrof.

Methode van uitkweken insecten

In de periode van juli tot november 2006 werden de zwammen bewaard in grote plastic trechters, die aan de bovenkant waren afgesloten met fijne vitrage, en aan de onderkant uitmondten



10. Adulten en larven van de dennenscheerder *Tomicus piniperda* maken gangenstelsels in de bast van verzwakte of recent dode dennen. Foto: Leen Moraal

10. Adults and larvae of *Tomicus piniperda* excavate galleries in weakened or recent dead pine trees.

in een plastic container met conserveervloeistof (figuur 14) volgens de methode van Thunes (1994). De containers werden elke drie weken geleegd.

Uitgekweekte insecten

Uit tabel 4 blijkt dat er maar liefst 23 zwametende en carnivore keversoorten uit de tonderzwammen werden gekweekt. Daaronder waren veel algemene soorten waarvan de meeste leven als houteter of als predator. De volgende vijf uitgekweekte kevers zijn specifiek gebonden aan de tonderzwam omdat ze zich voeden met het zwamweefsel:

- *Cis castaneus* is in Nederland een zeldzame soort (tot nu toe niet onderscheiden van *Cis fagi*) die zich ontwikkelt in (harde) houtzwammen zoals *Bjerkandera adusta*, *Piptoporus betulinus* en *Fomes fomentarius* en minder frequent in een hele reeks andere soorten (Reibnitz 1999).
- *Cis nitidus* is in onze kweek in flinke aantallen verzameld. Het is een zeer polyfaag soort en belangrijke waardzwammen zijn *Ganoderma lipsiense*, *Fomes fomentarius* en *Heterobasidion annosum* (Reibnitz 1999). *Cis nitidus* komt in Nederland algemeen voor en werd dan ook op alle zeven locaties aangetroffen.



11. Tonderzwam, *Fomes fomentarius*, met uitvlieggaatjes van kevers.
Foto: Leen Moraal

11. Bracket fungus, *Fomes fomentarius*, with exit holes of beetles.

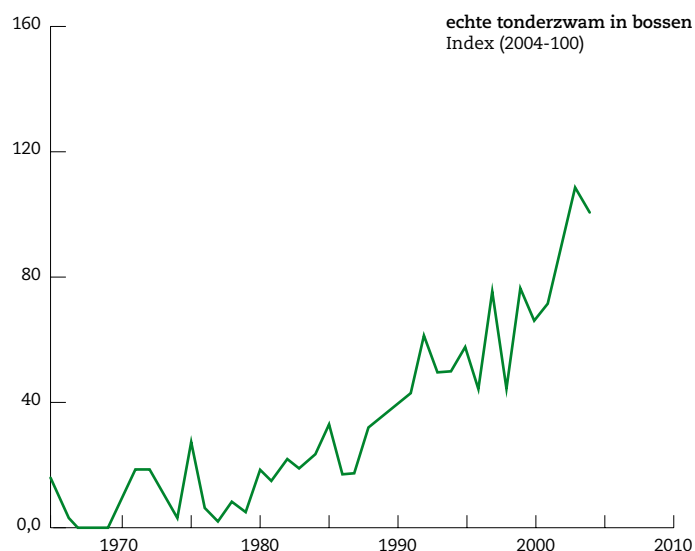
- *Ennearthron cornutum* is een zeer algemene soort van (harde) houtzwammen. De kever is polyfaag en leeft vaak in *Bjerkandera adusta*, *Schizopora* en *Piptoporus betulinus*, en minder frequent in *Trichaptum abietinum*, *Ganoderma lipsiense*, *Fomitopsis pinicola* en *Fomes fomentarius* (Reibnitz 1999).
- *Dorcatoma* cf. *setosella* kon, omdat er geen mannetjes werden uitgekweekt, niet met zekerheid op soort worden gedetermineerd. *Dorcatoma*-soorten zijn zeldzame kevers van harde houtzwammen.
- *Bolitophagus reticulatus* (figuur 15) is in ons onderzoek de enige keversoort die zich uitsluitend in de echte tonderzwam ontwikkelt.

Ruimtelijke verdeling van zwammen en kevers

Een verrassende uitkomst van het huidige onderzoek was de ongelijke verdeling van zwambewonende insecten over zwammen van verschillende posities rond de stam van de staande bomen. Op basis van de verzamelde zwammen bleek dat zowel *C. nitidus* als *B. reticulatus* het meest voor te komen in zwammen aan de zuidelijke en westelijke kant van staande bomen. In deze zwammen worden gedurende de dag de hoogste temperaturen bereikt. Omdat het opwarmen van de zwammen sterk samenhangt met invallende zonnestraling, zullen kevers vooral baat hebben bij zwammen op bomen in open bos, waar relatief veel zonlicht op de stammen valt. De twee keversoorten reageren verschillend op staand en liggend dood hout. *Cis nitidus* komt het meest voor in zwammen op liggend dood hout terwijl *B. reticulatus* een voorkeur heeft voor zwammen op staand dood hout. Voor gedetailleerde informatie wordt verwezen naar Jagers op Akkerhuis et al. (2007).

Vangsten van de kever *Bolitophagus reticulatus*

Een opzienbarende vondst betrof de grote aantallen 5-8 mm grote zwarte kevers, die werden gedetermineerd als de destijds voor Nederland nieuwe zwartlijf *Bolitophagus reticulatus* (Tenebrionidae) (zie Jagers op Akkerhuis et al. 2007). De Goffau meldde deze soort in 1984 ten onrechte als een nieuwe soort voor



12. Aantal meldingen van 1965 tot 2005 van de echte tonderzwam *Fomes fomentarius* in Nederland. Bron: CBS/Nederlandse Mycologische Vereniging, in: www.compendiumvoordeleefomgeving.nl/indicatoren

12. Overview of the number of observations 1965 to 2005 on the bracket fungus *Fomes fomentarius* in The Netherlands. Source: CBS/Nederlandse Mycologische Vereniging, in: www.compendiumvoordeleefomgeving.nl/indicatoren

Nederland, want de kevers kwamen indertijd uit tonderzwammen die in Scandinavië waren verzameld (De Goffau 1984). Bij ons onderzoek werden de kevers met name op de locatie Weversbergen in grote aantallen uit zwammen gekweekt (tabel 4), maar ze werden ook aangetroffen op de locaties Dasenberg, Elswoud, Gortelse bos en Wolfhezer bos.

Bij het onderzoek is gebleken dat *B. reticulatus* relatief veel wordt gevonden in de grotere zwammen. Verder is gebleken dat de kevers zelden voorkomen in zwammen van liggend dood hout. De kever is strikt afhankelijk van de vruchtlichamen van de echte tonderzwam. Het aantal tonderzwammen is de afgelopen decennia sterk toegenomen, als gevolg van een meer natuurlijk bosbeheer, waardoor afstervende en dode bomen vaker in het bos blijven staan. Liggende stammen die veel contact met de grond maken lijken minder geschikt, waarschijnlijk omdat de vruchtlichamen dan te nat of te koud zijn (Nilsson 1997). Ook in ons onderzoek was op liggend dood hout zowel het percentage geïnfecteerde zwammen, als het aantal *B. reticulatus* lager.

Uit buitenlandse studies komt een wisselend beeld naar voren van de dispersiecapaciteit van *B. reticulatus*. In een merk-terugvangexperiment in een opstand van één ha waren de kevers weinig mobiel (Nilsson 1997). Uit andere studies bleek dat de kevers geaggregeerd voorkomen. Ze zaten minder vaak in bomen verder dan 50 m van de dichtstbijzijnde gekoloniseerde boom dan in de directe nabijheid van een gekoloniseerde boom (Rukke & Midtgaard 1998). Deze clustering is mogelijk het gevolg van het feit dat de kevers lopend op korte afstanden geregeld nieuwe bomen koloniseren. Toch is de kever in alle Zweedse bossen aanwezig, in een recente studie werd de kever in 15-50% van de vruchtlichamen in verschillende opstanden gevonden (Jonsell et al. 2003). Een hogere dichtheid van vruchtlichamen heeft een significant positief effect op de aanwezigheid van de kevers. Maar er werden geen isolatie-effecten gevonden in bosgebieden te midden van een agrarisch landschap (Rukke & Midtgaard 1998). Deze resultaten geven aan dat de kever overal in geschikt substraat voorkomt. Deze bevinding is moeilijk te rijmen met de hypothese dat de kever een slechte dispersie zou hebben (Jonsell et al. 2003).

Tabel 4. Alle keversoorten gekweekt uit 68 tonderzwammen van zeven locaties in 2006. pred=predator; hout=achter schors of in dood hout; zwam= uitsluitend in zwam; ZA=Zeer algemeen; A=Algemeen; VA=Vrij algemeen; VZ=Vrij zeldzaam, Z=Zeldzaam. Alle determinaties zijn uitgevoerd door Oscar Vorst.

Table 4. All beetle species which were extracted from 68 bracket fungi on seven locations in 2006. pred=predator; hout=behind bark or in dead wood; zwam=exclusively in fungi; ZA=very common; A=common; VA=less common; VZ=not common; Z=rare. All identifications by Oscar Vorst.

	Voedsel / feeding guild	Voorkomen / status	Speulderbos 12 zwammen	Weversbergen 12 zwammen	Gortelse Bos 14 zwammen	Dassenberg 12 zwammen	Wolfheze 9 zwammen	's- Graveland 5 zwammen	Elswout 4 zwammen
Keverfauna									
Histeridae									
<i>Plegaderus dissectus</i> Erichson	pred	Z				1			
<i>Paromalus flavicornis</i> (Herbst)	pred	A		1		4			
Staphylinidae									
<i>Anthobium unicolor</i> (Marsham)	pred	A							2
<i>Syntomus foveatus</i> (Geoffroy)	pred	VA					2		
<i>Gabrius splendidulus</i> (Gravenhorst)	pred	A				2			
<i>Leptusa fumida</i> (Erichson)	pred	VZ						1	
<i>Leptusa pulchella</i> (Mannerheim)	pred	A				13			
<i>Bolitochara lucida</i> (Gravenhorst)	pred	VZ		1					
<i>Phloeopora testacea</i> (Mannerheim)	pred	A	3	2					
<i>Dexiogyia corticina</i> (Erichson)	pred	VA				1			
Elateridae									
<i>Stenagostus rhombeus</i> (Olivier)	hout	Z				1			
Cerylonidae									
<i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens	hout	ZA	1			5			1
<i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius)	hout	A			1	2			
Monotomidae									
<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull)	hout	VA		1		1			
Silvanidae									
<i>Uleiota planata</i> (Linnaeus)	hout	ZA		1		5			
Mycetophagidae									
<i>Litargus connexus</i> (Geoffroy)	hout	A			1				
Ciidae									
<i>Cis castaneus</i> Mellie	zwam	Z		3	1	17		1	5
<i>Cis nitidus</i> (Fabricius)	zwam	ZA	323	278	161	201	29	3	28
<i>Ennearthron cornutum</i> (Gyllenhal)	zwam	ZA	1		3	1	1		2
Anobiidae									
<i>Ptilinus pectinicornis</i> (Linnaeus)	hout	VZ		1					
<i>Dorcatoma cf setosella</i> Mulsant&Rey	zwam	Z							10
Scolytidae									
<i>Taphrorychus bicolor</i> (Herbst)	hout	VZ							1
Tenebrionidae									
<i>Bolitophagus reticulatus</i> (Linnaeus)	zwam	Z		645	2	7	1	1	29

Uit de vangsten in vallen met ethanol en vruchtlichamen blijkt dat de vlucht samenvalt met de eerste dagen met temperaturen hoger dan 22°C. De vlucht duurt in Zweden vrij kort; 89% van de kevers werd binnen een week (eind mei-begin juni) gevangen (Jonsell et al. 2003).

Uit 'vliegsmolen'-experimenten is gebleken dat de kevers gemiddeld goede vliegers zijn en anderhalf uur kunnen vliegen wat overeenkomt met een afstand van ca. 7 km. Maar sommige individuen zullen boven de boomtoppen, met de wind mee, zeker langere afstanden kunnen afleggen (Jonsson 2002).

Dat *B. reticulatus* in Nederland tot voor kort ontbrak, lijkt

een gevolg van een vroeger type bosbeheer met weinig kansen voor dood hout en tonderzwammen. Gezien het ontbreken van oudere vondsten, lijkt de kever nog maar vrij korte tijd in Nederland aanwezig te zijn. Bij ons onderzoek is de kever in zes van de zeven bemonsterde locaties aangetroffen, ook in het behoorlijk geïsoleerde Elswout bij Haarlem (tabel 4). De kevers zijn niet in het Speulderbos gevonden, maar dat zou ook kunnen liggen aan de beperkte steekproefgrootte of de kwaliteit van de tonderzwammen. Opmerkelijk is dat het tweede exemplaar voor België bij Dilbeek (Brabant) pas in 2004 werd verzameld (Troukens 2004).



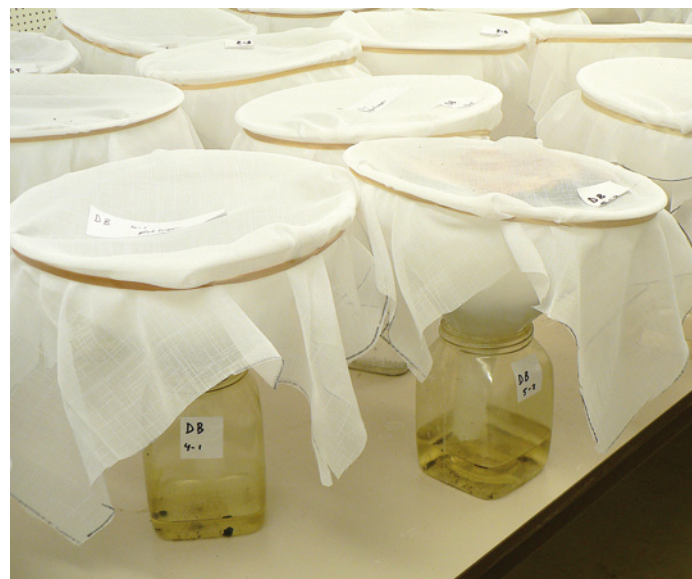
13. De Dassenberg in het Kroondomein te Apeldoorn was één van de zeven locaties waar tonderzwammen werden verzameld van 150-200 jaar oude beuken. Foto: Leen Moraal

13. The Dassenberg was one of the seven locations where the bracket fungi were collected from 150-200 year-old beeches.

Onze hypothese was dat veel insectensoorten grotere afstanden (tientallen kilometers) minder goed kunnen overbruggen en geïsoleerde bossen moeilijk kunnen bereiken. Maar de kolonisatie van de kever *B. reticulatus* lijkt in Nederland voorspoedig te verlopen. Het is echter nog maar de vraag of dat ook voor andere keversoorten geldt. Als we onze soortenlijsten van kevers uit tonderzwammen vergelijken met die van onze buurlanden, dan moeten er nog heel wat soorten deze kant opkomen. Juist de slecht migrerende soorten hebben baat bij aaneengesloten bossen met veel dood hout. Verder onderzoek zal zich dan ook op het vergroten van kansen voor deze soorten moeten toespitsen (Moraal et al. 2007).

Het is voor de entomofauna een goede zaak om een bos niet te laten dichtgroeien. Veel insecten ontwikkelen zich namelijk bij voorkeur in dood hout op open warme plekken. Als men een bos niet langer op een traditionele wijze beheert maar laat dichtgroeien dan verandert er nogal wat. Een niet-meer beheerd bos bij Amerongen, werd 15 jaar later vergeleken met een naastgelegen wel-beheerd bos met dezelfde achtergrond. Door het achterwege blijven van dunningen was het niet-meer beheerde bos relatief donker en koel geworden, was er meer dood hout aanwezig en was er een dichte struiklaag tot ontwikkeling gekomen. Uit een vergelijkend onderzoek naar de entomofauna bleek dat in het niet-meer beheerde bos meer keversoorten aanwezig waren maar dat er aanzienlijk grotere aantallen mieren, vlinders en boskakerlakken in het warmere wel-beheerde bos zaten. Het beheer of juist het niet-meer beheer van een bos heeft dus al heel snel een grote invloed op de entomofauna (Moraal et al. 2000). De grootste diversiteit van xylobionten is gebonden aan dood hout op warme open plekken of in een open bos (Horák et al. 2012). Op dergelijke plekken kan ook een vegetatie ontstaan van bloeiende planten die uitermate bijdragen aan een rijke entomofauna.

Zweefvliegen zijn obligate bloembezoekers omdat ze afhankelijk zijn van pollen en nectar. Maar bloemen worden ook door boktorren en andere kevers bezocht die ze als paringsplek gebruiken. Bij een onderzoek in een bosgebied in België bleek dat 63% van de boktorren bloemen bezoeken (Fayt et al. 2006). Een aanwenscha- keling van open plekken zal dan ook erg belangrijk zijn.



14. Trechters afgedekt met fijne vitragestof met daarin de vruchtlichamen van *Fomes fomentarius*. Foto: Leen Moraal

14. Funnels covered with fine net curtain, each containing fruiting bodies of *Fomes fomentarius*.



15. *Bolitophagus reticulatus* voedt zich uitsluitend met het weefsel van tonderzwam. Foto: Theodoor Heijerman
15. *Bolitophagus reticulatus* feeds exclusively on the tissue of *Fomes fomentarius*.

Parasitoïden

De kevers in de zwammen bieden weer gelegenheid aan parasieten om zich te ontwikkelen; de kevers in de tonderzwammen vormen zo een microbiotoop in een minibiotoop. Ze bleek de zwamplaatkopwesp *Cephalonomia formiciformis* Westwood (Bethyridae) zich in aantal te ontwikkelen in de kevers in de zwammen van de locaties Dassenberg, Gortelse Bos en Weversbergen (Moraal & De Rond 2007). Het hoofdvoedsel van de wesplarven bestaat uit keverlarven van het genus *Cis* (Ciidae), die zich in verschillende soorten buisjeszwammen ontwikkelen (De Rond 2004). De larven leven ectoparasitisch op de keverlarven tot het moment dat ze rijp zijn om te verpoppen. Dan eten ze de hele gastheer nog even leeg.

In de vangpotten van de locaties Wolfheze, Weversbergen, Gortelse Bosen Dassenberg werden vele tientallen vrouwtjes en enkele vleugelloze mannetjes van tot dan toe onbeschreven *Cleruchus polyperi* (Mymaridae) gevonden (Triapitsyn & Moraal 2008) (figuur 16). Deze soort parasiteert vermoedelijk de eitjes van *Cis*-kevertjes die in de zwam leven.

Beheersadviezen dood hout

Voor het bosbeheer ten aanzien van dood hout worden de volgende aanbevelingen gedaan (en zie ook Jagers op Akkerhuis et al. 2005, Moraal et al. 2007, Wijdevan et al. 2010):

- Zorg in het bos voor een evenwichtige verdeling in diameters en verteringsstadia van dood hout. In een doorsnee beheerd bos is gemiddeld 1-3 m³ dood hout per ha aanwezig. Op de korte termijn moet men streven naar 5-10 m³ afstervend of dood hout per ha. Op de lange termijn zou 30-40 m³ dood hout (5-8 bomen per ha) optimaal zijn.
- Een ononderbroken voorziening van bepaalde verteringsstadia en een spreiding in diktes van dood hout is belangrijk. Het sparen van slecht gevormde en minder waardevolle bomen is een vorm van dood-houtmanagement dat eigenlijk niet te vaak gehanteerd moet worden. Men is dan te selectief bezig, omdat de mens dan te veel bepaalt

welke boom op welke plek geschikt moet zijn.

- Laat afstervende oude dikke staande bomen staan. Deze zijn uiterst zeldzaam en vormen nu en in de toekomst een belangrijke bron van dood hout en habitat voor vele soorten insecten. In de loop van de tijd ontstaat er vanzelf liggend dood hout zodra de staande dode boom omvalt. Op dikke stammen kan door verschil in bezonning een mozaïek van gradiënten in temperatuur en vochtigheid ontstaan. Daarmee wordt een hoger soortenaantal deels verklaard. Het diep kunnen inboren in dik hout is een andere belangrijke factor want het biedt bescherming tegen hoge zomer- en lage wintertemperaturen. Verder is er minder mortaliteit want er is minder parasitering en predatie in de diepte dan aan het oppervlak.
- Boomholtes zijn te beschouwen als dood hout in levende loofbomen, het zijn zeer belangrijke stabiele minibiotopen voor specifieke keversoorten. Van de rode lijstsoorten in Zweden komt 20% voor in boomholtes. Bescherming van zeer oude en grote bomen in bossen, parken en weilanden heeft de hoogste prioriteit.
- Tak- en stambreuk kan de veiligheid van wandelaars en weggebruikers in gevaar brengen. Beperk de risico's door het wegzagen van de takken en laat de stam staan. Oude bomen langs wegen zijn 'zorgplichtig' en zullen regelmatig geïnspecteerd moeten worden. In een bosperceel moet een boom uiteraard gewoon dood kunnen gaan, omdat het duidelijk niet de bedoeling is dat mensen van de paden afwijken.
- Laat na kap, storm of andere verstoringen een deel van het hout in verschillende hoedanigheden (diktes, boomdelen, naald- en loofboomsoorten, staand, liggend, wortelkluiten, verschillende aantastingen, etc.) in het bos achter.
- Op bepaalde plekken kan men eventueel door het ringen (in-kepen) van de bast of met omduwen dood-houtconcentraties versterken die als bron van insecten kunnen fungeren voor de omgeving. Hoe langer de boom er over doet om dood te gaan, hoe langer deze geschikt blijft voor bepaalde vers dood hout kevers. Na het afvallen van de bast maakt het niet meer uit of de boom snel of langzaam is doodgegaan.



16. Een vrouwtje van de eiparasitoïd *Cleruchus polypori*. Foto: Leen Moraal

16. A female of the egg parasitoid *Cleruchus polypori*.

- Plekken met een lange bosgeschiedenis en plekken waar indicatorsoorten gevonden zijn, verdienen extra inspanningen. Zij kunnen de bron vormen voor de vestiging van nieuwe en rijkere levensgemeenschappen in aangrenzende bospercelen.
- Concentraties van dood hout in beheerde bossen kunnen als stapsteen dienen om populaties te verbinden.
- De aanwezigheid van verspreid liggend dood hout kan de bosexploitatie sterk belemmeren. Met het creëren van concentraties dood hout kan men dit omzeilen.
- Laat een onbeheerd bos niet dichtgroeien. Veel insecten ontwikkelen zich bij voorkeur in dood hout op open warme plekken. Op dergelijke plekken kan ook een vegetatie ontstaan van bloeiende planten die een voedselbron en paringsplek voor veel insectensoorten kunnen zijn.

Dankwoord

Alle determinaties van de kevers zijn uitgevoerd door Oscar Vorst. Dank is ook verschuldigd aan Jeroen de Rond voor de determinatie van de platkopwespen. Serguei Triapitsyn (Riverside University, California) heeft een grote inspanning verricht met het beschrijven van de nieuwe Mymaridae. Gerard Jagers op Akkerhuis heeft bij de oorspronkelijke rapporten nuttige aanwijzingen gegeven. Ik bedank Theodoor Heijerman en Ad Sonnemans voor het mogen gebruiken van hun prachtige foto's.

Literatuur

- Arnolds E & Van den Berg A 2001. Trends in de paddenstoelenflora op basis van karteringsgegevens. *Coolia* 3: 139-152.
- Arnolds E & Van Ommering G 1996. Bedreigde en kwetsbare paddenstoelen in Nederland. Toelichting op de Rode Lijst. IKC Natuurbeheer, rapport nr. 24.
- Bücking W 1998. Faunistische Untersuchungen in Bannwäldern. Holzbewohnende Käfer, Laufkäfer und Vögel. Mitteilungen Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Heft 203.
- Christensen M, Heilmann J, Clausen R, Walley R & Adamcik S 2004. Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests. *EFI-Proceedings* 51: 229-237.
- De Goffau LJW 1984. *Bolitophagus reticulatus* (Linné, 1767), een nieuwe soort voor Nederland (Coleoptera: Tenebrionidae). *Entomologische Berichten* 4: 56.
- De Rond J 2004. Bethyidae – platkopwespen. In: *De wespen en mieren van Nederland* (Hymenoptera: Aculeata) (Peeters TMJ, Reemer M & Van Loon A.J. eds). *Nederlandse Fauna* 6: 158-162 Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis Leiden & EIS-Nederland.
- Dirkse GM, Daamen WP, Schoonderwoerd H, Japink M, Van Jole M, Van Moorsel R, Schnitger P, Stouthamer WJ, Vocks M 2006. Meetnet Functievervulling Bos 2002-2005, Vijfde Nederlandse bosstatistiek. Directie Kennis, Ministerie van LNV.
- Fayt P, Dufrêne M, Branquart E, Hastir P, Pontégnie C, Henin J-M & Versteirt V 2006. Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: the example of longhorn beetles and hoverflies in Belgian deciduous forests. *Journal of insect conservation* 10: 129-150.
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack K & Cummins KW 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate forests. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302.
- Horák J, Chumanová E & Hilszczański J 2012. Saproxylic beetle thrives on the openness in management: a case study on the ecological requirements of *Cucujus cinnaberinus* from Central Europe. *Insect conservation and diversity* 6: 403-413.
- Jagers op Akkerhuis GAJM, Wijdeven SMJ, Moraal LG, Veerkamp MT & Bijlsma RJ 2005. Dood hout en biodiversiteit: een literatuurstudie naar het voorkomen van dood hout in de Nederlandse bossen en het belang ervan voor de duurzame instandhouding van geleedpotigen, paddenstoelen en mossen. *Alterra-rapport* 1320.
- Jagers op Akkerhuis GAJM, Moraal LM, Veerkamp MT, Bijlsma R-J & Wijdeven S 2006. Dood hout en biodiversiteit. *Vakblad Natuur, Bos en Landschap* 5: 20-23.
- Jagers op Akkerhuis GAJM, Moraal LG, Veerkamp MT, Bijlsma R-J, Vorst O & Van Dort K 2007. De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos – veldonderzoek naar de rol van doodhoutspots bij de vestiging van zeldzame insecten, paddenstoelen en mossen. *Alterra-rapport* 1435.
- Jonsell M, Weslien J & Ehnstrom B 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 6: 749-764.
- Jonsell M, Schroeder M & Larsson T 2003. The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography* 4: 421-428.
- Jonsson M 2002. Dispersal ecology of insects inhabiting wood-decaying fungi. Thesis, Acta Universitatis Agriculturae Sueciae Silviculturae, nr 241.
- Köhler F 2000. Totholzkafer in Naturwaldzellen des nördlichen Rheinlands. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Nordrhein-Westfalen, Band 18.
- Komonen A 2003. Hotspots of insect diversity in boreal forests. *Conservation Biology* 4: 976-981.
- Moraal LG 2005. Veel dood hout – meer biodiversiteit? *Vakblad Natuur, Bos en Landschap* 3: 22-23.
- Moraal LG 2008. Blauwe dennenprachtkever in stormhout; nieuw fenomeen. *Vakblad Natuur Bos en Landschap* 2: 20-21.
- Moraal LG & De Rond J 2007. Nieuwe vindplaatsen van de zwamplatkopwesp *Cephalonomia formiciformis*. *Entomologische Berichten* 4: 150-151.
- Moraal LG & Roskams P 2010. Biotische aantastingen. In: *Bosecologie en bosbeheer* (Den Ouden J, Muys B, Mohren F & Verheyen K eds): 437-450. ACCO.
- Moraal LG, Burgers J, Van Kats RJM, Lammertsma DR & Van Hees AFM 2000. De entomofauna van een beheerd bos vergeleken met een niet (meer) beheerd bos. *Vakblad Natuurbeheer* 9: 142-147.
- Moraal LG, Jagers op Akkerhuis GAJM, Burgers J, Dimmers WJ, Lammertsma DR, Van Kats RJM, Martakis GFP, Heijerman Th & Poutsma J 2005. Oriënterend onderzoek naar geleedpotigen in liggend dood hout van Zomereik en Grove den. *Alterra-rapport* 1101.
- Moraal LG, Veerkamp MT, Jagers op Akkerhuis GAJM, Cuppen J & Heijerman Th 2007. Echte tonderzwam geeft bijzondere kever volop kansen: dood houtbeleid stimuleert 'dubbelafhankelijke soorten'. *Vakblad Natuur Bos en Landschap* 2: 20-21.

- Nauta MM & Vellinga EC 1995. Atlas van Nederlandse Paddenstoelen. Balkema AA.
- Nilsson T 1997. Survival and habitat preferences of adult *Bolitophagus reticulatus*. *Ecological-Entomology* 1: 82-89.
- Nitare J 2000. Signalarter. Indikatorer på skyddsvärd skog, flora över kryptogamer. Skogsstyrelsen Jönköping.
- Oosterbaan A, Van den Berg CA, De Boer TA, De Jong JJ, Moraal LG, Niemeijer CM, Veerkamp MT & Verkaik E 2009. Storm en bosbeheer : afwegingen voor het laten liggen of ruimen van stormhout. Alterra-rapport 1959.
- Reibnitz J 1999. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera: Cisidae). *Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart* 34: 1-76.
- Rukke BA & Midtgaard F 1998. The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. *Ecography* 6: 561-572.
- Schmitt M 1992. Buchen Totholz als Lebensraum für xylobionte Käfer. *Waldhygiene* 19: 97-191.
- Schuck A 2005. Forest biodiversity indicators being developed. *EFI-news* 1: 15.
- Siepel H 1992. Bosgebonden fauna; een faunistische aanvulling op bosgemeenschappen. RIN-rapport 92/33, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek.
- Similä M Kouki J & Martikainen P 2003. Saproxylic beetles in managed and semi-natural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management* 174: 365-381.
- Thunes KH 1994. The coleopteran fauna of *Piptoporus betulinus* and *Fomes fomentarius* (Aphyllphorales: Polyporaceae) in western Norway. *Entomologica Fennica* 3: 157-168.
- Triapitsyn SV & Moraal LG 2008. Two new species of *Cleruchus* (Hymenoptera Mymaridae) from the Netherlands and California, USA, apparently associated with Ciidae (Coleoptera) in bracket fungi. *Entomologische Berichten* 2: 62-68.
- Troukens W 2004. *Bolitophagus reticulatus* at the westside of Brussels (Coleoptera: Tenebrionidae). *Phegea* 4: 151-152.
- Van der Laan HF 1972. Is *Fomes fomentarius* minder zeldzaam aan het worden? *Coolia* 6: 156-158.
- Walley R & Veerkamp MT 2005. Houtzwammen op beuk. Kensoorten voor soortenrijke bossen in België en Nederland. *Natuurfocus* 4: 82-88.
- Wijdeven S, Moraal LG & Veerkamp MT 2010. Dood hout. 425-436. In: *Bosecologie en bosbeheer*. Den Ouden J, Muys B, Mohren F & Verheyen K (eds). ACCO.

Summary

Dead wood and bracket fungi as mini habitats for insects

Dead wood plays a key role in the forest ecosystem. It is a storage medium for water and nutrients and many forest organisms are related to that. Dead wood can be present as standing or lying dead trees, as dropped branches and bark as tree stumps and dead root systems and in the inside walls of tree cavities. Fungi are the most important organisms involved in the degradation of dead wood. Insects produce galleries by which fungi and bacteria are transported. Only since the last two decades, weakened and dead trees are left in the Dutch forests to enhance biodiversity. Since then, the populations of the polypore bracket fungus *Fomes fomentarius* have increased significantly, because such trees are a suitable substrate for the development of this species. The question arose if the accompanying insect fauna would be able to colonize new habitats or that spatial isolation could prevent this. During the summer of 2006, a total of 68 fruiting bodies of *F. fomentarius* were collected on seven sites on ca. 150-200 year old *Fagus sylvatica* trees. The fungi were separately placed in plastic funnels, covered with a fine net curtain, hanging in bottles containing a preservative fluid). From these fungi we have raised 23 fungus tissue eating and predatory beetles. Additionally, several parasitic species were found. Among these insects, common and rare species were identified, such as *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) and the fairy fly wasp *Cleruchus polyptori* (Hymenoptera, Mymaridae).

Leen Moraal

Alterra, Wageningen UR
Droevendaalsesteeg 3
6708 PB Wageningen
leen.moraal@wur.nl

