

Successie in een kevergang

Jan ten Hoopen
Jap Smits

TREFWOORDEN

Coleoptera, Hymenoptera, open milieus, successie, xylobionte organismen

Entomologische Berichten 74 (1-2): 42-52

De kennis van in hout levende (xylobionte) insecten is gefragmenteerd. Dit roept al gauw op tot het gebruik van gezonde aannames. Een zo'n aanname is dat houtlevende insecten vooral in het bos te vinden zijn. Recent onderzoek laat echter zien dat veel in hout levende insecten juist buiten het gesloten bos te vinden zijn. Het belang van dode bomen in open milieus wordt dan ook vaak onderschat in het beheer van het landschap. Dit geldt vooral voor insecten als bijen en zweefvliegen die van bloeiende planten afhankelijk zijn in hun volwassen leven. Maar ook veel van de bekendere xylobionte insecten als boktorren, schorskevers en prachtkevers zijn algemeen te vinden in open milieus met voldoende zon en bloeiende planten. In de gangen van deze kevers en andere knagers komt een successie op gang waar onder andere solitaire bijen en wespen hun plek hebben. Wij beschrijven hier processen en soort(groepen) die voorkomen in dood hout aan de hand van relevante literatuur en een praktijkvoorbeeld van de Strabrechtse Heide in Noord-Brabant. Op deze heide worden al sinds de jaren 1990 dode bomen achtergelaten bij de omvorming van bos naar heide en stuifzand. Op de zogenaamde hoogstobben die toen gecreëerd zijn, werden al bijzondere wespen en korstmossen waargenomen. Ook na een grote brand in juli 2010 is een gedeelte van de dode bomen en het verbrande bos blijven staan. Ook toen werd het belag van zonbeschenen dood hout duidelijk.

Inleiding

Xylobionte organismen (xylo=hout, biont=levend) zijn in en van dood hout levende organismen. Een andere, vooral in Engelse literatuur veelgebruikte term is saproxyle organismen (sapro=rottend, xylo= hout). Meestal worden deze termen voor houtlevende insecten gebruikt, maar ook andere houtlevende ongewervelden en zwammen horen hiertoe. De xylobionte ongewervelden worden vaak onderverdeeld in xylophage (houtetende) en mycofage (schimmeletende) soorten. De dode boom is een compleet ecosysteem, dus ook zoöfage, sacrofage en andere functionele groepen zijn onder de xylobionten aanwezig.

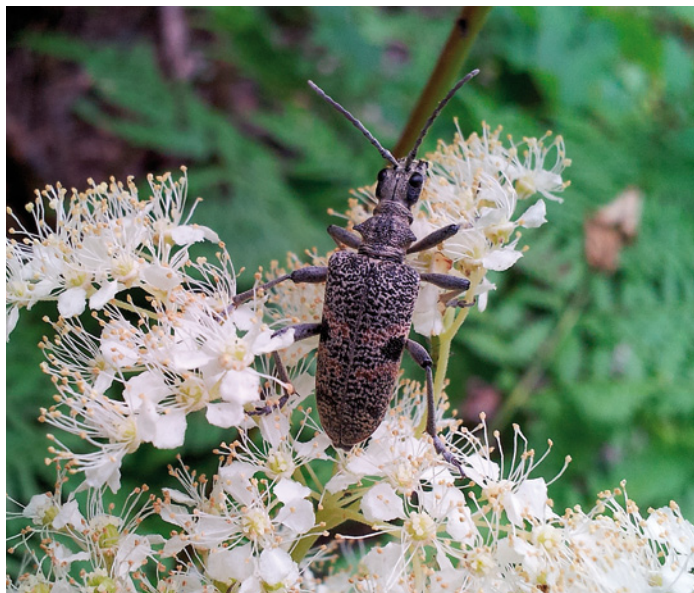
Xylobionte insecten zijn vanzelfsprekend algemeen op plekken met veel dood hout. Bossen – en dan met name de oudere – scoren goed, maar ook dood hout in open landschap heeft veel te bieden aan allerlei xylobionte soorten die zonnewarmte nodig hebben voor de ontwikkeling of bloemen om nectar te eten (figuur 1). In dit artikel wordt met name veel naar in grove den (*Pinus sylvestris*) levende insecten van de Strabrechtse Heide gekeken (zie ook kader 1).

Studiegebied

In 1993 en 1998 is in totaal 10 hectare van de 100 hectare voormalig stuifzandgebied op de Strabrechtse Heide van grove den (ook wel vliegden) en de top laag van de bodem ontdaan (figuur 2). Deze voormalige antropogene stuifzandduinen herbergden tot ver in de zestiger jaren van de vorige eeuw bijzondere korstmossen als het Ijslands mos (*Cetraria islandica*). Omdat de beheerders bijzonder zuinig waren op dit mos en werken aan het stuifzand daarom taboe was, is het stuifzand dicht gaan

groeien. Het dichtgroeien met grove den was naast luchtvervuiling en een vochtiger wordend klimaat uiteindelijk een van de oorzaken dat het Ijslands mos inmiddels geheel verdwenen is. Bij het verwijderen van de vliegden is een aantal stamdelen afgezaagd tot op borsthoogte en blijven staan. Dit werd gedaan om te voorkomen dat de koppen van de voormalige stuifduinen bij verstuiwing zouden afvlakken. Dat ze zo hoog werden afgezaagd kwam doordat de stammen zo dik waren dat aan de grond afzagen geen optie bleek. Hiermee werden dus zogenaamde 'hoogstobben' gecreëerd, een fenomeen dat tegenwoordig bijv. gemeengoed is in de Scandinavische bosbouw (zie bijv. Schroeder et al. 2006, Abrahamsson et al. 2009 en verschillende andere referenties in dit artikel).

Hoewel deze beheermaatregel op de Strabrechtse Heide niet gericht was op de insectendiversiteit, werden na verloop van tijd door de tweede auteur verschillende kleine maskerbijtjes (*Hyleaus* spp.) waargenomen rond uitvlieggaten van kevers. Dit was aanleiding om de stobben wat beter in de gaten te houden. Naast een groot aantal sporen van houtkevers (vraatgangen) werden veel soorten graafbijen en graafwespen waargenomen in en rond deze gangen. Deze waarnemingen leidden er toe dat steeds vaker stammen werden gespaard als de gelegenheid zich daartoe voor deed. Een aantal jaren later vond korstmossenspecialist Pieter van den Boom op deze hoogstobben korstmossen die verder nergens anders op de heide te vinden waren. Met zeldzame soorten als gladde knoopjeskorst (*Bacidia chlorotica*), het boomglimschoteltje (*Lecania cyrtella*) en groot vingermos (*Physcia stellaris*) kon dit zelfs een voor Nederland unieke vindplaats worden genoemd (Van den Boom 2004). Met het laten staan van dode bomen werd dus een successie in gang



1. Bloembezoekende boktorren uit Uppland, Zweden. Van boven naar onder de geelzwarte ribbelboktor (*Rhagium mordax*), de geringelde smalboktor (*Leptura melanura*) en de boktor *Corymbia maculicornis*. Foto's: Jan ten Hoopen

1. Flower visiting long-horned beetles from Uppland, Sweden. From top to bottom *Rhagium mordax*, *Leptura melanura* and *Corymbia maculicornis*.

Kader 1

Xylobionte soorten van den

Hoe groot de xylobionte insectendiversiteit van grove den in Nederland is, blijft een beetje giswerk. Een verkennend Nederlands onderzoek en onderzoeken uit Duitsland kunnen hiervoor wel een indicatie geven. Moraal et al. (2005) vonden een totaal van 101 en 80 soorten geleedpotigen voor respectievelijk eik (*Quercus*) en grove den, waarvan 50 en 29 uniek voor de respectievelijke boomsoort. Als we in Duitsland kijken verslaat de grove den bij onze burens in Nordrhein-Westfalen de beuk (*Fagus*) en zelfs ook de eik wat betreft het aantal soorten kevers die op een specifiek bomengenuss voorkomen (Köhler 2000). Onderzoek uit Baden-Württemberg (Bense & Geis 1998) laat het zelfde beeld zien voor boomgenusspecifieke keversoorten. Wat betreft het totale aantal soorten kevers die in dit onderzoek in grove den worden gevonden blijft de grove den wel achter bij beuk en eik, hoewel een stevige positie in de subtop gehaald wordt in vergelijking met andere loofboomsoorten. Het oppervlak aan grove den in Nederland en de diversiteit die hier potentieel aan verbonden is, maakt het dus een goede soort om op te richten in het beheer van dood hout.

gezet met een bijbehorende fauna en flora die bij een gangbaar beheer achterwege zou zijn gebleven. Na de brand in 2010 waar 150 hectare bos en heide in vlammen opging, werd dan ook besloten om delen verbrand bos te laten staan. Op de plekken waar het bos wel gekapt is zijn grote aantallen hele bomen en hoogstobben gespaard. In de winter van 2012-2013 werd in het afgebrande deel nog eens 26 hectare voormalige stuifzand hersteld.

Met de brand en door eerder heide- en stuifzandherstel is het karakter van het landschap behoorlijk veranderd sinds de jaren 1990. In figuur 3 is de situatie van 2013 geprojecteerd over een luchtfoto uit januari 2005 zoals deze nu nog op google maps te zien is. In 2007 werd al eens zo'n 27 hectare bos gekapt om natte en droge ecologische verbindingzones te maken. In het deel van de brand is naast een groot aantal dode bomen en hoogstobben nog zo'n 14 hectare verbrand bos blijven staan. De rest van het verbrande bos is gekapt.

De dode boom als habitat

Vanaf het sterven van de boom wordt er een proces in gang gezet dat voor elke boom uniek is. Zo bepalen plaats en tijd al sterk welke organismen aanwezig zijn om de afbraak in gang te kunnen zetten. Boomsoort, diameter, de snelheid waarmee de boom gegroeid is en zonexponering van het hout zijn andere belangrijke factoren die niet alleen bepalen welke soorten op een boom te vinden zijn, maar ook waar op de boom. Historisch gezien is de aandacht in onderzoek naar houtlevende organismen als insecten en schimmels vooral gericht op soorten die als schadelijk worden gezien. Er is dan ook relatief veel kennis over de soorten die al eerste arriveren en zodoende levende bomen kunnen aantasten, mechanische schade kunnen aanrichten in het geveld hout of ziektes kunnen overbrengen. Dit zijn met name xylofage soortgroepen als schorskevers (Curculionidae) en boktorren (Cerambycidae), maar ook prachtkevers (Buprestidae), houtwespen (Hymenoptera: Siricidae) en enkele vlinders (Lepidoptera).



2. Stuifzand op de Strabrechtse Heide (a) voor het herstel in 1998 en (b) het aangrenzende deel dat in 2012 is hersteld. Foto's: Jap Smits (a) en Jan ten Hoopen (b)
2. Drift sands on the 'Strabrechtse Heide' (a) before the restoration in 1998 and (b) an adjacent part that was restored in 2012.

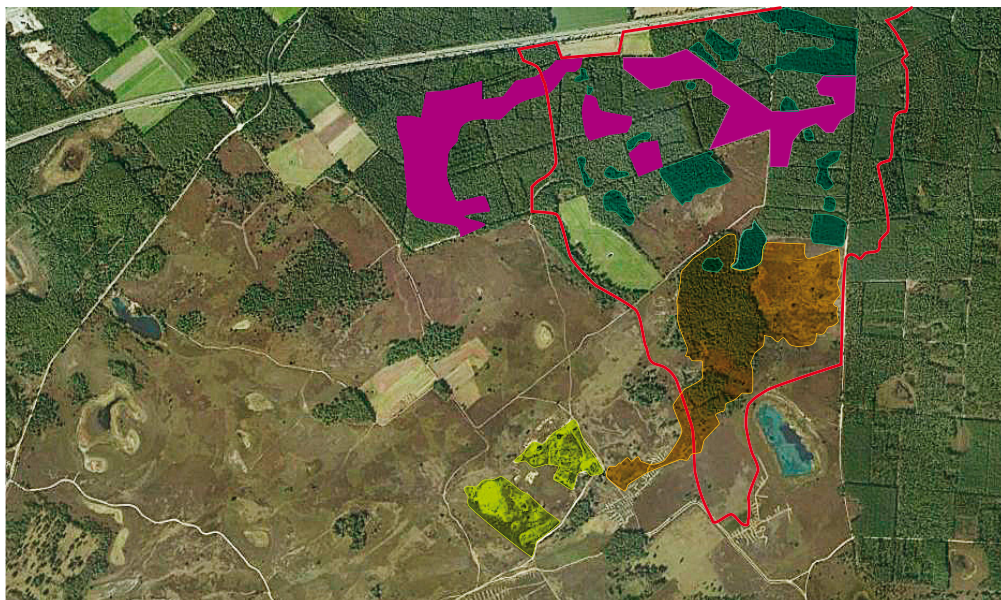


De meeste vroeg arriverende xylofage soorten veroorzaken geen schade van economische betekenis, omdat ze te zeldzaam zijn of pas arriveren als de boom al dood is. Toch werden deze 'afbrekers' lang met argusogen bekeken. Tegenwoordig kijken we vaak wat luchtiger naar deze soorten en worden juist de 'schadelijke' soorten steeds interessanter gevonden, juist door hun vermogen om soms op grote schaal verhoudingen te veranderen in ecosystemen. Zo wordt de letterzetter, *Ips typographus* (Linnaeus), de grootste 'kwaaië piet' van het Europese gezelschap schorskevers, tegenwoordig ook wel gezien als een sleutelsoort. Door haar vermogen open plekken in het bos te creëren, schept deze schorskever de randvoorwaarden voor een karakteristieke biodiversiteit (Müller et al. 2008). Voor de soorten die in de voetsporen van deze pioniers volgen is pas recent meer aandacht gekomen. Gedeeltelijk komt die aandacht nog steeds voort uit het economische belang van de schadelijke soorten. Er wordt namelijk veel onderzoek gedaan naar natuurlijke vijanden als insectpredatoren en parasitoïden vanwege het potentieel voor biologische bestrijding van deze pestsoorten

(Kenis et al. 2004). Van recentere datum is de aandacht voor de biodiversiteit die aan dood hout verbonden is, waarbij deze diversiteit een doel op zich wordt in het bos- en landschapsbeheer (Jansen & Van Benthem 2008, Stokland et al. 2012).

Hoewel ze vaak wat schamper bekeken worden, kunnen kunstmatige hoogstobben een belangrijke rol spelen voor deze biodiversiteit. Dit geldt zowel voor zeldzame in hout levende insecten (Jonsell 2004, Djupström et al. 2012), als ook voor houtzwammen (Lindhe et al. 2003). Recent onderzoek toont verder aan dat een groot deel van de aan dood hout gebonden insectenfauna met name te vinden is in open plekken in het bos en andere open milieus (zie bijv. Bouget 2005, Fayt et al. 2006, Frei 2006, Vodka et al. 2008, Horák et al. 2012). Dit effect is vooral sterk voor bloembezoekende soortgroepen als zweefvliegen, bijen en prachtkevers (Bouget 2005, Fayt et al. 2006, Makino et al. 2006). Hoewel ook veel boktorsoorten bloemen bezoeken (figuur 1) is het belang hiervan voor deze soortgroep minder duidelijk (Köhler 2000).

- restant verbrand bos 2013 /
remains of the burned forest 2013
- in 2007 gekapt bos verbingszone /
forest cut in 2007 for ecological corridor
- stuifzand herstel 1993-1998 /
drift sand restoration 1993-1998
- grens brand 2010 /
border fire 2010
- stuifzandherstel 2012-2013 /
drift sand restoration 2012-2013



3. In kleuren wordt het onderzoeksgebied 'Strabrechtse Heide' in 2013 geprojecteerd over een luchtfoto uit januari 2005. Foto: Aerodata International Surveys

3. In colours the study areas in the 'Strabrechtse Heide' is projected on an aerial photo of 2005.

Insecten en schimmels

De relatie tussen xylofage insecten en schimmels is innig. Bastkeversoorten dragen een groot aantal schimmelsoorten bij zich (zie bijv. Jankowiak 2005, Persson et al. 2009, Linnakoski 2011). Sommige van deze schimmels helpen mogelijk bij het overwinnen van de weestand van levende bomen die door agressieve bastkevers worden aangevallen (zie bijv. Paine et al. 1997, Krokene & Solheim 1996, 1998). Dergelijke pathogene schimmels zijn karakteristiek voor agressieve bastkeversoorten (Krokene & Solheim 1998). Naast pathogene schimmels dragen ze ook een heel arsenaal saprofiete 'passanten' bij zich die dankbaar gebruik maken van de lift. De meegenomen schimmels spelen een belangrijke rol in de afbraak en het geschikt maken van het hout voor verdere consumptie door xylofage en andere insecten. Vooral agressieve schorskeversoorten zijn onderzocht op de schimmels die ze bij zich dragen, maar ook van sommige boktorren weten we dat ze een flink aantal soorten met zich kunnen meedragen. Zo werden er op timmerbokken, *Acanthocinus aedilis* (Linnaeus), in Polen enkele tientallen soorten schimmels gevonden, zowel pathogeen als saprofiet (Jankowiak & Rossa 2007).

Soms gaat de relatie tussen kever en schimmel zo ver dat de kevers hun eigen 'kweekje' meenemen. Dit doen ze op het zogenaamde mycangium, een speciaal hiervoor toegeruste structuur. Dit zien we bijvoorbeeld bij de op grove den voorkomende ambrosiakever, *Trypodendron lineatum* (Linnaeus). Het moederdier transporteert een schimmelkweek onder het halsschild waarmee ze de nisjes ent waarin de eitjes worden afgezet. Omdat ze de eitjes enkele centimeters diep in het spinthout afzet, zijn de larven aangewezen op relatief voedselarm hout. Dat moeilijk verteerbare karweitje laten ze volledig opknappen door de ambrosiaschimmels (*Ambrosiella* spp.). De larven 'grazen' van deze ambrosiaschimmels en knagen niet verder in het hout dan noodzakelijk is voor de verpopping.

Een ander voorbeeld van een dergelijke symbiose is de relatie tussen houtwespen als de reuzenhoutwesp, *Urocerus gigas* (Linnaeus), en korstzwammen. De larven kunnen alleen bestaan door de schimmel die het moederdier met de eitjes inoculeert in het hout. In het geval van de reuzenhoutwesp is dit de sparrekorstzwam (*Amylostereum chailletii*). Overigens zijn er

duidelijke aanwijzingen dat de meeste van 'hout' levende insecten in meer of mindere mate afhankelijk zijn van schimmels voor het verteren van het hout, waardoor de grens tussen xylofaag en mycofaag niet scherp is (Harrington 2005).

Een heel arsenaal schimmels volgt dus met de insecten die al eerste de boom te lijf gaan. De schimmels die ze meenemen spelen een belangrijke rol in hoe de boom wordt afgebroken en welke soorten daar later in de successie van profiteren. Zo zijn veel xylofage insectensoorten uitsluitend in bomen met witrot of juist bruinrot te vinden (Ehnström & Axelsson 2002, Weslien et al. 2011).

Concurrentie, predatie, parasitisme en deeltijd vegetarisme

Vanaf het moment dat het afbraakproces van een boom begint zitten de soorten elkaar op de hielen. Er wordt om ruimte en voedsel gestreden, gejaagd, uitgezogen en uitgehold door concurrenten, predatoren, parasieten en parasitoïden. Geurherkenning is hierbij een belangrijk wapen. Schorskevers als de grote dennenscheerder, *Tomicus piniperda* (Linnaeus), worden sterk aangetrokken door de geur van hun gastheer, de grove den. Verstoringen als kap, windworp en brand geven daarbij het juiste geurpalet af. Naast het herkennen van de gastheer maken agressieve schorskevers als de letterzetter (*Ips typographus*) ook nog gebruik van een zogenaamd aggregatieferomoon. Het aanvallende geslacht (in het geval van de letterzetter het mannetje) lokt zo een groot aantal andere kevers naar de boom om met vereende krachten deze de das om te doen.

Natuurlijke vijanden en concurrenten van de schorskevers maken ook dankbaar gebruik van deze aggregatieferomonen. Zo wordt de mierkever, *Thanasimus formicarius* (Linnaeus), niet alleen aangetrokken door de geur van de boom, maar ook door de aggregatieferomonen die onder andere de letterzetter produceert (Schroeder 2003). Een concurrent van de schorskevers, als de dennengeelschildboktor, *Monochamus galloprovincialis* (Olivier), ruikt zich via de aggregatieferomonen van het *Ips*-genus graag een weg naar geschikte bomen (Pajares et al. 2004). In een latere fase weten parasitoïden als sluipwespen feilloos op geur hun gastheren te vinden. Ze timen zo zelfs precies het



4. Een dode boom als diverse habitat. (a) Larve van een grootoogboktor, *Arhopalus* spp.; (b) larve van een vuurkever (Pyrochroidae), predator van andere in hout levende insecten; (c) adult vierpuntschorsglanskever, *Glischrochilus quadripunctatus* (Linnaeus), een predator van met name bastkeverlarven; (d) een tronkenbij, *Heriades truncorum*, die nestcellen maakt in een nestblok; (e) een solitaire wesp, *Ancistrocerus quadratus*, die o.a. in hout nestelt; (f) koningin van de gewone wesp, *Vespula vulgaris* (Linnaeus), overwinterend onder bast. Foto's: Jap Smits (e), Jan ten Hoopen (overige)

4. A dead tree as a diverse habitat. (a) Larva of a long-horned beetle, *Arhopalus* spp.; (b) larva of a fire-coloured beetle (Pyrochroidae), predator of other wood-living insects; (c) adult *Glischrochilus quadripunctatus*; (d) the solitary bee *Heriades truncorum* nesting in a nest block; (e) the solitary wasp *Ancistrocerus quadratus* using wood for nesting; (f) a queen of the common wasp, *Vespula vulgaris*, overwintering under bark.

Kader 2

Het gebruik van knaagsporen als soortindicatie

Kennis over knaagsporen van insecten in hout is voor met name schorskevers groot en de sporen zijn vaak erg specifiek. De typische patronen van moedergangen en larfgangen kunnen vaak tot op de soort op naam worden gebracht. Voor andere groepen als boktorren en prachtkevers is ook redelijk goed tot soort of tot familieniveau te determineren. Bij twijfel kunnen dode ouderdieren die zijn achtergebleven soms uitsluitend bieden of kan het uitkweken van larven hulp bieden. Belangrijke hulpmiddelen zijn de boomsoorten waarnaar gekeken wordt, kennis van de in een gebied of land aanwezige soorten en de aanwezigheid en samenstelling van de frass (uitwerpselen en houtresten als spaanders en fijner stof). Complicerende factoren bij determinatie van knaagsporen kunnen zijn dat soorten een bredere kring van voedselplanten hebben dan bekend is, of dat nieuwe soorten met vergelijkbare sporen op eigen kracht of door menselijke transporten zich (ongemerkt) gevestigd hebben. Afhankelijk van de dikte van de bast kunnen soorten ook de plek van verpoping nogal eens aanpassen. Zo zijn er soorten die doorgaans in het spinthout verpoppen, maar bij een erg dikke bast zich in deze bast verpoppen. Andersom kunnen soorten als de blauwe dennepachtkever bij een erg dunne bast zich in plaats van in de bast in het spinthout verpoppen. Voordelen van determineren op knaagsporen zijn dat soorten kunnen worden geïnventariseerd lang nadat de dieren zijn uitgevlogen en dat er een goed beeld kan worden gekregen van de hoeveelheid dieren die op een bepaalde plek aanwezig zijn geweest. Ook voor slecht waarneembare soorten als bijvoorbeeld de nachtactieve grootoogboktorren zijn knaagsporen een erg nuttig hulpmiddel, hoewel de sporen niet tot soortniveau gedetermineerd kunnen worden. Met name in Scandinavië wordt deze methode veelvuldig in wetenschappelijk onderzoek en bij het monitoren van soorten gebruikt (zie onder andere; Schroeder et al. 1999, Weslien et al. 2011, Djupström et al. 2012). De beschrijving van de sporen in dit artikel zijn gebaseerd op Ehnström & Axelsson (2002) en op eigen waarnemingen (tenzij anders vermeld).

juiste moment in de ontwikkeling van hun gastheer, waarbij het unieke palet van rijpe bomen en larven een belangrijke rol speelt (Pettersson & Boland 2003). Hoewel meer gestuurd door toeval dan door geavanceerd speurwerk, zijn ontmoetingen tussen de schijnbaar vegetarische hout- en basteters ook niet altijd even vredig. Als je iets beter kijkt naar wat er zich in de gangen afspeelt, blijken vooral de larven van verschillende boktorren nogal eens omnivoor te zijn. Met wat mooie woorden kun je dat 'facultatieve predatie binnen het gilde' noemen, waarbij ook kannibalisme geen vreemd verschijnsel is (Wagner et al. 1987, Togashi 1990, Dodds et al. 2001, Schoeller et al. 2012). Volgens Ehnström & Axelsson (2002) zou dit zelfs strategie kunnen zijn in plaats van toeval. Voor sommige soorten boktorren is in ieder geval aangetoond dat ze hun eitjes bij voorkeur afzetten in de ingangsgaten en ventilatiegaten van bastkevers (Schroeder 1997, Dodds et al. 2002), maar dit zijn natuurlijk ook de makkelijkste ingangen om onder de bast van de boom te komen. Over competitie hoeven ze zich geen zorgen te maken, want



5. De bruine grootoogboktor, *Arhopalus rusticus*. Foto: Jap Smits
5. The long-horn beetle *Arhopalus rusticus*.

de kleinere bastkeverlarven trekken hoe dan ook aan het kortste eind (Schroeder & Weslien 1994).

Bijen en wespen

Na de pioniers en hun natuurlijke vijanden volgen soortgroepen als spinnen (Araneae), oorwurmen (Dermaptera), pissebedden (Isopoda) en solitaire bijen en wespen (Hymenoptera). Deze hebben niet een directe band met de knagers, maar vinden in hun gangen nieuwe jachtterreinen, schuilplaatsen of nestgelegenheid (figuur 4). De aanwezigheid van dode bomen kan dan ook een positief effect hebben op het voorkomen van onder andere bijensoorten (Tschamtker et al. 1998). Sommige soorten als de in Nederland zeer zeldzame blauwzwarte houtbij, *Xylocopa violacea* (Linnaeus), en de graafwesp *Ectemnius cephalotes* (Olivier) kunnen zelf gangen in hout knagen, maar de meeste bijen en wespen maken dankbaar gebruik van het voorwerk van de boktorren en hun collega's. Ze hebben daarbij vaak een voorkeur voor gangen die niet veel groter van diameter zijn dan hun lichaamsdiameter (Peeters et al. 2012). Dit wil niet zeggen dat ze niet met groter toe kunnen. Zo kun je de algemeen voorkomende tronkenbij, *Heriades truncorum* (Linnaeus), moeiteloos gangen van 3 tot zo'n 7 mm zien dichtmetselen (J. ten Hoopen, eigen waarneming). Gangen van 2 mm en minder in doorsnede, zoals die door eerder genoemde ambrosiakevers of bijvoorbeeld klopkkevers (Anobiidae) worden gemaakt, zijn te klein voor solitaire bijen, maar worden graag door kleine graafwespsoorten gebruikt (Peeters et al. 2012). Het graafwespgenus *Passaloecus* herbergt een aantal liefhebbers van deze kleinere kevergangen. In Canadees onderzoek werd naar de diametervoorkeur van een aantal soorten uit dit genus gekeken. Hierbij werd een duidelijk soortspecifiek optimum gevonden (Fricke 1991). De luxe van een groot aantal door aardige wetenschappers uitgeoorde



6. Volwassen grove dennen afgebroken aan de stamvoet door massale vraat bruine grootoogboktor, *Arhopalus rusticus*, twee jaar na de brand. Foto: Jan ten Hoopen

6. Mature Scotch pine broken off at the stem-foot caused by massive wood boring of the long-horned beetle *Arhopalus rusticus* two years after the fire.

diameters is natuurlijk niet weggelegd voor de meeste bewoners van prefabnestruimtes. Ze zullen dan ook vaak genoeg moeten nemen met wat er voorhanden is. Dit heeft tot gevolg dat de lichaamsgrootte van bovengronds nestelende bijen die gebruik maken van voorgevormde nestplekken, sterker varieert dan die van soorten nestelend in de bodem (Roulston & James 2000). Daarnaast kan diameter en lengte van de gangen effect hebben op de sexeverhoudingen van de wespen en bijen, waarbij de 'goedkopere' mannetjes bij ruimtegebrek de voorkeur krijgen (Rosenheim et al. 1996, Polidori et al. 2010).

Voor xylobionte insecten als bijen (Apidae) en zweefvliegen (Syrphidae) die in het adulte stadium afhankelijk zijn van bloeiende planten speelt natuurlijk niet alleen de aanwezigheid van broedgelegenheid een rol, de nabijheid van bloeiende planten wordt dan mede bepalend voor het voorkomen van deze soorten (Fayt et al. 2006, Makino et al. 2006). Voor bijen zijn bloeiende planten niet alleen de energiebron voor de adulte dieren, maar ook de bron voor de voedselvoorraad die het moederdier in de nestcellen aanlegt. De maximale vliegafstand tot de voedselbron verschilt per soort en is gecorreleerd aan lichaamsgrootte (Gathmann & Tscharntke 2002). Deze auteurs melden voor zestien soorten wilde bijen maximale vliegafstanden tussen nestplaats en voedselplanten van 150 tot 600 meter, waarbij grote soorten als *Osmia mustelina* Gerstäcker en de eerder genoemde blauwzwarte houtbij het verst vliegen. Overigens laat nieuw onderzoek zien dat de meeste bijen nog een stuk verder kunnen vliegen als je ze er maar toe dwingt, maar voortplanting wordt dan bij te grote afstanden een probleem omdat het beschikbare voedsel dan alleen nog maar aan foerageren wordt besteed (Zurbuchen et al. 2010). Dit effect is gegradeerd, zodat bij een grotere vliegafstand minder broedcellen door de bijen worden aangelegd dan wanneer de waardplanten zich op korte afstand bevinden (Zurbuchen et al. 2010). Voor solitaire wespen geldt een vergelijkbaar verhaal wat betreft de afstand van nestplaats tot hun prooidieren, waarbij de grootte van de prooidieren medebepalend is voor de maximale vliegafstand (Coelho & Ladage 1999).

De architecten aan het werk

Bij een bosbrand komen grote aantallen bomen tegelijkertijd beschikbaar voor organismen die gespecialiseerd zijn in afbraak van hout. Met name een flink aantal keversoorten kan hier erg snel op reageren. Deze soorten zien we dan ook vanuit het niets zich opeens in grote aantallen ontwikkelen. De eerste auteur inventariseerde op 22 augustus en 13 december 2012 en op 3 april 2013 knaagsporen op met name verbrandde grove dennen op de Strabrechtse Heide (zie kader 2). Dit is de dominante boomsoort in dit gebied. Als we naar de grotere staande en liggende stammen van grove dennen kijken zien we dan twee jaar na de brand vooral de sporen van de grootoogboktorren, *Arhopalus* spp., en de blauwe denneprachtkever, *Phaenops cyanea* (Fabricius). De grijze ribbelboktor, *Rhagium inquisitor* (Linnaeus), wordt ook veel gevonden. Er werden opvallend weinig sporen van schorskevers gevonden. De grote dennenscheerder die normaal gesproken profiteert van bosbranden werd sporadisch aangetroffen. Deze is weliswaar afgenomen in Nederland (Moraal & Jagers op Akkershuis 2011), maar de lage aantallen zijn verrassend. Ook werden af en toe sporen van de algemene zestand dennenschorskever, *Ips sexdentatus* (Boerner), gevonden. Deze twee schorskevers konden gezien hun fenologie pas in 2011 de dode dennen koloniseren, wat hun beperkte succes misschien ook verklaard. Een opvallende afwezige die hier absoluut thuishoort is de timmerboktor. Deze is doorgaans ook dol op verbrandde dennen, maar komt waarschijnlijk niet meer in het gebied voor. Volgens Zeegers & Heijerman (2008) kwam deze vroeger door heel het land voor, maar is deze tegenwoordig tot De Meinweg en de Veluwe beperkt. Verder werden houtwespen en dennensnuitkevers (*Pissodes* spp.) gevonden op de grove dennen van grotere diameters. Op de kleinere dennenstammetjes zien we een verschuiving naar soorten specifiek voor kleinere diameters zoals de zeldzame behaarde borstelboktor, *Pogonocherus decoratus* Fairmaire, en de eveneens zeldzame goudgepuncteerde dennenprachtkever, *Chrysobothris solieri* Laporte & Gory. Al deze soorten hebben zo hun specifieke knaagpatronen en plekken op of in de boom. Grofweg zijn ze in te delen in



7. (a) Uitvlieggat van de blauwe denneprachtkever, *Phaenops cyanea*, (b) de onderliggende popkamer en (c) een nestcel van een solitaire bij in een popkamer van deze kever. Foto's: Jan ten Hoopen

7. (a) Exit hole of the steel blue jewel beetle, *Phaenops cyanea*, (b) the underlying pupal chamber and (c) a nest cell by a solitary bee in such a pupal chamber.

cambiumsoorten, soorten die kort in de cambiumzone knagen waarna ze het hout in gaan en soorten die alleen in het hout leven. Verder zijn er vaak ook duidelijke voorkeuren te vinden voor hogere of lagere delen van de boom.

De twee in Nederland voorkomende grootoogboktorren, de bruine grootoogboktor, *Arhopalus rusticus* (Linnaeus) (figuur 5) en de zwarte grootoogboktor, *Arhopalus fesus* (Mulsant), hebben een voorkeur voor de lagere delen van de boom, tot in de ondergrondse delen van de stobbe. In gesloten bos, waar ze ook algemeen voorkomen, zijn ze ook hoger op de boom terug te vinden. Ze worden sterk aangetrokken door verbrande dennen. Beide soorten kunnen na brand zo massaal voorkomen dat de bomen aan de voet afbreken (Ehnström & Axelsson 2002, figuur 6). Na een korte tijd in de cambiumzone te hebben geknaagd gaan de larven via een 2 tot 4 mm groot ingangsgat het hout in. Ze kunnen in het hout tot 1,5 m lange gangen knagen (Wallace 1954) die losjes gevuld zijn met frass bestaande uit fijn knaagpoeder en spaanders. De uitvlieggaten zijn ovaal, 4 tot 12 mm breed en liggen net als de ingangsgaten in de lengterichting van het hout. De knaagsporen van de bruine grootoogboktor zijn niet te onderscheiden van de zwarte grootoogboktor. Op basis van knaagsporen kunnen ze dan ook niet uit elkaar gehouden worden. Wel werden er twee dode adulte exemplaren gevonden van de bruine grootoogboktor en is de zwarte grootoogboktor tegenwoordig zeer zeldzaam in Nederland. Het is waarschijnlijk dat we hier uitsluitend sporen van de bruine grootoogboktor zien.

Houtwespen leggen hun eitjes met een legboor direct in het hout. De larven bevinden zich in de hele cyclus tot volwassen dier in het hout. Aan de buitenkant van de boom zijn dan ook alleen maar de uitvlieggaten zichtbaar. De larven maken ronde en diepe gangen. De uitvlieggaten zijn van gevarieerde diameter omdat de mannetjes en vrouwtjes nogal verschillen in grootte. De verschillende soorten die op de grove den kunnen worden aangetroffen zijn dan ook niet echt uit elkaar te houden wat knaagsporen betreft. Zo maakt de zwarte dennenhoutwesp, *Xeris spectrum* (Linnaeus), ronde gangen van soms meer dan een meter lang die 3 tot 4 millimeter in doorsnede zijn. De reuzenhoutwesp, andere *Urocerus*-soorten, maar ook *Sirex*-soorten maken vergelijkbare gangen van 4 tot 7 mm in diameter. De zwarte dennenhoutwesp is wel afhankelijk van dezelfde schimmels als de *Urocerus*- en *Sirex*-soorten, maar inoculeert deze niet zelf.

Deze soort komt dan ook alleen voor in hout dat door de andere soorten wordt gebruikt (Ehnström & Axelsson 2002). De gangen van deze houtwespen zijn afgezien van de laatste centimeters die als popkamers gebruikt worden extreem dicht gepakt met fijn knaagpoeder. Voor het aanleggen van diepere nestcellen zullen hun opvolgers dan ook het nodige graafwerk moeten doen.

De blauwe denneprachtkever is een echte cambiumsoort. Deze soort werd pas in 1997 voor het eerst waargenomen in Nederland (Moraal 2008). Sporen van deze kever vinden we op de Strabrechtse Heide op staande en liggende bomen die redelijk wat zon krijgen. Ze zijn vooral op de stam te vinden, maar minder in het laagste gedeelte en de stamvoet. Ze werden niet binnenin de verbrande bosbestanden gevonden, wat voor deze zonminnende soort niet verwonderlijk is. Ook Moraal (2008) vond ze na stormvellingen op de Veluwe vooral in open en sommige stormvlaktes. Om onduidelijke redenen werd deze kever ook niet op de vliegdenen en hoogstobben van de heide en stuifzanden gevonden. De inventarisatie was niet dekkend, dus deze kan ook gemist zijn. Als de bast van de boom dik genoeg is verpoet deze kever in deze bast (figuur 7).

Een andere typische cambiumsoort is de grijze ribbelboktor. Deze soort is zowel op naald- als loofbomen te vinden. De nauw verwante geelzwarte ribbelboktor, *Rhagium mordax* (Linnaeus), heeft een sterk vergelijkbare biologie. Deze laatste soort komt vooral voor op loofbomen, maar wordt daarnaast ook sporadisch op naaldbomen gevonden (Bílý & Mehl 1989, J. ten Hoopen eigen waarnemingen). Deze heeft een vergelijkbare popkamer als de grijze ribbelboktor, maar meestal niet zo duidelijk een 'bedje' van spaanders (figuur 8). De afmetingen van de popkamer en het uitvlieggat van de geelzwarte ribbelboktor zijn vaak ook wat groter. De uitvlieggaten van de grijze ribbelboktor zijn 'slordig' (wat rondig, ovalig of vierkantig) en zo'n 6 mm in doorsnede. Tijdens de inventarisaties werden enkele dode exemplaren van deze grijze ribbelboktor gevonden. De 'bedjes' zijn nog lang op de bomen zichtbaar. Als deze bedjes er zijn afgefallen zie je duidelijk de rechthoekige plekken (verdiepingen in het hout) waar de spaanders uitgeknaagd zijn. Dit zijn de enige sporen van deze kever in het hout van de boom.

In een latere fase komen onder andere nog boktorsoorten die net als de grootoogboktorren vooral in de lagere delen van



8. Larve van de grijze ribbelboktor, *Rhagium inquisitor*, in de typische, met een bedje van spaanders omgeven poppenwieg op grove den (bast verwijderd). Foto: Jan ten Hoopen

8. Larva of the ribbed pine borer, *Rhagium inquisitor* in its typical pupal chamber with a ring of wood fibres on Scotch pine (bark removed).

de boom te vinden zijn. De vrij zeldzame kortsprietboktor, *Asemum striatum* (Linnaeus), begint net als grootoogboktorren eerst onder de bast en gaat later het hout in. De larve van deze kever is wat meer in het kernhout te vinden dan de grootoogboktorren. De algemeen voorkomende wortelbok, *Spondylis buprestoides* (Linnaeus), gaat meteen het hout in en is meer in de ondergrondse delen van de boom te vinden. De algemene gewone smalboktor, *Corymbia rubra* (Linnaeus), gaat ook meteen het hout in. Al deze boktorsoorten maken duidelijke, goed van elkaar te onderscheiden gangen in het hout. De uitvlieg-gaten van de wortelbok zijn veelvuldig te vinden op de wat oudere stobben op de Strabrechtse Heide. Hoger op de stammen zijn in een later stadium ook keversoorten als bijvoorbeeld de gewone houtwormkever, *Anobium punctatum* (De Geer), te verwachten.

Houtnestelende bijen en wespen op de Strabrechtse Heide

De waarnemingen bij de in 1998 gecreëerde hoogstobben lieten zien dat de kevergangen al vrij snel gevonden worden door een aantal solitaire bijen en wespen. De tweede auteur nam een groot aantal maskerbijtjes (*Hylaeus* spp.) en soorten als de behangerwesp, *Discoelius zonalis* (Panzer), en de kameelhalswesp, *Lestica clypeata* (Schreber), waar in vraatgangen van houtkevers in deze hoogstobben. De kameelhalswesp is een vrij zeldzame en afnemende zuidelijke soort die zowel kevergangen als gangen van wespen van het genus *Ectemnius* gebruikt (Peeters et al. 2004). De behangerswesp is ook een vrij zeldzame soort die vooral in het zuidoosten van Nederland voorkomt en ook gebruik maakt van kevergangen in dode bomen (Peeters et al. 2004). Na de grote brand in 2010 zijn een groot aantal bomen en zelf hele stukken dood bos blijven staan. Een dergelijke grote hoeveelheid dode bomen levert een mooi arsenaal aan nestgelegenheid op. Met gangen die variëren van krap een mm in doorsnede tot ruim een centimeter zijn de obligate diameters voor een natuurlijk insectenhotel voorhanden op de Strabrechtse Heide. Twee jaar na de brand in 2010 maakt al een groot aantal invertibraten gebruik van de kevergangen. Er werden onder andere pissebedden, oorwormen en duizendpoten gevonden op verschillende plekken in de gangen en onder de bast. Op twee

plekken werden in de vrij ondiepe popkamers van de blauwe denneprachtkever in dode dennen meerdere broedcellen gevonden van solitaire bijen (niet op soort gebracht, figuur 8). De massale hoeveelheid diepe gangen van de grootoogboktorren kwamen pas in het najaar van 2012 beschikbaar toen deze kevers massaal uitvlogen. Voor veel soorten solitaire bijen en wespen was toen het seizoen al voorbij.

Verder inventarisaties zouden meer inzicht kunnen geven in de soorten die van deze nestgelegenheden kunnen profiteren. Bij eerdere inventarisatie en waarnemingen (niet op dode bomen) werden op de Strabrechtse Heide enkele andere zeldzame houtbewonende soorten als de zwartbronsen houtmetselbij, *Osmia niveata* (Fabricius), en de bedreigde muurwesp *Symmorphus fuscipes* (Herrich-Schäffer) gevonden (Van den Munckhof-Heunen & Smits 2003). Het zou ook interessant zijn om verdere inventarisaties aan de dode bomen te combineren met opnamen van de omringende vegetatie. Als we naar de open milieus kijken die we nu aantreffen (heide, stuifzand en kapvlakte) zien we drie erg verschillende typen wat betreft vegetatie en continuïteit. Zo zullen de kapvlaktes op den duur dichtgroeien met bos, waardoor omstandigheden voor wespen en bijen snel minder gunstig worden.

Concluderend

Zoals onze waarnemingen en die van anderen laten zien, vormen dode bomen in een open milieu als op de Strabrechtse Heide een waardevolle (deel)habitat voor een (potentieel) groot aantal soorten. Korstmossen, zwammen en insecten behoren tot de belangrijkste soortgroepen die hiervan kunnen profiteren. Kijken we naar insecten, dan profiteren in eerste instantie een groot aantal van hout levende kevers, maar ook bijvoorbeeld een soortgroep als houtwespen. Voor een zeldzame soort als de timmerbok, die waarschijnlijk niet meer voorkomt in Noord-Brabant, zijn dode bomen in een open milieu waarschijnlijk van groot belang voor een levensvatbare populatie. Hetzelfde geldt voor de zeldzame en warmteminnende behaarde borstelboktor en goudgepunteeerde denneprachtkever die beide in 2012 op de Strabrechtse Heide gevonden werden. Met een steeds dichter wordend Nederlands bos en een afname van bosbranden, kan het sporen van (dode) bomen in heideterreinen en andere open

milieus een belangrijke rol spelen voor zonminnend xylofage 'bossoorten'. De bovengronds nestelende bijen en wespen die vervolgens in de gangen van zeldzame, maar vooral ook algemene xylofage soorten nestelen kunnen hier op hun beurt weer van profiteren. Hoewel de rol van dood hout voor deze soortgroepen nog nauwelijks onderzocht is, laten enkele waarnemingen op de Strabrechtse Heide zien dat ze hiervan zeker kunnen profiteren. Het verwijderen van bos en bomen voor omvorming naar heide of stuifzanden, al dan niet na brand, is dan ook een mooie gelegenheid om meer rekening te houden met de flora en fauna die van dode bomen in deze milieus kan profiteren.

De algemene en zeldzame soorten die in deze beperkte inventarisaties gevonden werden, zijn daarbij maar een inkijkje in de diversiteit die hiervan profiteert. De meeste soorten blijven voor ons verborgen in de donkere kevergangen.

Dankwoord

Wij danken Oscar Vorst voor de hulp bij het determineren van de goudgepunteerde dennenprachtkever en een anonieme referent voor constructief commentaar op een eerdere versie van dit artikel.

Literatuur

- Abrahamsson M, Jonsell M, Niklasson, M, & Lindblad M 2009. Saproxylic beetle assemblages in artificially created high-stumps of spruce (*Picea abies*) and birch (*Betula pendula/pubescens*) – does the surrounding landscape matter? *Insect Conservation and Diversity* 2: 284-294.
- Bílý S & Mehl O 1989. Longhorn Beetles (Coleoptera, Cerambycidae) of Fennoscandia and Denmark. Series: Fauna Entomologica Scandinavica. Volume 22.
- Bense U & Geis K-U 1998. III Holzkäfer. In: W. Bücking. Faunistische Untersuchungen in Bannwäldern: Holzbewohnende Käfer, Laufkäfer und Vögel. Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg.
- Bouget, C 2005. Short-term effect of wind-storm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests Part I. Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management* 216: 1-14.
- Coelho J, & Ladage L 1999. Foraging capacity of the great golden digger wasp *Sphex ichneumoneus*. *Ecological entomology* 24: 480-483.
- Djupström LB, Weslien J, Ten Hoopen J & Schroeder LM 2012. Restoration of habitats for a threatened saproxylic beetle species in a boreal landscape by retaining dead wood on clear-cuts. *Biological Conservation* 155: 44-49.
- Dodds KJ, Graber C & Stephen FM 2001. Facultative intraguild predation by larval Cerambycidae (Coleoptera) on bark beetle larvae (Coleoptera: Scolytidae). *Community and Ecosystem Ecology* 30: 17-22.
- Dodds KJ, Graber C, Stephen FM 2002. Oviposition biology of *Acanthocinus nodosus* (Coleoptera: Cerambycidae) in *Pinus taeda*. *Florida Entomologist* 85: 452-457.
- Ehnström B & R Axelsson 2002. Insekts-gnag i bark och ved. Uppsala: SLU ArtDatabanken.
- Frei A. 2006. Licht und Totholz - Das Paradies für holzbewohnende Käfer. *Zürcher Wald* 5: 17-19.
- 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.
- Fricke JM 1991. Trap-nest bore diameter preferences among sympatric *Passaloecus* spp. (Hymenoptera: Sphecidae). *The great lakes Entomologist* 24: 123-125.
- Gathmann A & Tschamtkes T 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of animal ecology* 71: 757-764.
- Harrington TC 2005. Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners. In: *Ecological and Evolutionary Advances in Insect-Fungal Associations* (Vega FE & Blackwell M eds): 257-291. Oxford University Press.
- 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* 5: 403-413.
- Jankowiak R, & Rossa R 2007. Filamentous Fungi Associated with *Monochamus galloprovincialis* and *Acanthocinus aedilis* (Coleoptera: Cerambycidae) in Scots Pine. *Polish Botanical Journal* 52: 143-149.
- Jankowiak R 2005. Fungi associated with *Ips typographus* on *Picea abies* in southern Poland and their succession into the phloem and sapwood of beetle-infested trees and logs. *Forest Pathology* 35: 37-55.
- Jansen P & Van Benthem M 2008. Bosbeheer en biodiversiteit. Stichting Matrijs & Stichting Probos.
- Jonsell M 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biological Conservation* 118: 163-173.
- Kenis M, Wermelinger B & Grégoire J-C 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae - a review. In: *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis* (Lieutier F, Day K.R, Battisti A, Grégoire J-C & Evans HF eds): 237-290. Springer.
- Krokene P & Solheim H 1996. Fungal associates of five bark beetle species colonizing Norway spruce *Canadian Journal of Forest Research* 26: 2115-2122.
- Krokene P & Solheim H 1998. Pathogenicity of four blue-stain fungi associated with aggressive and nonaggressive bark beetles. *phytopathology* 88: 39-44.
- Köhler F 2000. Totholzkäfer in Naturwaldzellen des nördlichen Rheinlands: Vergleichende Studien zur Totholzkäferfauna Deutschlands und deutschen Naturwaldforschung: Naturwaldzellen Teil VII. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen. Band 18.
- Lindhe A, Åsenblad N & Toresson H 2003. Cut logs and high stumps of spruce, birch, aspen and oak – nine years of saproxylic fungi succession. *Biological conservation* 119: 443-454.
- Linnakoski R 2011. Bark beetle-associated fungi in Fennoscandia with special emphasis on species of *Ophiostoma* and *Grosmannia*. *Dissertationes Forestales* 119.
- Makino S, Goto H, Inoue T, Sueyoshi M, Okabe K, Hasegawa M, Hamaguchi K, Tanaka H & Okochi I 2006. The monitoring of insects to maintain biodiversity in Ogawa Forest Reserve. *Environmental monitoring and assessment* 120: 477-485.
- 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 L 2008. Blauwe dennenprachtkever in stormhout – nieuw fenomeen. *Vakblad Natuur Bos Landschap* 5(2): 20-21.
- Moraal LG & Jagers op Akkerhuis GAJM 2011. Changing patterns in insect pests on trees in The Netherlands since 1946 in relation to human induced habitat changes and climate factors - an analysis of historical data. *Forest Ecology and Management* 261: 50-61.
- Müller J, Bußler H, Gofßner M, Rettelbach T & Duelli P 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*. 17: 2979-3001
- Paine TD, Raffa KF & Harrington TC 1997. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Review of Entomology* 42: 179-206
- Pajares JA, Ibeas F, Díez JJ & Gallego D 2004. Attractive responses by *Monochamus galloprovincialis* (Col., Cerambycidae) to host and bark beetle semiochemicals. *Journal of Applied Entomology* 128: 633-638.
- Peeters TMJ, Van Achterberg C, Heitmans WRB, Klein WF, Lefeber V, Van Loon AJ, Mabelis AA, Nieuwenhuijsen H, Reemer M, De Rond J, Smit J & Velthuis HHW 2004. De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). *Nederlandse Fauna* 6. Nationaal Natuurhistorisch museum Naturalis, KNNV uitgeverij & European Invertebrate Survey - Nederland.
- Peeters TMJ, Nieuwenhuijsen H, Smit J, Van der Meer F, Raemakers IP, Heitmans WRB, Van Achterberg K, Kwak M, Loonstra AJ, De Rond J, Roos M & Reemer M 2012. De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). *Natuur in Nederland* 11. Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey - Nederland.
- Persson Y, Vasaitis R, Långström B, Ohrn P, Ihrmark K, Stenlid J 2009. Fungi vectored by the bark beetle *Ips typographus* following hibernation under the bark of standing trees and in the forest litter. *Microbial Ecology* 58: 651-659.
- Petterson EM & Boland W 2003. Potential parasitoid attractants, volatile composition throughout a bark beetle attack. *Chemoecology* 13: 27-37

- Polidori C, Boesi R & Borsato W 2011. Few, small, and male: multiple effects of reduced nest space on the offspring of the solitary wasp, *Euodynerus* (*Pareuodynerus*) *posticus* (Hymenoptera: Vespidae). *Comptes rendus biologies* 334: 50-60.
- Rosenheim J, Nonacs P & Mangel M 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *American Naturalist* 148: 501-535.
- Roulston T, & Cane J 2000. The effect of diet breadth and nesting ecology on body size variation in bees (Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society* 73: 129-142.
- Schoeller EN, Husseneder C, Allison JD 2012. Molecular evidence of facultative intraguild predation by *Monochamus titillator* larvae (Coleoptera: Cerambycidae) on members of the southern pine beetle guild. *Naturwissenschaften* 99: 913-24.
- Schroeder LM & Weslien J 1994. Interactions between the phloem-feeding species *Tomicus piniperda* (Col.: Scolytidae) and *Acanthocinus aedilis* (Col.: Cerambycidae), and the predator *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) with special reference to brood production. *Entomophaga* 39: 149-157.
- Schroeder LM 1997. Oviposition behavior and reproductive success of the cerambycid *Acanthocinus aedilis* in the presence and absence of the bark beetle *Tomicus piniperda*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 82: 9-17.
- Schroeder LM, Weslien J, Lindelöw Å & Lindhe A 1999. Attacks by bark- and wood-boring Coleoptera on mechanically created high stumps of Norway spruce in the two years following cutting. *Forst Ecology and Management* 123: 21-30.
- Schroeder LM 2003. Differences in responses to a-pinene and ethanol, and flight periods between the bark beetle predators *Thanasimus femoralis* and *T. formicarius* (Col.: Cleridae). *Forest Ecology and Management* 177: 301-311.
- Schroeder LM, Ranius T, Ekblom B & Larsson S 2006. Recruitment of saproxylic beetles in high stumps created for maintaining biodiversity in a boreal forest landscape. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2168-2178.
- Stokland JN, Siitonen J & Jonsson BG 2012. Biodiversity in dead wood. 1st ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Togashi K 1990. Life table for *Monochamus alternatus* (Coleoptera, Cerambycidae) within dead trees of *Pinus thunbergii* Jpn. *Japanese Journal of Entomology* 58 (2): 217-230.
- Tscharntke T, Gathmann A & Steffan-Dewenter I 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology* 35: 708-719.
- Van den Boom P 2004. A long-term inventory of lichens and lichenicolous fungi of the Strabrechtse Heide and Lieropse Heide in Noord-Brabant, The Netherlands. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 13: 131-151.
- Van den Munckhof-Heunen M & Smits J 2003. *De angeldragers van de Strabrechtse Heide*. Eigen uitgave.
- Vodka S, Konvicka M & Cizek L 2008. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation* 13: 553-562.
- Wagner TL, Fargo WS, Flamm RO, Coulson RN & Pulley PE 1987. Development and mortality of *Ips calligraphus* (Coleoptera: Scolytidae) at constant temperatures. *Environmental Entomology* 16: 484-496.
- Wallace HR 1954 Notes on the biology of *Arhopalus fesus* Mulsant (Coleoptera: Cerambycidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology* 29: 99-113.
- Weslien J, Djupström LB, Schroeder M & Widénfalk O 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of Animal Ecology* 80: 1155-1162.
- Zeegers T & Heijerman Th 2008. *De Nederlandse boktorren* (Cerambycidae). *Entomologische tabellen* 2: 1-120.
- Zurbuchen A, Cheesman S, Klaiber J, Müller A, Hein S & Dorn S 2010. Long foraging distances impose high costs on offspring production in solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 79: 674-681.
- Zurbuchen A, Landert L, Klaiber J, Müller A, Hein S & Dorn S 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation* 143: 669-676.

Summary

Succession in a beetle gallery

The knowledge of saproxylic insects is fragmented and management aimed at promoting diversity of these insects is therefore often (necessarily) based on assumptions. One common assumption is that these insects are found mainly in closed forests. Recent research shows that many saproxylic insects, especially those depending on floral resources in their adult life, are found more in gaps or other open environments than in the closed forest. The role of dead trees in open environments is therefore often underestimated in the management of the landscape. When heathland or drift sands overgrown with trees or forests are restored in The Netherlands, all trees are often removed. In the nature reserve 'Strabrechtse Heide' in the south of The Netherlands, a more moderate management is practiced. High stumps or complete trees are left behind after restoration of these areas. This resulted in interesting observations of wood inhabiting bees and wasps, but also of rare lichens growing on these stumps. After a big fire in this area on the 1st of July 2010, large amounts of dead trees and forest were spared that would otherwise have been cut. We take a look at the galleries that some of the wood-boring species make in dead Scotch pine trees, the dominant tree species in this area. We discuss what effect these mostly common species can have on opportunities for wood nesting bees and wasps. Although a limited time was spent on investigating species, some for The Netherlands rare wood boring and wood nesting species were found to benefit from the high stumps and dead trees in this area. We argue that dead wood in open environments like these can contribute to an increased diversity of saproxylic insects, but also of other flora and fauna.



Jan ten Hoopen
1Nature
Merelstraat 12
6823 CT Arnhem
jan@1nature.nl

Jap Smits
Wilgenroosstraat 39
5644 CE Eindhoven