

De betekenis van dood hout voor ongewervelde dieren

Dead wood and invertebrates

A. A. Mabelis

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum

Soortenrijkdom

Voedselzoekende vogels tonen soms een opvallende belangstelling voor dode en kwijnende bomen. Ze pikken niet alleen naar beestjes die over de stam lopen of zich in spleten van de stam ophouden, maar ook naar diertjes die onder de schors zitten. Deze kunnen we tot de houtbewoners rekenen, al behoeven ze nog niet van dat milieutype afhankelijk te zijn en kunnen ze het dode hout als tijdelijke verblijfplaats hebben opgezocht. Het gaat hier om meer dan duizend soorten van de meest uiteenlopende groepen: mijten, springstaarten, kevers (en/of hun larven), larven van vliegen en muggen, mieren, bijen, wespen, rupsen, cicaden, wantsen, tripsen, pissebedden, duizendpoten, miljoenpoten, spinnen en slakken. Kortom vrijwel alle groepen ongewervelden kunnen in dood hout worden aangetroffen. Vooral kleine insecten, zoals mijten en springstaarten, zijn doorgaans rijk vertegenwoordigd. Allereerst wat betreft het aantal individuen, maar ook wat betreft het aantal soorten. Binnen 1 ha loofbos vond Fager (1968) al 45 soorten mijten en 24 soorten springstaarten in dode eiketakken die op de grond lagen; dit is samen ca. 60% van het totaal aantal soorten in die takken. Ook de verscheidenheid aan keverlarven is doorgaans erg groot. Zo vond Derksen (1941) in dood beukehout in een bos bij Rostock (DDR) 78 soorten keverlarven (en kevers), behorend tot 32 families! In totaal trof hij 217 in het veld herkenbare insectesoorten in dood beukehout aan, dus exclusief de zeer kleine insecten, zoals springstaarten. Aangezien veel insecten slechts aan hout van bepaalde boomsoorten zijn gebonden, zal de totale houtbewonende fauna van bossen met een gevarieerde soortensamenstelling nog veel rijker zijn. Uit een oogpunt van natuurbehoud is het gewenst deze soortenrijkdom te behouden. Als al het dode en vermoltde hout uit een bos zou worden verwijderd, zou het volgens Elton (1966) waarschijnlijk voor meer dan 1/5 deel van zijn fauna worden beroofd.

Ook wat hun functie betreft verdienen houtbewonende soorten onze aandacht. Onder hen vinden we soorten die van de bast, het spint en/of het kernhout leven (met of zonder hulp van schimmels of bacteriën), soorten die van aas of ander organisch afval leven, schim-

Summary

A rich fauna of wood dwellers will only be found in woodland with an ample supply of dead wood in various stages of decay and of differing size. For this reason, it is important for this fauna to leave both standing and fallen trees, tree stumps, dead branches on living trees, and small twigs in the litter of the wood. The kind of wood is also important and should accord with the particular animal's life cycle; oakwood, for example, can provide a suitable biotope for insects with a long development. The number of species can thus be increased by providing the aforementioned variety in dead wood, but it should be stressed that dead wood alone is no guarantee for a rich fauna of wood dwellers. The quality is also important, and attention must first be turned to providing enough variety in the dead wood before the Dutch fauna that has already been depleted, can return to its former state.

meleeters, parasieten, predatoren en soorten die het dode hout gebruiken als nest-, schuil- of overwinteringsgelegenheid. Een aantal van hen hebben een grote invloed op de afbraaksnelheid van het dode hout. In hout waar ze voorkomen verloopt de successie van houtbewoners sneller dan elders.

Successie

Minder vitale bomen worden doorgaans het eerst aangetast door basikevers of bastvretende snuitkevers. Dit geldt vooral voor boomsoorten die bij verwonding een geur verspreiden die bepaalde soorten bastkevers aantrekt, zoals naaldbomen. In de schors van de favoriete soort legt het wijfje haar eieren. De larven van deze kevers eten vrijwel uitsluitend van de suikerrijke bast (het floem), waarbij karakteristieke vraatpatronen ontstaan. Het gevolg is dat bast en spint plaatselijk uitdrogen en het milieu ongeschikt wordt voor de larven. Voor hen is het daarom van belang dat ze de dunne laag levend weefsel benutten voor ze geheel is uitgedroogd. De ontwikkeling van ei tot volwassen kever verloopt dan ook snel; vaak binnen drie tot vier maan-

den. Door de snelle achteruitgang in kwaliteit van de woonplaats komen bastkevers alleen in de eerste jaren van geveld of afgevalven hout voor; ze worden al spoedig afgelost door andere bewoners.

Nadat bast en spint plaatselijk zijn uitgedroogd komt de schors wat lossere te zitten. De ruimte die nu achter de schors ontstaat biedt een geschikt milieu voor veel soorten van uiteenlopende aard, vooral mijten, springstaarten, vliegelaarven, keverlarven en volwassen kevers. Ze leven hier van organische afvalstoffen, schimmels of dieren. Onder hen bevinden zich soorten die gedurende het gehele larvale en/of volwassen stadium onder de schors leven en dus aan dood hout zijn gebonden en soorten die zowel buiten als onder de schors kunnen worden aangetroffen en niet direct van dood hout afhankelijk zijn.

Zolang er veel insecten achter de schors zitten zijn er ook altijd wel verscheidene parasieten van de partij. Sommige van hen prikken larven vanaf de buitenzijde van de schors aan met een legboor (sluipwespen), terwijl andere soorten naar binnen dringen door spleten of boorgangen om eieren bij (of in) een slachtoffer te kunnen leggen (sluipvliegen). Deze parasieten belagen ook jonge larven van boktorren die aanvankelijk uitsluitend van het levende weefsel onder de schors (bast en cambium) eten. Pas in een later stadium boren deze larven zich dieper in de stam en bereiken daarbij het harde kernhout (via het spinthout). Ze komen dan in een milieu terecht dat een lage voedingswaarde bezit. De stofwisseling van diepboorders verloopt dan ook traag en hun ontwikkeling duurt vaak nogal lang: meestal een paar jaar, soms meer (huisboktor ca. vijf jaar, lederbok ca. vier jaar, reuzenhoutwesp ca. drie jaar, wilgehoutruips twee tot drie jaar). Zolang de boomkern niet door agressieve schimmels (kernrot) wordt aangetast blijft het milieu lange tijd vrij constant, waardoor ze generaties achtereenvolgende van dezelfde woonplaats gebruik kunnen maken.

Het diepboren is van belang voor organismen die niet zelf gangen in het kernhout kunnen boren, maar wel in het boormeel kunnen gediijen dat door de boren de larven is achtergelaten. Evenals de bastkevers kunnen deze indringers de boom met schimmels infecteren, waardoor het milieu ingrijpend wordt veranderd. Het fijngeknaagde hout biedt immers een geschikte voedingsbodem voor een snelle ontwikkeling van schimmeldraden, waardoor de fysische en chemische eigenschappen van het hout veranderen: het hout rot weg. De cellulose wordt hierbij omgezet tot stoffen die door ongewervelden als voedsel kunnen worden benut. Het milieu wordt hierdoor niet alleen geschikter voor soorten die van rottend hout leven, o.a. verscheidene soorten zwartlijfkevers, vliegende herten, bladsprietkevers en kortschildkevers, maar ook voor soorten die uitsluitend van schimmels leven, zoals ver-

scheidene soorten mijten, vliege- en keverlarven. Met de uitbreiding van het netwerk van schimmeldraden verandert dan ook de fauna van samenstelling.

Na een of meer jaren laat de schors geleidelijk los en gaat de boom steeds meer tekenen van aftakeling vertonen. Als er zich bovendien schimmels in de boomkern gaan ontwikkelen of houtbewonende mieren er zich in gaan vestigen, verloopt het aftakelingsproces des te sneller. De boom wordt dan voor een groot deel uitgehold. Op een gegeven moment valt de boom om en raakt de stam voor een deel overgroeid met mossen, varens en hogere planten. In dit laatste vervalstadium kunnen we niet alleen kortschildkevers, kniptorlarven, vliegelaarven en muggelaarven aantreffen, maar ook soorten die vanuit de strooisellaag op de bosbodem in het vermolmd hout zijn gekropen, zoals loopkevers, miljoenpoten, duizendpoten, pissebedden, spinnetjes, mijten, springstaarten, wormpjes en slakken. De fauna van verschillende soorten rottende stammen en stronken zullen hierdoor steeds meer op elkaar gaan lijken. Het hout wordt door al deze dieren verder uitgehold en valt tenslotte uiteen. Daarmee verdwijnen ook de laatste houtbewoners.

Verspreiding

De duur van het aftakelingsproces van de boom valt moeilijk te voorspellen. Er zijn grote individuele verschillen, zowel tussen verschillende boomsoorten, als tussen gelijksoortige bomen met een verschillende standplaats. Sommige minder vitale bomen worden snel en grondig aangepakt, terwijl andere nog lange tijd vrij gaaf blijven. Houtbewonende insectesoorten zijn dan ook doorgaans niet regelmatig over de bomen in het bos verdeeld en ook binnen een enkele dode stam, stronk of tak heeft iedere soort duidelijke voorkeursplaatsen. Dit houdt niet alleen verband met de verdeling van het voedsel, maar ook met abiotische factoren, zoals temperatuur en vocht. De dikte en de expositie van het hout is hierbij van groot belang. Dun hout zal meer aan de schommelingen van het microklimaat onderhevig zijn dan dik hout. Evenzo zal een boom aan de bosrand meer aan weersinvloeden worden blootgesteld dan een boom die in het bos staat. Schommelingen in temperatuur en vochtigheidsgraad van het hout zijn van belang voor de ontwikkeling van schimmels en de voortplanting van houtbewonende diersoorten en dus ook voor de duur van de vervalfase van een boom. Hoewel boomschors een zekere beschermende werking heeft tegen uitdroging, wordt de stralingswarmte van de zon er nauwelijks door getemperd. Onder de schors kan de temperatuur zelfs veel hoger oplopen dan de luchttemperatuur erbuiten en er zijn hogere temperaturen gemeten dan houtbewonende insecten kunnen verdragen (Graham 1925, Savely

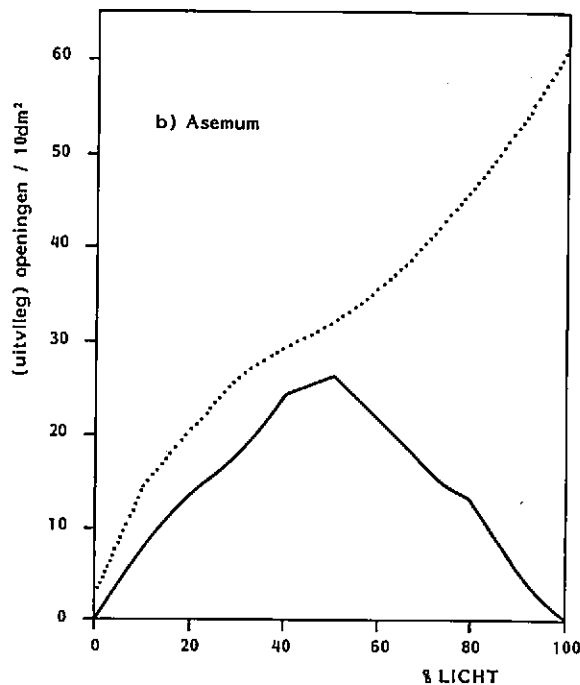
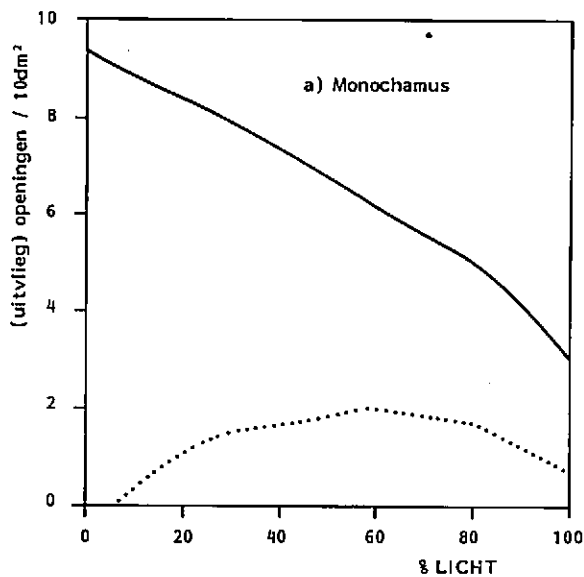


Fig. 1 Larvedichtheid van twee soorten boktorren in liggende dennestammen (*Pinus strobus*) in relatie tot de temperatuur (naar Graham 1925). De larvedichtheid werd geschat door het aantal uitvliegopeningen te tellen, als relatieve maat voor de temperatuur werd de hoeveelheid licht op de stam gemeten (temperatuur en lighthoeveelheid zijn sterk positief gecorreleerd).
 — = de bovenzijde van de stam, = onderzijde van de stam.

1939). Het bereiken van extreem hoge temperaturen hangt niet alleen af van de hoeveelheid zonnestraling die het stamoppervlak bereikt en van de invalshoek van de straling, maar ook van de dikte, de structuur en de kleur van de schors. Voor zover mogelijk zullen insecten extremen mijden en situaties opzoeken waar de optimale temperatuur- en vochtigheidsgraad het beste wordt benaderd. Dit komt tot uiting in een verschillende verspreiding van houtbewonende soorten in eenzelfde stuk hout. Figuur 1 (a en b) laat het verschil zien in temperatuurpreferentie tussen twee soorten boktorren voor de bovenzijde en de onderzijde van een liggende stam: bij *Monochamus* is de larvedichtheid aan de bovenzijde van de stam geringer naarmate het betreffende stamdeel meer in de zon ligt, terwijl *Asemum* zijn optimum heeft in de halfschaduw, althans voor zover het de bovenzijde van de stam betreft. De figuur laat zien dat voor de onderzijde van de stam andere condities optimaal zijn. Het blijkt dat *Monochamus* zijn grootste dichtheid bereikt aan de bovenzijde van geveld (en omgevallen) bomen die in de schaduw liggen en *Asemum* aan de onderzijde van stammen die in de zon liggen (Graham 1925). De soorten verschillen ook met betrekking tot hun vochtpreferentie. Figuur 2 geeft een beeld van de verdeling van de soorten over liggende stammen waarvan een der beide uiteinden was opgelicht, zodat er een vochtgradiënt

ontstond. Hoewel de vochtgradiënt tussen beide uiteinden van de stammen aan de onderkant anders verliep dan aan de bovenkant en het vochtgehalte van de stammen bovendien van tijd tot tijd wisselde onder invloed van vochtigheid van de omringende lucht, illustreert de figuur duidelijk dat *Asemum* vooral in het vochtiger deel van de stam voorkomt, terwijl *Monochamus*, die een minder duidelijk vocht optimum vertoont, een iets droger milieu schijnt te prefereren. Over het algemeen zullen trouwens insecten die diep in het hout boren, zoals boktorren, minder sterk aan schommelingen van temperatuur en vochtigheid worden blootgesteld dan insecten die vlak onder de schors leven, zoals de bastkevers. Temperatuur en vocht hebben dus naast voedsel een belangrijke invloed op de verdeling van verschillende houtbewonende insecten over de beschikbare hoeveelheid hout.

Enkele houtbewonende soorten

Veel soorten die in dode en kwijnende bomen kunnen worden aangetroffen zijn geen blijvende bewoners; ze vertonen een tijdelijke voorkeur voor het vochtige en beschutte milieu en zoeken er meestal ook naar voedsel. Dood hout heeft vooral betekenis voor soorten die aan dit milieutype zijn gebonden. In het bijzonder verdienen de soorten die slechts in oude stammen van

bepaalde boomsoorten voorkomen onze aandacht. Van de talrijke soorten die op één of andere manier van kwijnende bomen en dood hout afhankelijk zijn zullen we hieronder slechts een klein aantal soorten de revue laten passeren. Bij de selectie heb ik me laten leiden door hun bekendheid (bijv. vliegend hert), talrijkheid (bijv. gewone wesp) en/of economische betekenis (bijv. huisboktor).

Kevers

Een groot aantal keversoorten van uiteenlopende families zijn van dood hout afhankelijk. Larven van de bastkevers (Ipidae), waarvan ca. 55 soorten in ons land voorkomen, leven voor het merendeel onder of in de schors. Larven van de grote berkespintkever (*Scolytus ratzeburgi*) vreten bijvoorbeeld figuren in de bast en de schors van oude en ziekelijke, enigszins kwijnende bomen. In tegenstelling tot wat de Nederlandse naam suggereert blijft het spint daarbij intact. Er zijn echter ook bastkevers die dieper in het hout boren. Terwijl de onder de schors levende soorten van de fijngekauwde bast leven, voeden de in het hout borende soorten zich met schimmels die in de boom voorkomen (zgn. ambrosiakevers). Een voorbeeld hiervan is de bekende houtboorder (*Xyleborus dispar*), die in het hout van allerlei soorten bomen is aangetroffen. Hij dringt daarbij ook wel de boorgaten van andere kevers binnen. Verder zijn de twee inlandse soorten van het geslacht *Xyloterus* ambrosiakevers. Deze soorten tasten alleen het hout van geveld en wegwijnende stammen aan als de bast nog aanwezig is. Hierin knagen ze zogenaamde laddergangen.

Boktorren (Cerambycidae) zijn de bekendste houtboorders; in ons land komen ca. 80 soorten voor. De meeste soorten kunnen in verscheidene boomsoorten gedijen, zoals de grote wespenbok (*Plagionotus arcuatus*), waarvan de larven onder andere in oude eiken en beuken zijn te vinden. Er zijn echter ook soorten die kieskeuriger zijn met betrekking tot de boomsoort. Zo komen de larven van de huisbok (*Hylotrupes bajalus*) uitsluitend in oude naaldbomen voor. Spectaculaire vondsten zijn die van de heldenbok (*Cerambyx cerdo*), een 3-5 cm lange tor met opvallend lange sprieten. Deze boktor, waarvan de larven voornamelijk in oude eiken voorkomen en daar gedurende drie tot vier jaar brede gangen in het kernhout knagen, wordt wel als kwartiermaker aangemerkt van het vliegend hert (*Lucanus cervus*), onze grootste inheemse keversoort, waarvan de larven zich alleen in vermolmd eiken kunnen ontwikkelen. In het buitenland schijnen de soorten nogal eens samen voor te komen, maar in Nederland is de heldenbok nog zeldzamer dan het vliegend hert en wordt waarschijnlijk uitsluitend met geïmporteerd hout meegevoerd. Het vliegend hert, waarvan het man-

nijze indrukwekkend gewei-achtige voorkaken bezit, behoort tot de familie der Lucanidae (fig. 3). De soort kan zich alleen handhaven in een milieu met oude eikestronken en -stammen.

Ook onder de kniptorren (Elateridae) vinden we houtbewoners, bijvoorbeeld de Elater-soorten, waarvan er 10 inheems zijn. Één ervan, de dennekniptor (*Elater sanguineus*), die opvalt door zijn helderrode dekschilden, is gebonden aan dennen. De volwassen kever verblijft nogal eens achter de schors, terwijl de



| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |

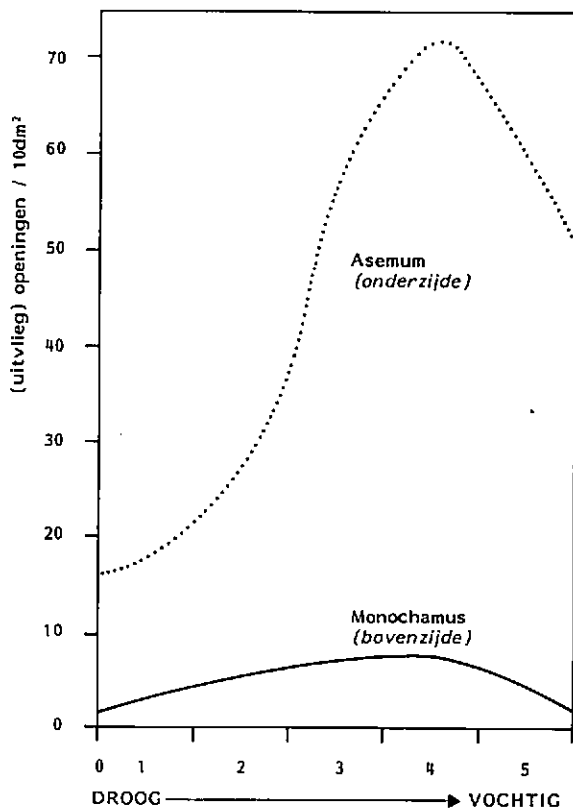


Fig. 2 Larvedichtheid van twee soorten boktorren in schuin neergelegde dennestammen in relatie tot de vochtigheid van het hout (naar Graham 1925). De larvedichtheid werd geschat door het aantal uitvliegopeningen te tellen.
 a *Monochamus*: bovenzijde van dennestammen in de halfschaduw (n = 40)
 b *Asemum*: onderzijde van dennestammen in het volle zonlicht (n = 60)

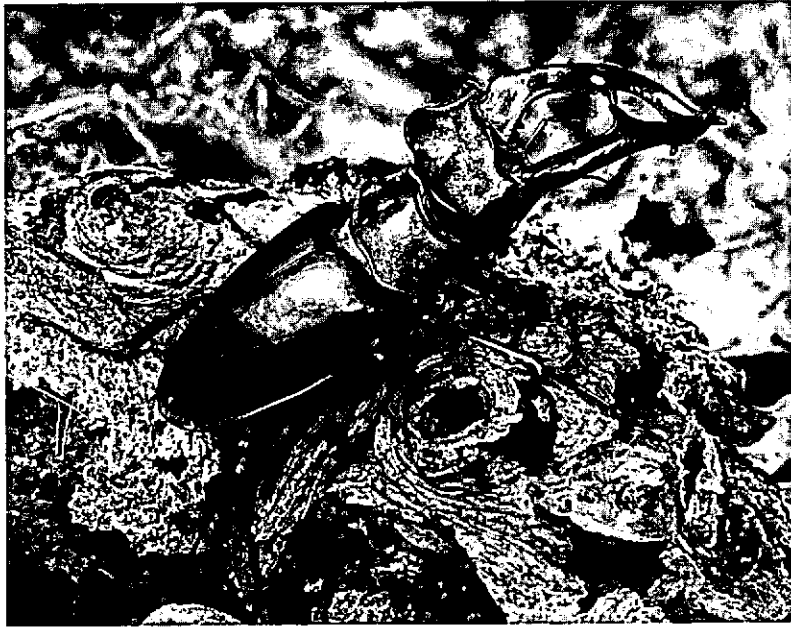


Fig. 3 Vliegend hert (♂): een bewoner van loofbossen met oude vermolmde eiken.

larven in het vermolmd hout leven. De larven van de algemeen voorkomende *Melanotus rufipes* leven voornamelijk in vermolmd wilgehout. Van de snuitkevers (Curculionidae) zijn eveneens een aantal soorten aan dood hout gebonden. De larven van de smalle schorssnuitter (*Cossonus linearis*) vreten gangen weg achter de boomschors, terwijl de volwassen kevers in rottend hout zijn te vinden, vooral van populieren en eiken, maar ook wel van dennen. Van de bladsprietkevers (Scarabaeidae) mag de neushoornkever (*Oryctes nasicornis*) niet onvermeld blijven. Vooral het mannetje valt op door zijn grootte (tot 3,5 cm) en zijn naar achter gekromde hoorn op de kop. De grote dikke larven van deze kever leven voornamelijk in rottend hout, maar worden ook wel eens in composthopen en hopen afvalhout aangetroffen. Tenslotte willen we nog een paar roofkevertjes van de familie der Cleridae noemen: de mierenkever (*Thanasimus formicarius*), die o.a. jacht maakt op de dennescheerder en zijn larven en *Opilo domesticus*, waarvan de larven onder andere jonge larven van de huisbok op het menu hebben staan.

Mieren

De meeste van onze inheemse miersoorten nestelen nogal eens in dood hout, maar slechts een klein aantal soorten zijn er van afhankelijk, zoals de reuzemier (*Camponotus ligniperda*) en de bruine houtmier (*Lasius brunneus*). De reuzemier, onze grootste miersoort, nestelt in ons land vrijwel uitsluitend in naaldbomen, waarvan spint en kernhout worden uitgehold. De soort is de laatste tientallen jaren nog maar sporadisch waargenomen. Zijn achteruitgang is waarschijnlijk het

gevolg van bosbouwkundige methoden, waarbij zieke en kwijnende bomen worden geveld. Ook de vrij zeldzame bruine houtmier is nogal kieskeurig met betrekking tot de woonplaats; de soort nestelt voornamelijk in staande en liggende eike- en beukestammen.

Een soort als de bloedrode roofmier (*Formica sanguinea*) die vooral in dennestronken en liggende dennestammen nestelt, maar zijn nest ook wel in het zand maakt (al of niet met hulp van de grauwwarte mier *F. fusca*), heeft op de zandgronden doorgaans geen gebrek aan vestigingsmogelijkheden. In open terreinen, waar dennestobben talrijk zijn komt de soort dan ook algemeen voor. Houtbewonende soorten die weinig kieskeurig zijn in de keuze van de nestplaats, vinden altijd wel ergens een geschikte plaats om te nestelen, ook in produktiebossen. De glanzende houtmier (*Lasius fuliginosus*) is bijv. algemeen en nestelt niet alleen in stammen en stronken van verschillende soorten bomen en struiken (eik, beuk, populier, wilg, esdoorn, linde, den, meidoorn, vlier en brem), maar graaft zijn nest ook wel eens in het zand uit. Ook het algemene slankmiertje (*Leptothorax acervorum*) nestelt zowel in dood hout (stammen, stronken, takken), als in de grond. Gebleken is evenwel dat in vochtige milieus de aanwezigheid van dode bomen van doorslaggevende betekenis kan zijn voor het voorkomen van miersoorten die doorgaans weinig kieskeurig zijn in de keuze van de nestplaats.

Bijen en wespen

Sommige solitair levende bije- en wespesoorten zoeken holen op in dood hout voor het bouwen van de

nestcellen. Zo nestelt de tronkenbij (*Heriades truncorum*) in verlaten kevergangen, evenals de klokjesbijen (*Chelostoma* soorten). Een aantal andere bijesoorten maken ook wel van andere hopen gebruik en zijn dan ook minder sterk afhankelijk van de aanwezigheid van dood hout, zoals de maskerbijen (*Prosopis* soorten), de behangersbijen (*Megachile* soorten), de metselbijen (*Osmia* soorten) en de sachembijen (*Anthophora* soorten). Van de houtbewonende bijen is de houtbij (*Xylopa violacea*) wel de meest opvallende verschijning: een glanzend zwartblauwe bij ter grootte van een hommelmelkoningin. Kenmerkend is de positie van de broedcellen; deze liggen achter elkaar in een gang die in het dode hout van een stam, stronk of tak is uitgeknaagd. Houtbijen werden vroeger nogal eens in Zuid-Limburg waargenomen, maar zijn thans vrijwel uit ons land verdwenen. Ook een sociaal levende soort, de boomhommel (*Bombus hypnorum*), is aangewezen op minder vitale bomen. Het nest wordt gemaakt in boomholten. Onze sociaal levende wespen (11 soorten) behoren alle tot de familie der plooiwespen (*Vespidae*). De hoornaar (*Vespa crabro*), die opvalt door zijn grootte, is helaas een zeldzame verschijning geworden. Een hoornaarvolk bouwt zijn nest voornamelijk in holten van staande en liggende boomstammen. De meer bekende vertegenwoordigers van het geslacht *Vespa*, waartoe ook de gewone wesp behoort, nestelen in alle mogelijke hopen en zijn dus niet aan boomholten gebonden. Een aantal solitair levende plooiwespen zijn daarentegen wel uitsluitend op boomholten aangewezen, zoals verscheidene soorten metselwespen. Dit geldt ook voor de behangerswesp (*Discoelius zonalis*). Deze slang gebouwde wesp maakt gebruik van oude kevergangen in boomstammen waar ze een rij broedcellen aanlegt. Verder zijn er onder de graafwespen (*Sphecidae*), een zeer grote wespenfamilie van grotendeels solitair levende dieren, nogal wat soorten te vinden die van dood hout afhankelijk zijn, zoals de algemeen voorkomende *Nitela spinolae* die in de boorgaten van houtkevertjes nestelt. Een bekende plantenwespenfamilie is die der houtwespen (*Siricidae*), waarvan de vertegenwoordigers houtborende larven bezitten. De reuzenhoutwesp (*Urocera gigas*) legt haar eitjes in het spinthout van beschadigde bomen (voornamelijk dennen en sparren), waarna de larven, die krachtige kaken bezitten, talrijke gangen in het hout knagen. In ons land wordt deze houtwesp niet vaak aangetroffen. Vermoedelijk wordt hij nogal eens meegevoerd met geïmporteerd hout. Tenslotte zijn ook een aantal sluipwespesoorten (*Ichneumonoidea*) indirect van dood hout afhankelijk omdat ze uitsluitend bepaalde soorten parasiteren die in dood hout voorkomen. Zo is het wijfje van *Helcon tardator* (familie: *Braconidae*) in staat om larven van boktorren vanaf het stamoppervlak

op te sporen en vervolgens met haar lange legboor aan te boren.

Vliegen en muggen

In rottend hout komen veel soorten vlieg- en mugge-larven voor. Een aantal van hen zijn aan dit milieutype gebonden, zoals bepaalde soorten zweefvliegen, dansmuggen en langpootmuggen. De grote larven van de langpootmuggen van het geslacht *Ctenophora* kunnen een relatief belangrijke rol bij de afbraak van het hout spelen. Met hun krachtige kaken wordt het hout fijngeknaagd, waardoor lange en brede gangen ontstaan. Deze gangen vormen de toegangswegen voor insecten die voor verdere afbraak zorgen.

Vlinders

Van de houtbewonende vlindersoorten zijn de houtrupsvlinders (*Cossidae*) het bekendst. De wilgehout-rups (*Cossus cossus*) komt algemeen in ons land voor en valt zowel op door zijn donker vleesrode kleur als door zijn lengte (tot 9 cm). Ze komen vooral voor in wilgen en populieren waarvan de bast beschadigd is. Gedurende hun twee- tot driejarig leven kunnen ze lange gangen in het hout uitknagen. In het voorjaar verhuizen ze nogal eens naar een andere boom en kunnen dan kruipend over de grond worden aangetroffen. Een tweede bekende vertegenwoordiger van de familie is de gestippelde houtvlinder (*Zeuzera pyrina*). Het wijfje zet haar eitjes eveneens in spleten en gaten van verscheidene soorten loofbomen af, waarna de rupsen, eenmaal uitgekomen, zich in het hout boren. Verder zijn de rupsen van een aantal glasvlindersoorten bekende houtboorders, zoals van de populiereglasvlinder (*Paranthrene tabiniformis*), die vrijwel uitsluitend de populier als waardplant heeft, en de rups van de horzelvlinder (*Aegeria apiformis*), die niet alleen in populier, maar ook in wilg, berk, linde en es kan gedijen.

Beheersaspecten

Uit de geschetste opeenvolging van diersoorten in hout dat geleidelijk wegtrot, blijkt dat dode stammen, stronken en takken doorgaans niet als broedplaats zullen fungeren voor soorten die gezonde bomen aantasten en dus schadelijk zijn voor de bosbouw. Dood hout vormt dus in het algemeen, in entomologisch opzicht, geen bedreiging voor gezonde boombestanden.

Soorten die in de beginfase van de successie optreden en vooral in minder vitale en zieke bomen zijn te vinden, kunnen echter wel schade veroorzaken aan gevelde bomen die te lang blijven liggen (houtstapels). De bast- en houtkevers van de familie *Ipidae* vormen in

dit opzicht de belangrijkste groep. Een klein aantal vertegenwoordigers van deze groep tast ook gezonde bomen aan, zoals de grote iepespintkever (*Scolytus scolytus*) en de dennescheerder (*Blastophagus* pini-perda*). De iepespintkever heeft zijn bekendheid vooral te danken aan het feit dat hij een schimmel (*Ophiostoma ulmi*) van zieke naar gezonde bomen kan overbrengen. Hierdoor kunnen iepen over grote afstanden worden besmet en binnen korte tijd afsterven. Aangezien de vrouwelijke kever haar eitjes in de schors van minder vitale iepen legt, mag het hout van dode en kwijnende iepen niet zo blijven liggen, maar moet worden ontschorst. De dennescheerder kan de beheerder eveneens zorgen baren. De larven van dit kleine schorskevertje vreten gangen in de schors van gevelde ziekelijke of kwijnende dennen en veroorzaken op zich weinig schade, maar de volwassen kevers boren zich 's zomers in de jonge denneloten, waardoor deze afvallen en de boom een geschoren uiterlijk krijgt. Door gevelde dennestammen te schillen wordt het milieu van de larven van deze kevers bedorven en kunnen deze stammen niet meer als broedplaats dienen. Men is ook wettelijk verplicht om hout dat door de lariksbastkever (*Ips cembrae*) of door de letterzetter (*Ips typographus*) is aangetast, te ontschorsen of af te voeren. Aangezien het hier doorgaans resp. lariks en fijnspar betreft, dus exoten, behoeft dit hout ook om redenen van natuurbehoud niet in het bos achter te blijven.

Nu het dode hout doorgaans niet meer als schadelijk voor de houtproductie wordt ervaren en men steeds meer oog krijgt voor de oecologische betekenis ervan, zien we dat er bij het bosbeheer geleidelijk meer aandacht aan dood hout wordt geschonken. De uitwerking hiervan in concrete beheersrichtlijnen laat echter veelal te wens over, zelfs bij instellingen die natuurbehoud als belangrijkste doelstelling in hun vaandel voeren. In een beheersplan zou niet alleen het gewenste aandeel dood hout moeten worden genoemd dat in het bos achter mag blijven, maar bovendien zou dit aandeel nader moeten worden gespecificeerd. Een dode beuk herbergt een andere fauna dan een dode eik en de fauna van een staande stam verschilt in bepaalde opzichten van die van een liggende stam of een stronk. Deze houtmassa's vertonen dan ook een aantal opvallende verschillen. Staande stammen zijn over het algemeen droger dan liggende stammen en stronken die meer onder invloed staan van de bodemvochtigheid. Een staande stam kan dan ook soorten herbergen die (vrijwel) niet in stronken voorkomen. Zo bouwt de reuzemier (*Camponotus ligniperda*) zijn nest vrijwel uitsluitend in minder vitale en dode naaldbomen, terwijl de bloedrode roofmier (*Formica sanguinea*) een duidelijke

voorkeur heeft voor liggende dennestammen en -stronken en de slankmier (*Leptothorax* sp.) veel in dennetakken nestelt, die op de grond liggen. Illustratief is ook het feit dat Derksen (1941) een aantal insectesoorten uitsluitend in staande dode beuken aantrof en niet in beukestronken. De fauna van beukestronken bleek meer overeenkomst te vertonen met de fauna van liggende dan met die van staande beuken. Men hoede zich echter voor generalisaties. Savely (1939) vermeldt dat een aantal soorten boktorren erg veel in dennestronken voorkwamen, maar zelden in liggende dennestammen werden aangetroffen.

Ook dode takken kunnen onderling aanzienlijk verschillen in de diersoorten die ze herbergen. Dit hangt allereerst samen met de dikte van de takken. Dunne takken zijn sterker aan schommelingen in temperatuur en vochtigheid onderhevig dan dikke takken en zullen daardoor een minder grote verscheidenheid aan verblijfplaatsen kunnen bieden. Over het algemeen bevatten dunne takken dan ook minder soorten.

Ook de expositie van een tak is van belang. Dode takken die nog in de boom zitten bevatten doorgaans minder individuen en soorten dan afgebroken takken die op de grond liggen. (Larkin 1964). Dit hangt onder andere samen met de vochtigheidsgraad van het hout. Dode takken zijn meestal droog zolang ze nog in de boom zitten, maar nadat ze op de grond zijn gevallen wordt het hout vochtiger en gaan er zich schimmels in ontwikkelen waardoor het aantal houtbewoners toeneemt (Fager 1968). Evenzo zullen takken die in open terrein liggen droger zijn en een minder rijke fauna herbergen dan takken die in het bos liggen. Als overwinteringsplaats zouden droge takken voor bepaalde organismen echter wel eens belangrijker kunnen zijn dan vochtige takken.

Uit het voorgaande blijkt dat voor een rijke houtbewonende fauna een ruime verscheidenheid aan dood hout is vereist: staande bomen, liggende stammen, stronken en takken, zowel in het bos als aan de bosrand. Ook de houtsoort is natuurlijk van belang: hout dat niet te snel verrot, b.v. eikehout, kan een geschikte woonplaats bieden aan insecten met een lange ontwikkelingsduur, zoals de heldenbok en het vliegend hert.

De aanwezigheid van dood hout in een bos biedt op zich dus nog geen garantie voor een rijke houtbewonende fauna. Afgezien van het feit dat veel houtbewoners reeds uit onze bossen zijn verdwenen en hervestiging van soorten lang kan duren, zal er eerst voldoende variatie in het dode hout aanwezig moeten zijn voordat herstel mogelijk is.

Literatuur

Derksen, W. 1941. Die Succession der pterygoten Insekten im abgestorbenen Buchenholz. Z. Morph. Ökol. der Tiere 37: 683-734.

* *Blastophagus* = *Tomicus* (= *Myetophilus*).

- Elton, C. S. 1966. The pattern of Animal Communities. Methuen, London. p. 279-305.
- Elton, E. T. G. et al. 1964. Insect communities in barked and unbarked Pine stumps, with special reference to the large Pine Weevil (*Hylobius abietis* L., Curculionidae). Z. ang. Ent. 55: 1-54 (ITBON med. 70).
- Fager, E. W. 1968. The community of invertebrates in decaying oak wood. J. anim. Ecol. 37 (1): 121-141.
- Graham, S. A. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. Ecology 6 (4): 397-411.
- Larkin, P. A. & C. A. Elbourn. 1964. Some observations on the fauna of dead wood in live oak trees. Oikos 15 (1): 79-92.
- Lloyd, M. 1963. Numerical observations on movements of animals between beech litter and fallen branches. J. anim. Ecol. 32: 157-163.
- Savely, H. E. 1939. Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs. Ecol. Mon. 9 (3): 323-377.
- Schimitschek, E. 1953/1954. Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. Z. ang. Ent. 34: 178-215, 513-542, 35: 1-54.