

# NATUURFOCUS

Tijdschrift over natuurstudie en -beheer

JAARGANG 20 • N°3 • 2021 Maart | Juni | **September** | December  
Retouradres: Natuurpunt • Coxiestraat 11 B-2800 Mechelen

bpost / PB-PP  
BELGIE(N) - BELGIQUE

## De Harkwesp en dilemma's bij duinbeheer



Pleidooi voor systematische aanpak van **Watercrassula**  
Kunnen **landbouw en natuur** elkaar versterken?

# De moeilijke balans tussen duinbeheer en bescherming van de Harkwesp

Valt begrazing in de duinen te verzoenen met het behoud van ongewervelden?

Femke Batsleer, Dirk Maes, Jan Van Uytvanck, Sam Provoost, Johan Lamaire & Dries Bonte

Bij gebrek aan of in afwachting van grootschalige zandverstuivingsdynamiek in de duinen focust duinbeheer in natuurgebieden vaak op het herstel van habitattypen en maatregelen voor bescherming van specifieke soorten. Begrazing is hierbij een cruciaal beheerinstrument om een dynamisch duinlandschap te behouden of te creëren. Insecten en andere ongewervelden die aangepast zijn aan het dynamische karakter van de duinen zijn niet noodzakelijk ongevoelig voor begrazing in het actuele duinenlandschap. De verstoring door grazers is dus niet zomaar een surrogaat voor natuurlijke winddynamiek. In dit artikel bespreken we of en hoe het gebruik van grazers te verzoenen valt met de bescherming van de bedreigde Harkwesp en andere ongewervelden in de duinen.

## Dynamiek in de duinen

Kustzones worden door hun direct contact tussen zee en land gekenmerkt door zeer dynamische milieuomstandigheden waarbij zandverstuiving een cruciale rol speelt. Aanvoer van mineraal- en kalkrijk zand zorgt voor een 'verjonging' van het landschap, waarbij zowel vegetatiesuccessie als bodemvorming en ontkalking worden teruggezet. Ook secundaire verstuivingen binnen de duinen zijn typisch voor dit dynamisch landschap en zorgen mee voor uitgesproken reliëf en grote variatie in microklimaat en bodemvochtgehalte. De meest kenmerkende natuur van de kustduinen is op een of andere manier met die aansturende dynamiek verbonden. Dit geldt zeker voor de embryonale duinen op het hoogstrand, stuivende helmduinen ('blonde duinen'), duinpannes (vochtige duinvalleien) die ontstaan na uitstuiving tot op de watertafel en mosduinen ('grijze duinen') die ontstaan nadat helmduinen in verstuivingsdynamiek afnemen. In deze habitats vinden we heel wat bijzondere en kustspecifieke soorten (Provoost & Bonte 2004a). Ongewervelden verdienen hier speciale aandacht. Sommige soorten zijn strikt aan het kustgebied gebonden, zoals onder meer de Bolronde helmkever *Aegialia arenaria*, de loopkever *Philorhizus (Dromius) notatus* en de spin Helmgrasputkopje *Baryphyma maritimum*. Vele soorten zijn zandgebonden (psammofiele) of warmteminnende (thermofiele) soorten die ook landinwaarts kunnen voorkomen, zoals Kleine parelmoervlinder *Issora lathonia*, Heivlinder *Hipparchia semele*, Blauwvleugelsprinkhaan *Oedipoda caerulea*, Duinsabelsprinkhaan *Platycleis albopunctata* en Kustbehangersbij *Megachile maritima*. In stuivende duinen en

pionierduinhabitats vormen ongewervelden samen met mossen en korstmossen een bijzonder soortenrijke groep met soorten die een sterke ecologische specificiteit vertonen (Provoost & Bonte 2004b). Toch krijgen ze in natuurbeheer doorgaans minder aandacht, terwijl ze in deze habitats net een directere ecologische link met beheerdoelstellingen zouden kunnen vormen dan de aanwezige vaatplanten.

## Een korte geschiedenis van het duinenlandschap

De verstuivingsdynamiek is verre van constant in tijd en ruimte. Over een periode van duizenden jaren kenden de Noordwest-Europese kustgebieden afwisselend fasen van activiteit en van relatieve stabiliteit (Provoost et al. 2011). Natuurlijke duinecosystemen zijn dus steeds in zekere mate dynamisch geweest waardoor zij, gespreid in tijd en ruimte, de volledige gradiënt van kale stuivende duinen tot een volledig gefixeerd landschap omvatten. De huidige duinengordel is vanaf zijn ontstaan in de middeleeuwen beïnvloed door de mens en kende lang een agropastoraal gebruik (weidegrond, akkerbouw in bemeste duinvalleien, jachtterrein, bron van brandhout...). Het resulteerde in een schraal open landschap, in het begin van de 20ste eeuw uitvoerig beschreven en op beeld vastgelegd door professor Jean Massart, dat tot vandaag als een referentie gezien wordt voor het natuurbehoud. De twee wereldoorlogen zorgden voor extra dynamiek in het landschap door inrichting van kampementen en oefenterreinen (WOI) en de uitbouw van de Atlantikwall in WOII (zie Seys et al. 2019). Op militaire luchtfoto's uit beide oorlogen is dan ook een maximale uitbreiding van de oppervlakte kaal zand te zien.



Door de toeristische ontwikkeling en stopzetting van de begrazing na WOII onderging het landschap een ware metamorfose. De urbanisatie versnipperde de duingebieden, wat in combinatie met de aanleg van zeedijken leidde tot een sterke afname van de verstuuivingsdynamiek. Deze samenloop van factoren, later extra versterkt door de verhoogde stikstofdepositie, veroorzaakte een versnelde vegetatiesuccessie met vergrassing, verstruweling en verbossing als gevolg.

### De uitdaging voor natuurbehoud

De fixatie van de duinen zorgt ervoor dat typische soorten van het open duin achteruitgaan. Het beheer van de kustduinen is dan ook in eerste instantie gericht op het terugdringen van de vegetatiesuccessie met een soort- en habitatgericht beheer. Dit gebeurt door kappen van struweel en bos, maaien, lokaal uitdiepen van duinpannen en inzetten van winterharde veerassen zoals Schotse hooglandrunderen en Konikpaarden (Provoost et al. 2004b, Provoost & Bonte 2004b). Vooral onder impuls van LIFE-projecten werden op die manier de voorbij 25 jaar heel wat soortenrijke duingraslanden en lage duinvalleivegetaties met succes hersteld.

Maar kunnen we dat terugdringen van de successie ook op een meer natuurlijke manier realiseren? Systeembeheer, waarin typische habitats en bijhorende soorten door natuurlijke processen in stand worden gehouden, vormt vanuit natuurbehoud een belangrijk streefdoel, zeker voor de duinen. Een dergelijk systeembeheer biedt op landschappelijke schaal kansen aan zowel ecologische, hydrologische als geomorfologische processen (successie, terugschroeven ervan, lokaal verdwijnen en terugkeren van soorten, herstel van waterhuishouding, zanddynamiek en duinvorming). Dit vergt noodzakelijk voldoende grote gebieden van enkele honderden hectare (waarbij het Westhoekreservaat zelfs aan de kleine kant is) met continue, interne dynamieken en staat ook onder invloed van de randprocessen aan de zeeoep, estuaria en polders. De voorbij jaren werden belangrijke inspanningen geleverd om de verstuuivingsdynamiek via mechanisch ingrijpen te verhogen. Maar niet alle gebieden zijn hiervoor geschikt door de verstedelijkte context en indijking. En verstuuiving alleen biedt geen antwoord op lokale vergrassing of verstruweling van de vegetatie. Begrazing door grote hoefdieren blijft daarom het belangrijkste instrument om in het reliëfrijke duinlandschap op een efficiënte manier de nodige stress en dynamiek te voorzien als tegengewicht voor de toegenomen fixatie en successie.

Vanuit botanisch oogpunt levert begrazing, veelal in combinatie met lokaal maaien of ontstruwelen, goede resultaten op (Provoost et al. 2020). Vooral vergrassing wordt succesvol aangepakt, waardoor kenmerkende, veelal lichtminnende duinsoorten zich weer kunnen vestigen. Voor veel duinspecifieke ongewervelden is begrazing echter nadelig door vertrappeling van mosduinen (**Figuur 1**). Zeker in een systeem waarbij de randvoorwaarden helemaal veranderd zijn, kan begrazing een grotere impact hebben op de resterende populaties van ongewervelden. In de versnipperde en verstruweelde duinen vinden we restanten van gestresseerde en dynamische open duinlandschappen vooral terug op geëxposeerde duinruggen waarop vee zich makkelijker



Figuur 1. De impact van (extensieve) begrazing op mosduinen in het Westhoekreservaat in De Panne. Rechts van de afrastering is een jaarrond begrazing door Konikpaarden en Schote hooglanders, links is een intact mosduin. De meeste open zandplekjes in het mosduin zijn harkwespnesten die een cluster vormen. (© Femke Batsleer)

kan verplaatsen. Hierdoor worden deze fragiele systemen met weinig bodemvorming meer vertrappeld en krijgen ruderaal soorten meer kansen (zoals bv. Gewone ossentong *Anchusa officinalis*, Slangenkruid *Echium vulgare* en Jakobskruid *Jacobaea vulgaris*). Mogelijk was er ook veel overbegrazing onder een recent historisch menselijk gebruik, maar zorgden net de grote oppervlaktes van open duin voor voldoende ruimtelijke variatie en tijd voor lokaal herstel (Lindenmayer et al. 2008).

### Aandacht voor insecten door insectenarmageddon

Er is de jongste jaren in de media en ook in dit tijdschrift (Tamsyn 2021) veel terechte aandacht voor de algemene insectenachteruitgang. Deze kent verschillende oorzaken die nog verder bediscussieerd worden (Cardoso et al. 2020, Samways et al. 2020). Er is ook stilaan meer aandacht voor insecten in beheer: bij beheersvisies worden steeds meer kanttekeningen gemaakt voor insecten (Maes et al. 2021, WallisDeVries 2016) en wetenschappelijk onderzoek buigt zich over de uiteenlopende effecten van beheeringrepen op insecten (zie enkele voorbeelden uit Nederland en België: Desender et al. 2004, Stip 2018, van Noordwijk et al. 2012, WallisDeVries & Raemakers 2001). Maar rekening houden met insecten en algemener ongewervelden in natuurbeheer heeft verschillende uitdagingen (Didham et al. 2020). Insecten hebben sowieso erg fluctuerende populaties, waardoor langere tijdreeksen nodig zijn om trends of effecten van beheer op soorten of gemeenschappen in te schatten. Ook hebben verschillende insectengroepen heel uiteenlopende eigenschappen en stellen verschillende levensstadia andere eisen aan (micro)habitats en voedselbronnen. Hierdoor kan begrazing als beheervorm heel uiteenlopende effecten hebben op verschillende soortgroepen of individuele soorten (van Klink et al. 2015, Van Klink & WallisDeVries 2018). Bepaalde typische mosduinsoorten zijn bijvoorbeeld wel gebaat bij begrazing door grote grazers: de Blauwvleugelsprinkhaan heeft net graag veel vertrappeling van het zand voor zijn territoriaal gedrag en de Heivlinder ondervindt geen negatief effect en kan de open



Figuur 2. Close-up van een gravend Harkwesp. Harkwespen hebben golvende gele en zwarte banden op het achterlijf en heldergroene ogen. (© Femke Batsleer)

zandstukken gebruiken voor thermoregulatie (Maes et al. 2006, Maes & Bonte 2006). Andere mosduinsoorten ondervinden dan wel weer negatieve invloed van vertrapping, zoals de Kleine parelmoervlinder en twee spinnensoorten (*Alopecosa fabrilis* en *Xysticus sabulosus*) (Maes & Bonte 2006). Doordat de effecten zo complex en contextafhankelijk zijn, is het moeilijk om beheer te

richten op al deze verschillende soorten insecten tegelijk. Vaak is de wil er wel om er rekening mee te houden, maar eerder als zijsprong of ad hoc bovenop de beheermaatregelen gericht op vegetatie en grotere gewervelde doelsoorten (vogels, zoogdieren, amfibieën ...). Zo is er bijvoorbeeld wel aandacht voor bloemrijke graslanden en randen, met als pluspunt dat ze een voedselbron zijn voor bestuivers, maar is er amper aandacht voor hun geschikte nestplaatsen (Buckles & Harmon-Threatt 2019). Gewenste effecten van begrazing voor vegetatie zullen zich dan ook niet automatisch vertalen in positieve uitkomsten voor insecten (van Klink et al. 2015).

### De Harkwesp als modelsoort

Insecten die aangepast zijn aan het dynamisch karakter van de duinen zijn niet per se aangepast aan begrazing in de hedendaagse landschapscontext. Om dit verder uit te diepen en vooral om tot inzichten en oplossingen te komen waarmee we het huidige habitatgericht duinbeheer en de soortbescherming van duinspecifieke insecten kunnen verzoenen, focussen wij ons op de Harkwesp *Bembix rostrata*. De Harkwesp (**Figuur 2**) is een relatief goed bestudeerde duinspecialist uit een soortgroep (bijen en wespen) die verder vrij vaak verwaarloosd wordt in beheer.

Met haar twee centimeter lichaamslengte is de Harkwesp bij ons de grootste gekende graafwesp. Harkwespen hebben golvende gele en zwarte banden op het achterlijf en heldergroene ogen (**Figuur 2**). Ze hebben grote stijve haren op de voorpoten waarmee ze graven, vandaar de Nederlandse naam (Thijse 1901). De kern van harkwesppopulaties in ons land bevindt zich in de



Figuur 3. De Harkwesp in haar typisch habitat: mosduin in het zuidwesten van het Westhoekreservaat. (© Femke Batsleer)

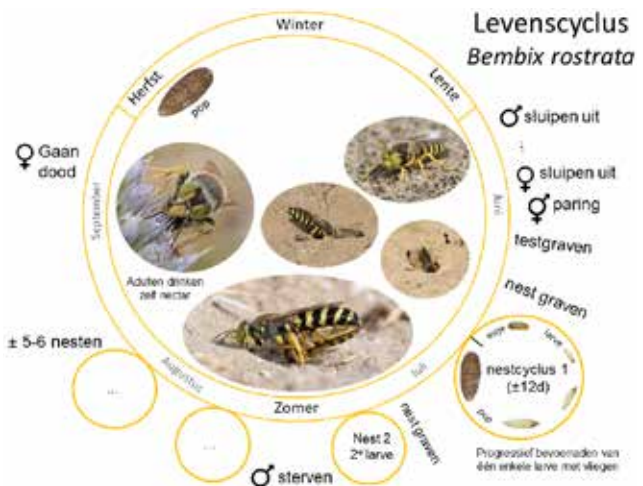


grotere duingebieden aan de Westkust (De Panne – Nieuwpoort), maar ze komen ook voor aan de Midden- en Oostkust (Zwin). In het binnenland zijn ze veel zeldzamer, daar zijn ze te vinden in open pioniersvegetaties van landduinen (Natura 2000 habitat 2330), veelal in heidegebieden. Er is al lange tijd een populatie in Geel-Bel (Antwerpen) gekend en een op een oude mijnterril nabij Harchies (Henegouwen). De laatste jaren zijn ook kleine populaties ontdekt in Vloethemveld bij Brugge, een oude rivierduin langs de Schelde in Wetteren, in heidegebieden in Kalmthout, Hamont-Achel, Averbode Bos en Heide ... De voorbije jaren is de soort vooral in het binnenland sterk uitgebreid. De droge en aanhoudende warme zomers zullen wellicht voor meer voortplanting gezorgd hebben, waardoor lokaal hoge densiteiten ontstaan en er meer dispersie optreedt. Een waarnemerseffect kan ook niet helemaal uitgesloten worden om de hoge aantallen en nieuwe locaties te verklaren.

In tegenstelling tot wat meestal gedacht wordt, hebben Harkwespen geen plekken nodig met puur open zand om hun nesten te maken (Klein & Lefebvre 2004). Ze verkiezen net plaatsen met al wat meer begroeiing en waar het zand wat gecompacteerd is, wat goed is voor de stabiliteit van hun nestgangen (Nielsen 1945). Hierdoor zijn de nestplaatsen vaak te vinden op de overgang tussen open zand en meer begroeide stukken. De ideale habitat in de duinen is zuid-geëxposeerd mosduin (Provoost et al. 2015), het xerotherme vegetatietype dat ontstaat nadat helmduinen in verstuiwingsdynamiek afnemen en dat wordt gedomineerd door mossen, korstmossen en pioniersgrassen en –zeggen (Figuur 1, 3). Mosduinen maken deel uit van een prioritair habitattypen in de Habitatrictlijn van de Europese Unie (Natura 2000 habitat 2130) en verdienen speciale aandacht in het natuurbehoud (Provoost et al. 2004a).

Harkwespen zijn solitaire graafwespen maar worden meestal aangetroffen in nestclusters, zogenaamde aggregaten (Figuur 1). Aanwezigheid van geschikt habitat is een vereiste, maar niet voldoende om de clustering te verklaren: binnen zulke aggregaten worden nestplaatsen voornamelijk gekozen aan de hand van sociale aantrekkingskracht tot soortgenoten en de nabijheid van vorige nesten (Batsleer, Maes & Bonte 2021). Dit verklaart wellicht ook grotendeels hun gekende plaatstrouw: ze staan erom bekend niet gemakkelijk nieuw geschikt habitat te koloniseren (Bogusch et al. 2021, Larsson 1986, Nielsen, 1945).

In juni sluipen eerst de mannetjes uit die patrouilleren aan de nestplaatsen (in de literatuur soms naar verwezen als een ‘zonnedans’) om uitsluitende vrouwtjes te bevruchten, die pas enkele dagen later uitkomen (Figuur 4) (Nielsen 1945, Schöne & Tengö 1981). Die periode kan je soms rollende of zelfs vliegende ‘balletjes’ Harkwespen aantreffen: meerdere vechtende mannetjes rondom één pas uitgeslopen vrouwtje. Zodra een vrouwtje bevrucht is, zal ze een nest beginnen graven. Ze graaft een nest voor één larve die ze gedurende enkele dagen progressief bevoorraadt met vliegen (broedzorg). Afhankelijk van de grootte en behoefte van de larve brengt ze steeds meer en meer prooi aan (Nielsen 1945). Dit is in tegenstelling tot heel wat andere solitaire bijen en wespen, die aan massa-bevoorrading doen en hun nest volproppen met voedsel en afsluiten voordat het eitje is uitgekomen. De adulte Harkwesp drinkt nectar als voedsel.



Figuur 4. Schematische voorstelling van de levenscyclus van de Harkwesp. (© Femke Batsleer en Marc Batsleer)

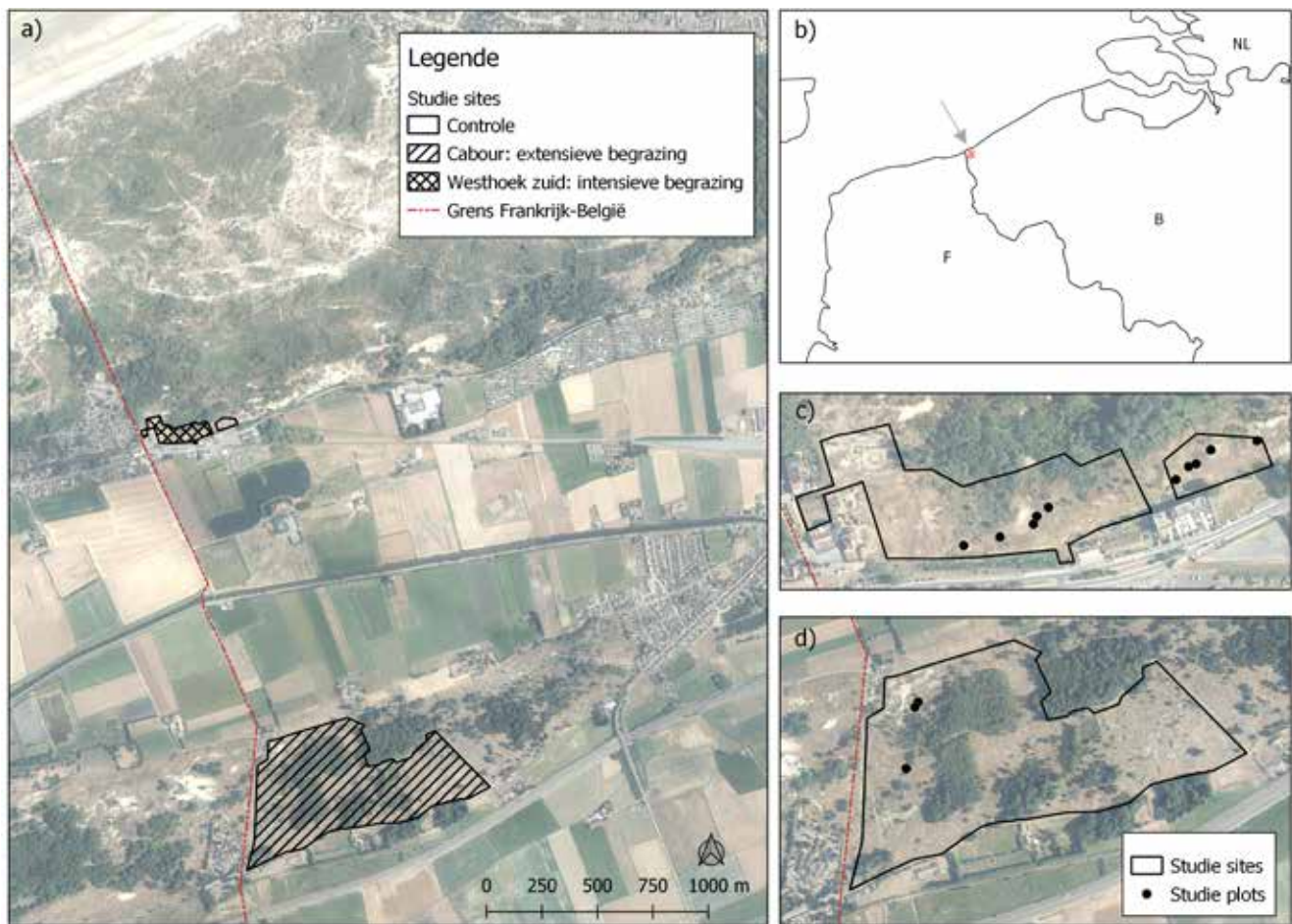
Zodra de larve volgroeid is (prepop-stadium) sluit de Harkwesp het nest af en graaft ze op een andere plek een volledig nieuw nest voor een andere larve. Er wordt geschat dat een vrouwtje Harkwesp vijf tot zes nesten kan maken in haar leven, en dus evenveel nakomelingen kan voortbrengen (Larsson & Tengö 1989). Dit is heel weinig voor een insect. In september/oktober sterven de adulten en overwinteren de poppen ondergronds. Het piekmoment met de grootste densiteit van Harkwespen aan de nestplaatsen is in juli.

Het is zeer goed mogelijk dat de Harkwesp als paraplu-soort kan dienen voor heel wat andere grond-nestende bijen en wespen in de duinen, net omdat ze door haar eigenschappen (progressief bevoorraden, ondiep nesten) een van de voor vertrapping meer gevoelige soorten is (Bonte 2006). Het zou zeer nuttig zijn om ook de gevoeligheid voor begrazing van andere typische kust- en duingebonden bijen en wespen in kaart te brengen, vooral om de variatie in gevoeligheid voor begrazing en de link met verschillende soorteigenschappen op te helderen. Enkele kandidaten zijn Zilveren fluitje *Megachile leachella*, Kustbehangersbij *M. maritima*, Sabelsprinkhaandoder *Sphex funerarius*, Grote rupsendoder *Ammophila sabulosa* en Duinkegelbij *Coelioxys mandibularis*.

### Een contradictie voor de Harkwesp

Begrazing met grote grazers en overmatige recreatie hebben een nefast effect op de densiteit van harkwespnesten (Bonte 2006). De verstoring door grazers en recreanten kan voor deze soort dus zeker niet als surrogaat voor de natuurlijke winddynamiek gezien worden. Intensieve verstuiwing is voor een harkwespennest ook nadelig. Maar als deze dynamiek stilvalt, bij kleinere stuifplekken bijvoorbeeld of aan de lizijde van grootschaligere verstuiwingen, kan zich een pioniervegetatie vestigen volgens een min of meer voorspelbaar patroon. Dit zijn ideale locaties voor Harkwespen.

Grote grazers hebben nochtans geen voorkeur voor mosduinen als foerageergebied, maar zeker in een sterk verstruweeld landschap gebruiken ze dit habitattypen als corridor tussen geschikte grasgebieden (Bonte 2006, Lamoot et al. 2005). De grazers



Figuur 5. Kaart met overzicht van de sites geselecteerd om directe effecten van schapenbegrazing op nestdensiteit van Harkwesp op te volgen. (Luchtfoto's zomer 2018 © Agentschap voor Informatie Vlaanderen, geopunt.be)

trappen de gevoelige mosduinen vlug kapot, ook al is de begrazing extensief (Figuur 1). Nochtans moeten de duinen ook voor de Harkwesp op lange termijn wel nog altijd op een of andere manier opgehouden worden, en in de huidige landschapscontext zijn grazers hiervoor vaak het meest geschikte beheerinstrument. Dit zorgt voor een contradictie en uitdaging voor het behoud van de Harkwesp in de duinen.

### Op zoek naar oplossingen: patronen bij schapenbegrazing onder de loep

Tijdens een inventarisatie aan de Westkust in 2017 bleek dat er waar schapenbegrazing werd ingezet telkens wel nog clusters van harkwespnesten te vinden waren, zoals in Ter Yde, de Krakeelduinen (beide in delen van Aquaduin, voorheen IWVA: Intercommunale Waterleidingsmaatschappij van Veurne-Ambacht) en het Garzebekeveld nabij Cabour. Dit in tegenstelling tot de begrazingsblokken met paarden of runderen, waar amper nesten gevonden werden. Er werd toen schapenbegrazing ingepland in een afrastering in het zuidwesten van het Westhoekreservaat en het westelijk deel van Cabour (Figuur 5). We zagen dit als een opportuniteit om het lokaal effect van schapenbegrazing onder de loep te nemen en installeerden in 2018 kwadranten van 9 m<sup>2</sup> in de twee sites en een nabijgelegen controleplot dat niet begraasd zou worden. De studieplots werden vanaf eind juni tot midden augustus ongeveer elke week bezocht,

afhankelijk van het weer, want voor activiteit van Harkwesp moet het warm en zonnig zijn. Actieve en recent actieve nesten werden geteld. Graafsporen van nestactiviteit zijn voor een geoefend oog vrij gemakkelijk te herkennen. In 2019 werden in de twee sites schapen ingeschaard (Figuur 6), waarbij telkens een schaap voorzien werd van een halsband met GPS-logger. Zo kon het terreingebruik en de begrazingsintensiteit van de kudde in detail in kaart gebracht worden. In 2019 en 2020 werden de studieplots op dezelfde manier opgevolgd als in 2018.



Figuur 6. Schapenbegrazing met acht rammen in een afrastering in het zuidwesten van het Westhoekreservaat. (© Femke Batsleer)

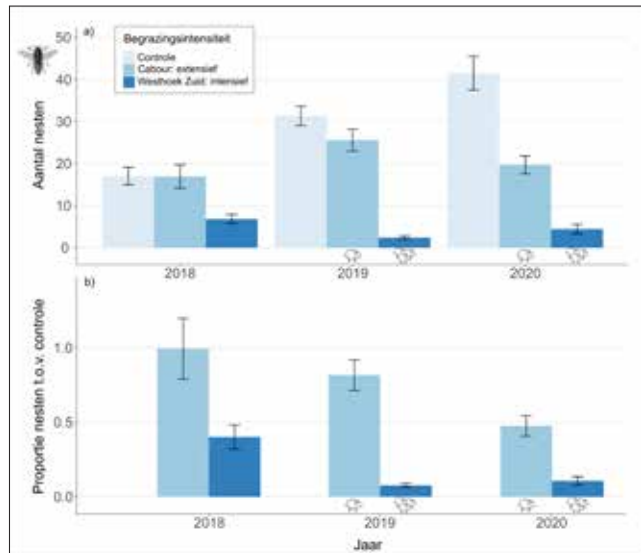
In de twee begraasde sites nam het aantal nesten af ten opzichte van het controleplot (*Figuur 7b*). In het controleplot zelf steeg het aantal sterk want het waren twee heel warme zomers (*Figuur 7a*). Toch bleven er, in een lagere densiteit, nesten aanwezig (Batsleer et al. under review). Dat is zeker hoopgevend om een oplossing te bieden voor het hoger aangehaalde moeizame huwelijk tussen Harkwesp en grote grazers door nefaste kortetermijneffecten van vertrapping. Uit de GPS-halsbanddata van de schapen konden we zien dat de site in Cabour veel extensiever en vooral heterogener begraasd werd dan de site in het Westhoekreservaat. Dat heterogeen gebruik door schapen toonde ook aan dat ze geen voorkeur hadden voor plaatsen met harkwespnesten en die plekken dus ook eerder als corridor gebruiken of er toevallig passeerden tussen foerageer- en rustplaatsen in. Beide gebieden zijn echter vrij open en in die zin niet vergelijkbaar met sterk verstruweelde duinen.

### De directe effecten van begrazing

Schapen hebben wel een impact op de densiteit van harkwespnesten, maar zowel bij extensieve als meer intensieve begrazing bleven er nog nesten aanwezig. Dit kan positief zijn voor de heropbouw van de lokale populatie, aangezien de wespen tijdens het kiezen van een nestplek worden aangetrokken door soortgenoten. Als de clusters volledig zouden verdwijnen door begrazing, hebben de plekken wellicht minder kans om opnieuw gekoloniseerd te worden omdat de Harkwesp erom bekend staat plaatstrouw te zijn.

Met onze opzet kunnen we geen veralgemeende uitspraken doen over het effect van schapen op Harkwesp, maar kunnen we wel in de lokale context aan de Westkust, waar de grootste populaties van Harkwesp aanwezig zijn, onderbouwd beheeradvies formuleren. In andere landschapscontexten (met meer geïsoleerde en kleinere populaties) kunnen andere effecten spelen, zoals aan de Middenkust en zeker in vergelijking met de Kempen, waar er door een zure bodem en andere vegetatietypes andere successiesnelheden en -dynamieken in pioniersvegetaties spelen. Onze resultaten zijn dus vooral toepasbaar in de duinen van de Westkust en de lokale context en populatiegrootte van Harkwesp moet altijd in rekening gebracht worden.

Alle vormen van begrazing kunnen twee directe effecten hebben op grondnestelende bijen en wespen: vertrapping met een hogere mortaliteit van larven en poppen tot gevolg en verstoring van het nestgedrag. De nesten van Harkwesp zitten zo'n 8 tot 15 cm diep onder het zand (afhankelijk van de helling), wat vrij ondiep is. Zeker grote grazers vertrappen de bodem tot op die diepte. Bij schapen is dit effect wellicht minder groot. Bij een progressief bevoorradende soort is de kans groter dat tijdens de nestbevoorrading het nest, en ook de oriëntatiepunten errond, verstoord of vertrapt worden, waardoor het nest wordt verlaten of het een hele eind duurt voor de nestgang wordt hersteld. Als oriëntatiepunten, zoals microstructuur in het zand, planten of steentjes, worden vertrapt kan het heel moeilijk zijn voor de wesp om de nestingang terug te vinden (Schöne et al. 1993, Tinbergen 1932). Wat we niet hebben getest in onze opzet, maar wat wellicht wel voordelen heeft, is om begrazing uit te sluiten tijdens de zomermaanden waarin de Harkwesp actief is. Dit



Figuur 7. Verandering in aantallen harkwespnesten op drie sites: een onbegraasde controleplot (licht blauw), extensieve begrazing (midden blauw) en intensieve begrazing (donkerblauw). (a) geeft de absolute cijfers, waarbij de controle duidelijk steeg over de drie jaren. (b) geeft de verandering in de begraasde stukken relatief t.o.v. het controleplot, waardoor de relatieve afname duidelijk wordt. Foutenvlaggen zijn standaardfouten.

kan ofwel door de begrazers van de terreinen te halen of door tijdelijke afrastering te plaatsen rond de nestclusters van de Harkwesp. Een extra argument waarom we vermoedden dat dit voordelig is: in Ter Yde zijn er plekken waar vrij grote clusters aanwezig zijn, waar de begrazing (op de ene plaats met schapen, op de andere pony's) omwille van o.a. orchideeën tijdens de lente en zomer worden uitgerasterd.

### Langetermijneffecten verzoenen met directe negatieve impact van begrazing

Grazers vormen een belangrijk beheerinstrument om duinen op langere termijn en op landschapsschaal open te houden en voor het lokaal creëren van pionierssituaties, wat gunstig is voor Harkwespen. Maar er zijn ook directe en op korte termijn heel ongunstige effecten van begrazing op de Harkwesp (vertrapping). Die negatieve effecten moeten best op een of andere manier gemitigeerd worden. In **Box 1** vatten we enkele tips en ideeën samen voor een harkwespvriendelijk (begrazings)beheer.

De aangewezen strategie is afhankelijk van het type landschap. In grotere beheereenheden met een overwegend lage en schrale vegetatie kan een zeer lage begrazingsdichtheid volstaan en kunnen begrazing en Harkwesp (en mogelijk verschillende andere ongewervelden) harmonieus samengaan. We kunnen er dus naar streven om aan onze kust een aantal grotere zones naar een dergelijk 'Massart-landschap' om te vormen door een systematische (mechanische) verwijdering van struweel. In veel gebieden is dit echter niet realistisch en daarenboven moeten er, onder meer in het kader van de Europese Habitatrichtlijn, ook instandhoudingsdoelen voor duindoornstruweel en duinbos (Natura 2000 habitats 2160 en 2180) gerespecteerd worden. Daarom is het goed om te denken in termen van een dynamisch landschapsmozaïek, waarin de inzet van grazers gespreid wordt over tijd



## Box 1: Een beheervisie voor de Harkwesp

### Denk in een dynamisch landschapsmozaïek

De Harkwesp heeft pioniersvegetatie nodig en zal dus geen stand kunnen houden als er op lange termijn geen dynamiek is, maar te hoge verstoring door vertrapping is ook nadelig. Maak daarom op landschapsschaal een mozaïek in ruimte en tijd met drie types gebieden: bronpopulaties, uitbreidingszones en kleine gevrijwaarde plekken in een grotere landschapscontext.

1. **Op lange termijn onbeheerde locaties** (niet maaien, niet begrazen, geen recreatie) met goede bronpopulaties. Een afrastering installeren is vaak aangewezen. Lokaal kan vegetatiesuccessie door mechanisch ingrijpen (plaggen) worden aangepakt. Sterke bronpopulaties zijn een absolute must i.f.v. potentiële dispersie.
2. **Uitbreidingszone rond bronpopulatie** waar open plekken worden gecreëerd. Dit kan via tijdelijke overbegrazing, bij voorkeur met schapen, zodat er nog nesten overblijven die zorgen voor een snelle aantrekking en heropbouw van de lokale populatie vanuit de naburige bronpopulaties. Type begrazing hangt ook af van de te bestrijden successie. Aanvullend kan struikopslag mechanisch worden verwijderd. Machinaal open zandplekken creëren geeft sneller resultaat, maar heeft grotere impact op het terrein. Belangrijk bij deze uitbreidingszone is om gecreëerde open plekken lang genoeg onbeheerd te laten na de ingrepen om de populatie kansen te geven om aan te groeien, met influx vanuit de bronpopulatie.
3. In de **grotere landschapscontext** kunnen in gebieden met recreatie of begrazing hier en daar kleine, geschikte open plekken aanwezig zijn die weinig verstoord worden, zeker indien begrazing in de zomer wordt uitgerasterd. Dit maakt uitwisseling tussen de sterke bronpopulaties mogelijk en laat een dynamische metapopulatie toe.

Het beheer van dit mozaïekpatroon moet rekening houden met dichtgroeien van de open plekken, door proactief nieuwe open plekken te creëren waar de bronpopulatie naartoe kan verbreden. Gezien de successie zal er op middellange termijn een rotatie zijn tussen 1 en 2, en kunnen nieuwe bronpopulaties in 3 gevonden worden.

### Aanvullende tips:

1. **Vermijd begrazing tijdens nestperiode** in goede harkwespzones (van begin juni tot eind augustus), dan zijn Harkwespen het gevoeligst voor vertrapping. Grote concentraties van harkwespnesten kunnen lokaal of tijdelijk uitgerasterd worden (Maes et al. 2004).

2. **Recent gekoloniseerde of geïsoleerde populaties zijn extra gevoelig.** Deze zijn vooral in de Kempen terug te vinden. De Harkwesp heeft maar een beperkt aantal nakomelingen omdat ze veel investeert in broedzorg per nest. Hierdoor zullen populaties maar traag aangroeien. Begrazing in kleine of geïsoleerde populaties, ook met schapen, kan hierdoor heel nadelig zijn voor het plaatselijk voortbestaan van de soort. Maak tijdelijke afrasteringen rond de nestplaatsen bij hoge verstoring door begrazing. Tijdelijk, want de begroeiing zal daar ook weer toenemen na enkele jaren.
3. **Adaptief begrazingsbeheer gebaseerd op monitoring.** Door lokale onzekerheden en verschil in bodemontwikkeling en vegetatieontwikkeling is een adaptieve beheeraanpak aangewezen: gebaseerd op monitoring wordt begrazing flexibel in- of uitgerasterd. Voor de Harkwesp in de duinen betekent dit concreet dat extensieve, stootbegrazing of tijdelijke overbegrazing met schapen wordt ingezet zodra in mosduinen de competitievere grassoorten, kruiden en struiken beginnen te overheersen. Er wordt gestopt als er voldoende open plekken zijn die niet direct weer toegroeien.
4. **Recreanten, zolang de druk niet te hoog wordt.** Verstoring door wandelaars lijkt vaak minder erg dan eerder gedacht (Bonte 2005). Ook hier is het een kwestie van balans: wandelaars kunnen er net voor zorgen dat het zand niet te veel dichtgroeit, waardoor langs randen van paden nestgelegenheid komt voor Harkwesp. Bij te hoge recreatiedruk kan geopteerd worden voor lage paaltjes of draad om wandelaars meer te leiden.
5. **Stuifkuilen in dichte duingraslanden.** Duingraslanden die sterk zijn veruigd of vergrast kunnen gebaat zijn bij het reactiveren van kleinschalige stuifkuilen, die zorgen voor lokale verstuing in mosduin of duingrasland en bij inrichting bekomen worden door gericht af te graven. De randen hiervan en de lokale opnieuw overstoven mosduinen vormen ideale nestplaatsen voor Harkwesp.

### Winddynamiek op grote ruimtelijke en tijdschaal blijft het optimale doel

Op grote ruimtelijke en lange tijdschaal blijft winddynamiek het meest ideale: hier is de levenswijze van de Harkwesp het beste aan aangepast en krijgt het ideale nesthabitat (mosduin: de overgang van helmduin of open zand naar meer begroeide duingraslanden) het meeste kans om te ontwikkelen.

en ruimte. Ook in andere systemen wordt zo'n aanpak van een heterogeen beheer naar voor geschoven voor ongewervelden (Kruess & Tschardt 2002a, 2002b). Wanneer niet-begraasde stukken te veel dichtgroeien, maar er elders wel goede populaties aanwezig zijn of zich hebben kunnen herstellen, kan begrazing opnieuw worden ingezet, al dan niet vergezeld van mechanisch

ingrijpen. Monitoring en adaptief beheer zijn hierbij van belang om de balans doorheen te tijd te behouden. Zuidgerichte, kalkrijke mosduinen zullen trouwens vrij lang (15 tot 20 jaar) in staat zijn zichzelf in stand te houden (Provoost et al. 2004a). Het is sowieso nuttig om ook grote grazers zoals runderen, ezels en paarden in een landschapsmozaïek aanwezig te hebben. Schapen hebben



een ander foeragegedrag en kunnen voor andere vegetatiedoelen worden gebruikt, zoals het tegengaan van struikopslag. Grote grazers hebben dan weer heel wat andere positieve effecten op de vegetatiestructuur in duingraslanden, op typische plantensoorten en ook op andere insectengroepen, zoals mestkevers.

Naast de impact op de vegetatie draagt begrazingsbeheer ook bij tot het herstel van kleinschalige secundaire verstuing. Ook hier zullen echter bijkomende mechanische ingrepen nodig zijn om lokale verstuing (stuifplekken, stuifkuilen) en zeker grotere verstuingen (paraboolduinen) te (re)activeren. Stuifkuilen, die zorgen voor kleinschalige verstuing in mosduin of duingrasland en bij inrichting bekomen worden door lokaal en gericht af te graven, hebben hun eigen dynamiek en een positieve invloed op heel wat insecten (Aggenbach et al. 2020, Arens et al. 2020). Ook recreanten en wandelaars kunnen open zand creëren. Ook hier geldt weer: beperkte verstoring kan geen kwaad en kan net goed zijn om successie tegen te gaan. Zo vind je vaak geschikte nestplaatsen voor Harkwespen aan de randen van paden in de duinen. Langs het grenspad in het Westhoekreservaat in De Panne zijn veel nestplaatsen te vinden, er vlak naast in de begrazingsblokken net niet en evenmin in de meer dichtgegroeide mosduinen en duingraslanden. Te veel verstoring (bv. speelduinen) is dan uiteraard weer niet goed, maar gelukkig is de overgrote meerderheid van passanten gemakkelijk te leiden via een symbolische afsluiting met paaltjes en draad op kniehoogte. Toch zien we in Geel-Bel in de Kempen dat zulke paaltjes net weer voor te weinig vertrapping zorgen, waardoor die delen toegroeien en de Harkwespen talrijker naast de aangeduide plaatsen nestelen (De Naegel 2013). Zeker in een dichtgegroeid, ongedwongen duinlandschap zijn zulke

afrafteringen niet altijd aan te raden. Indien voor afraftering gekozen wordt, is monitoring en adaptief handelen aangewezen zodat geschikte nestplaatsen niet toegroeien. M.a.w. beheerders moeten proberen in het terrein een gradiënt in graasdruk en terreingebruik te creëren, die varieert in tijd en ruimte. Dit kan door tijdelijk grazers weg te halen, hun aantal te verminderen, het toepassen van rotatiebeheer en door het moeilijker bereikbaar maken of het compartimenteren van terreindelen.

### Terug naar winddynamiek en systeembeheer?

Systeembeheer is het streefdoel voor de kustduinen, zodat natuurlijke processen zorgen voor de dynamische heterogeniteit in ruimte en tijd van typische kust- en duinhabitattypen en bijhorende biodiversiteit. Zo zijn er initiatieven gaande om weer meer zandverstuivingsdynamiek te creëren. Twee van de grootste projecten zijn 'Red de Sahara van De Panne', uitgevoerd binnen het Interreg V-project 'VEDETTE', en LIFE+Natuurproject FLANDRE voor grensoverschrijdend natuurherstel. Natuurlijke verstuivingsdynamiek zorgt onder meer voor het opnieuw ontstaan van mosduinen en de zachte overgang van open stuifzand naar mosduin, de ideale nestplaats voor Harkwespen. In afwachting van de realisatie, en vooral in de kleinere en versnipperde gebieden waar grootschalig systeemherstel geen realistisch streefdoel is in de huidige landschapscontext, is soort- en habitatgericht beheer nodig. Hierbij is een balans cruciaal tussen het gebruik van grazers, voor het openhouden van de duinen, en het behoud van gespecialiseerde duin-insecten en andere ongewervelden. Soortspecifieke adviezen van enkele potentiële paraplu-soorten kunnen hierbij helpen om verschillende soortgroepen mee te nemen in een beheerkader.

#### SUMMARY

Batsleer F., Maes D., Van Uytvanck J., Provoost S., Lamaire J. & Bonte D. 2021. The difficult balance between dune management and protection of the digger wasp *Bembix rostrata*. Can grazing in the dunes be reconciled with the conservation of invertebrates? *NATURFOCUS* 20(3): 100-108 [in Dutch]

Large-scale sand dynamics are generally lacking in North-Western European dunes. Dune management in nature areas is therefore focused on restoration of typical habitat types and conservation of dune-specific species. Grazing with large herbivores is a crucial tool to protect and create dynamic open dune landscapes. In an altered landscape (urbanisation, fragmentation, fixated and shrub-dominated dunes, dikes, water extraction, etc.) the impact of grazers is expected to be altered compared to the historical agro-pastoral use. Especially dune-specific arthropods are vulnerable to grazing impacts, an often neglected species group in nature management, but an important one for typical biodiversity of dynamic dunes. As such disturbance by grazers cannot be used as an alternative for natural wind dynamics and needs to be reconciled with arthropod conservation in the current landscape context. We use the digger wasp *Bembix rostrata*, a progressive provisioner with a high level of site fidelity, as an example to illustrate this contradiction and conceive possible solutions. Grey dunes are the ideal habitat of this species. We propose the framework of a landscape mosaic to rotate grazers, preferably sheep, in time and in space to ensure open sand areas are proactively created and source populations and expansion areas are sustained.

#### DANKWOORD

We bedanken Hans Van Dyck voor het grondig en gedetailleerd nalezen van het manuscript en de constructieve feedback. Het Agentschap voor Natuur en Bos (ANB) gaf toestemming om onderzoek te doen in de natuurgebieden. Bedankt ook aan de schaaphouders voor de toestemming GPS-halsbanden te gebruiken bij hun schapen. We bedanken Hans Matheve voor de snelle hulp bij ArcGIS-berekeningen.

#### AUTEURS

Femke Batsleer is doctoraatsstudent aan de onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie van de UGent en wordt ondersteund door het FWO (Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek - Vlaanderen). Dirk Maes, Jan Van Uytvanck en Sam Provoost zijn wetenschappelijke medewerkers van het INBO. Johan Lamaire is boswachter in De Panne en Veurne voor het Agentschap voor Natuur en Bos (ANB). Dries Bonte is professor ruimtelijke ecologie en evolutie aan de vakgroep Biologie van de UGent.

#### CONTACT

E-mail: femke.batsleer@ugent.be

REFERENTIES

- Aggenbach C., Nijssen M., Kooijman A., Arens B., Fujita Y. & van Til M. 2020. Kleinschalige verstuiwingen in kustduinen (1): Effecten op vegetatie en fauna van duingraslanden. *Levende Natuur* 121: 48–53.
- Arens B., Aggenbach C., Kooijman A., Nijssen M. & van Til M. 2020. Kleinschalige verstuiwingen in kustduinen (2): Sturende factoren, maatregelen en herstelstrategieën voor dynamiek. *Levende Natuur* 121: 54–58.
- Batsleer F., Maes D. & Bonte D. 2021. Behavioral strategies and the spatial pattern formation of nesting. *The American Naturalist*. In press.
- Batsleer F., Van Uytvanck J., Lamaire J., Maes D. & Bonte D. Rapid conservation evidence for the impact of sheep grazing on a threatened digger wasp. Under review.
- Bogusch P., Heneberg P. & Šilhán K. 2021. What are the main factors limiting the distribution of *Bembix rostrata* at early-succession sites? *J. Insect Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00324-9>
- Bonte D. 2006. De Harkwespe in de kustduinen. Bedreigd door begrazing en recreatie? *Natuur.focus* 5(3): 87–90.
- Buckles B.J. & Harmon-Threatt A.N. 2019. Bee diversity in tallgrass prairies affected by management and its effects on above- and below-ground resources. *J. Appl. Ecol.* 56, 2443–2453. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13479>
- Cardoso P., Barton P.S., Birkhofer K., Chichorro F., Deacon C., Fartmann T. et al. 2020. Scientists' warning to humanity on insect extinctions. *Biol. Conserv.* 242. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108426>
- De Naegel A. 2013. Welke factoren beïnvloeden het succes van de harkwesppopulatie in Geel-Bel? [Msc Thesis]. Unpubl. manuscript, K.U. Leuven, Thomas More.
- Desender K., Dekoninck W., Baert L., Grootaert P. & Maelfait J.-P. 2004. 'In de ban van de ring'. Inventarisatie van een aantal invertebratengroepen op de bermen, de taluds en de restgronden van de RO (Ring van Brussel) en een voorstel tot monitoring. Rapport ENT.2004.01 i.o.v. AMINAL, cel NTMB, KBIN, Brussel.
- Didham R.K., Basset Y., Collins C.M., Leather S.R., Littlewood N.A., Menz M.H.M. et al. 2020. Interpreting insect declines: seven challenges and a way forward. *Insect Conserv. Divers.* 13: 103–114. <https://doi.org/10.1111/icad.12408>
- Klein W.F. & Lefebvre V. 2004. Crabronidae graafwespen, in: Peeters T.M.J. et al. (Eds.), *De Wespen en Mieren van Nederland*. Naturalis en KNNV. pp. 356–430.
- Kruss A. & Tschamtké T. 2002a. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biol. Conserv.* 106: 293–302.
- Kruss A. & Tschamtké T. 2002b. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies and trap-nesting bees and wasps. *Conserv. Biol.* 16: 1570–1580. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01334.x>
- Lamoot I., Meert C. & Hoffmann M. 2005. Habitat use of ponies and cattle foraging together in a coastal dune area. *Biol. Conserv.* 122: 523–536. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.09.009>
- Larsson F.K. 1986. Increased nest density of the digger wasp *Bembix rostrata* as a response to parasites and predators. *Entomol. Gen.* 12, 71–75. <https://doi.org/10.1127/entom.gen/12/1986/71>
- Larsson F.K. & Tengö J. 1989. It is not always good to be large; some female fitness components in a temperate digger wasp *Bembix rostrata*. *J. Kansas Entomol. Soc.* 62: 490–495.
- Lindenmayer D., Hobbs R.J., Montague-Drake R., Alexandra J., Bennett A., Burgman M. et al. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol. Lett.* 11: 78–91. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01114.x>
- Maes D. & Bonte D. 2006. Using distribution patterns of five threatened invertebrates in a highly fragmented dune landscape to develop a multispecies conservation approach. *Biol. Conserv.* 133: 490–499. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.08.001>
- Maes D., De Keersmaecker L., Van Uytvanck J., Declerck K. & Louette G., 2021. Intensief natuurbeheer tegen de overmaat aan stikstof is bijzonder schadelijk voor de faunadiversiteit. *NATUURFOCUS* 20(1): 36–37.
- Maes D., Ghesquiere A., Logie M. & Bonte D. 2006. Habitat use and mobility of two threatened coastal dune insects: Implications for conservation. *J. Insect Conserv.* 10: 105–115. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-6287-2>
- Maes D., Vanreusel W., Talloen W. & Van Dyck H. 2004. Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly *Maculinea alcon* in Belgium. *Biol. Cons.* 120: 229–241. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.02.018>
- Nielsen E.T. 1945. *Moeurs des Bembex*, 7th ed. Spoolia Zool Mus Haun, København.
- Provoost S., Ampe C., Bonte D., Cosyns E. & Hoffmann M. 2004a. Ecology, management and monitoring of grey dunes in Flanders. *J. Coast. Conserv.* 10: 33–42.
- Provoost S. & Bonte D. 2004a. Specificiteit van soorten en hun gebruik als bio-indicatoren voor schor en duin, in: Provoost S. & Bonte, D. (Eds.), *Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek*. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud. pp. 366–415.
- Provoost S. & Bonte D. (Eds.). 2004b. *Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust*. Instituut voor Natuurbehoud.
- Provoost S., Van Gompel W. & Vercurysse W. 2020. *Beheerevaluatie kust*. Eindrapport 2015–2019. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2020 (18).
- Provoost S., Hoffmann M., Bonte D. & Leten M., 2004b. Landschap en beheer van de kustduinen, in: Hermy M., De Blust G. & Slootmaekers M. (Eds.), *Natuurbeheer*. Davidsfonds i.s.m. Argus vzw, Natuurpunt vzw en het IN, Leuven. pp. 264–305.
- Provoost S., Van Gompel W., Feys S., Vercurysse W., Packet J., Van Lierop F. et al. 2015. *Permanente Inventarisatie van de Natuurreservaten aan de Kust, PINK 2*. Eindrapport periode 2012–2014., Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2015 (8890955).
- Samways M.J., Barton P.S., Birkhofer K., Chichorro F., Deacon C., Fartmann T. et al. 2020. Solutions for humanity on how to conserve insects. *Biol. Conserv.* 242: 108427. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108427>
- Schöne H. & Tengö J. 1981. Competition of males, courtship behaviour and chemical communication in the digger wasp *Bembix rostrata*. *Behaviour* 77: 44–66. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Schöne H., Tengö J., Kühme D., Schöne H. & Kühme L. 1993. Homing with or without sight of surroundings and sky during displacement in the digger wasp *Bembix rostrata*. *Ethology, Ecol. Evol.* 5: 549–552.
- Seys J., Pirlet H., Bonte D., Provoost S., Termote J. & Zwaenepoel A. 2019. Onze duinen 100 jaar na datum... Grote Rede Nieuws over onze Kust en Zee 50: 26–27.
- Stip A., 2018. Monitoring effecten sinusbeheer op de Assendelver zeedijk, Rapport VS2018.027, De Vlinderstichting.
- Tamsyn W. 2021. Zweefvliegen in nood. *NATUURFOCUS* 20(1): 38.
- Thijse J.P. 1901. De Harkwespe. *Levende Natuur* 6: 194–196.
- Tinbergen N. 1932. Über die Orientierung des Bienenwolfes *Philanthus triangulum*. *Z. Vgl. Physiol.* 16: 305–334.
- van Klink R., van der Plas F., van Noordwijk C.G.E.T., WallisDeVries M.F. & Olff H., 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biol. Rev.* 90: 347–366. <https://doi.org/10.1111/brv.12113>
- Van Klink R. & WallisDeVries M.F. 2018. Risks and opportunities of trophic rewilding for arthropod communities. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0441>
- van Noordwijk C.G.E., Flierman D.E., Remke E., WallisDeVries M.F. & Berg, M.P. 2012. Impact of grazing management on hibernating caterpillars of the butterfly *Melitaea cinxia* in calcareous grasslands. *J. Insect Conserv.* 16: 909–920. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9478-z>
- WallisDeVries M. 2016. Vlindervriendelijk maaien: hoe doe je dat? *Vlinders* 3: 10–13.
- WallisDeVries, M.F. & Raemakers I. 2001. Does extensive grazing benefit butterflies in coastal dunes? *Restor. Ecol.* 9: 179–188. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2001.009002179.x>