

Dood hout en biodiversiteit

Dood hout en biodiversiteit

Een literatuurstudie naar het voorkomen van dood hout in de Nederlandse bossen en het belang ervan voor de duurzame instandhouding van geleedpotigen, paddenstoelen en mossen.

G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis

S.M.J. Wijdeven

L.G. Moraal

M.T. Veerkamp

R.J. Bijlsma

Alterra-rapport 1320

Alterra, Wageningen, 2005

REFERAAT

Jagers op Akkerhuis G.A.J.M., S.M.J. Wijdeven, L.G. Moraal, M.T. Veerkamp, R.J. Bijlsma, 2005. *Dood hout en biodiversiteit. Een literatuurstudie naar het voorkomen van dood hout in de Nederlandse bossen en het belang ervan voor de duurzame instandhouding van geleedpotigen, paddenstoelen en mossen..* Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1320. 158 blz.; 32 fig.; 17 foto's; 14 tab.; 263 ref.

Door praktijk en beleid wordt het belang van dood hout voor de biodiversiteit van het bos onderkend. Dit heeft geleid tot stimulering van de aanwezigheid van dood hout in het bos. De norm is gesteld op drie dode bomen van 30 cm doorsnede (of meer) per ha. De vraag is of deze maatregelen afdoende zijn en of ze op de juiste manier inspelen op de behoeften van verschillende groepen organismen. Om deze vraag te beantwoorden wordt in dit rapport verslag gedaan van een inventarisatie van de hoeveelheid en kwaliteit dood hout in de Nederlandse bossen en van de relatie van geleedpotigen, paddenstoelen en mossen met dood hout. De resultaten geven handreikingen voor een gedifferentieerd dood-houtbeheer en laten zien, dat aanscherpen van het stimuleringsbeleid wenselijk is om steun te bieden aan zeldzame groepen.

Trefwoorden: beheermaatregelen, biodiversiteit, dood hout, geleedpotigen, monitoring, mossen, paddenstoelen

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door € 35,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van Alterra, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 1320. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2005 Alterra

Postbus 47; 6700 AA Wageningen; Nederland

Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: info.alterra@wur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Alterra.

Alterra aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Dood hout en biodiversiteit inleiding: algemene samenvatting (<i>Gerard Jagers</i>)	13
1.1 Inleiding	13
1.2 De aanwezigheid van dood hout	13
1.3 Dood hout en geleedpotigen (arthropoden)	15
1.4 Dood hout en paddenstoelen	17
1.5 Dood hout en mossen	18
1.6 Conclusies	19
2 Dood hout in het Nederlandse bos (<i>Sander Wijdeven</i>)	21
2.1 Inleiding	21
2.2 Meetnetten en methodiek	22
2.3 Hoeveelheid dood hout in het Nederlandse bos	25
2.4 Factoren van invloed op het voorkomen van dood hout?	27
2.5 Variatie en dynamiek in dood hout	31
2.6 Beheren op dood hout?	35
Literatuur	40
Bijlage 2.1 Omrekening dood-houtklassen	43
3 Dood hout en geleedpotigen (<i>Leen Moraal</i>)	45
3.1 Inleiding	45
3.2 Definities van geleedpotigen in dood hout	46
3.3 Verteringsstadia en geleedpotigen	46
3.4 Relatie boomsoort en geleedpotigen	48
3.5 Stobben en geschiktheid voor geleedpotigen	52
3.6 Staand en liggend dood hout	53
3.7 Fysische invloeden	55
3.7.1 Diameter van het hout	55
3.7.2 Zon, schaduw en vocht	57
3.8 Specifieke microhabitats	59
3.8.1 Vruchtlichamen van schimmels	60
3.8.2 Boomholtes	62
3.9 Hoeveel dood hout is optimaal?	64
3.10 Bosfragmentatie en dispersie van soorten	67
3.11 Dood hout als risicobron	68
3.12 Indicatorsoorten	70
3.13 Conclusies	71
3.14 Aanbevelingen voor het beheer	71
3.15 Aanbevelingen voor verder onderzoek	72
Literatuur	73

4	Dood hout en paddenstoelen (<i>Mirjam Veerkamp</i>)	79
4.1	Doel en opzet hoofdstuk	79
4.2	Soortendiversiteit in het Nederlandse bos	80
4.3	Functionele diversiteit	81
4.3.1	Parasieten en saprotrofe soorten	82
4.3.2	Witrot en bruinrot	83
4.4	Verspreiding en vestiging van paddenstoelen	84
4.5	De ontwikkeling van een paddenstoelengemeenschap tijdens het proces van staande levende boom tot molm.	86
4.6	Habitatfactoren van belang voor de soortensamenstelling en diversiteit van paddenstoelen op dood hout	88
4.6.1	Soortendiversiteit in relatie met kenmerken van het dode hout	89
4.6.2	Soortendiversiteit in relatie met locatie en regio	94
4.7	Paddenstoelen als indicatorsoorten	99
4.8	Aanbevelingen voor het beheer	103
4.9	Aanbevolen onderzoek	104
	Literatuur	105
5	Dood hout, habitatdiversiteit en mossen (<i>Rienk-Jan Bijlsma</i>)	111
5.1	Doel en uitgangspunten	111
5.2	Diversiteit en indicatorwaarde van mossen	111
5.2.1	Soortsdiversiteit	111
5.2.2	Historisch perspectief	114
5.2.3	Ecofysiologie	118
5.2.4	Macroklimaat	119
5.3	Habitatdiversiteit en dood hout	121
5.3.1	Terreinkenmerken	121
5.4	Dood hout als habitat	127
5.4.1	Boomsoort	127
5.4.2	Type	128
5.4.3	Diameter/volume	129
5.4.4	Verteringsstadium	131
5.4.5	Microklimaat	133
5.5	Soortstrategieën en beheer	136
5.5.1	Zeldzaamheid en life-history strategieën	136
5.5.2	Reproductie en vestiging	141
5.5.3	Beheer en boshistorie	145
5.6	Conclusies	147
	Literatuur	150

Woord vooraf

Onze hartelijke dank gaat uit naar Peter Schnitger van Probos voor het beschikbaar stellen van de HOSP-gegevens en Gerard Dirkse en Wim Daamen voor de MFV-gegevens en ondersteuning daarbij. Daarnaast willen we Janneke Wittebol en Georgos Martakis bedanken voor de assistentie bij de analyses.

Samenvatting

Sinds een aantal jaren onderkennen beleid en beheer het belang van dood hout voor een duurzaam bosecosysteem. Dit heeft geleid tot het instellen van subsidie-regelingen. Het is nog niet duidelijk op welke wijze dood hout beheer zo optimaal mogelijk kan bijdragen aan de duurzame instandhouding van zoveel mogelijk (zeldzame) dood hout soorten. Op zoek naar antwoorden, heeft het Ministerie van LNV opdracht gegeven tot een literatuurstudie. Met de wens dat het beheer van terreinen zoveel mogelijk verschillende groepen dood houtorganismen tegelijk moet ondersteunen, is gekeken naar de aanwezigheid van dood hout en de geschiktheid ervan voor geleedpotigen, paddenstoelen en mossen afzonderlijk.

Resultaten

Dood hout. Natuurlijke bosontwikkeling kent vier stadia: jong bos, volwassen bos, oud bos en bos in verval. Het eerste en laatste stadium bevatten het meeste dood hout. Het Nederlandse bos komt zelden verder dan het volwassen stadium. Daarom is dik (en ver verteerd) dood hout in Nederland zeldzaam. Bij ons varieert de hoeveelheid dood hout gemiddeld van 2-4 m³ per ha in recent beheerd bos (0,2-0,4 liter per m²) tot 12 m³ per ha in 25-100 jaar oud bos en 17 m³ in meer dan 100 jaar oud bos. Buitenlandse locaties laten zien, dat in Nederland meer dan 100 m³ moet kunnen voorkomen in oud ongestoord bos. Grove den, eik en berk domineren op dit moment het volume dood hout. Over de periode 1984-1999 is het aantal dikke stammen (>30 cm diameter) vertienvoudigd van 0.3 tot ca. 3 stuks per ha. Dit betekent dat al in 1999, dus voor de start van de subsidieregelingen voor dood hout, de norm van 3 stammen dikker dan 30 cm gemiddeld genomen werd gehaald. Wat betreft de invloed van terreineigenaars op de hoeveelheid dood hout is een toename te zien van bosterrein van de overheden (Ministerie van Defensie, Domeinen, Publiekrechtelijke organisaties, Provincies en Gemeenten) via bossen in beheer bij particulieren en Staatsbosbeheer naar bos in beheer bij de overige natuurbeschermingsorganisaties.

Geleedpotigen. Tussen de 1000 en 2000 soorten geleedpotigen zijn in noordwest Europa afhankelijk van dood hout. Veel geleedpotigen verspreiden zich actief en vooral soorten van jonge verteringsstadia kunnen dood hout ook op grote afstand bereiken. Ongeveer tweederde van de van dood hout afhankelijke geleedpotigen heeft een voorkeur voor loofhout ten opzichte van naaldhout. Dunne stammen en takken (snoeihout) herbergen veel soorten, die meestal algemeen voorkomen. Boomsoorten verschillen onderling het meest in geleedpotigenfauna tijdens de vroege verteringsstadia. Soorten van late verteringsstadia en vooral van boomholtes in oude, levende bomen zijn veelal weinig mobiel en het meest gevoelig voor versnippering. Omdat dood hout van grote stamdiktes zeldzaam is in Nederland, kent deze habitat de meeste zeldzame soorten. Grote stamdiktes herbergen de meest bijzondere microhabitats voor geleedpotigen, zoals boomholtes en paddenstoelen. Voor de ontwikkeling van geleedpotigen zou men op de korte termijn moeten

streven naar 5-10 m³ afstervend of dood hout per ha en op de lange termijn zou 30-40 m³ per ha optimaal zijn.

Paddenstoelen. Ongeveer 1000 soorten paddenstoelen zijn afhankelijk van dood hout, waarvan tweederde een voorkeur heeft voor loofhout. Slechts zeer weinig soorten prefereren exotisch naaldhout. Paddenstoelen verspreiden zich via sporen over afstanden tot 300 km. De aanwezigheid van een breed scala aan goed substraat is erg belangrijk, omdat bij de meeste soorten twee sporen moeten kiemen, groeien en overleven en tot één mycelium versmelten, waarop nieuwe vruchtlichamen (paddenstoelen) worden gevormd. Grofweg in volgorde van afnemend belang wordt de soortensamenstelling van paddenstoelen bepaald door boomsoort, verteringsstadium, houtvolume/stamdikte, houttype, basenrijkdom en bodemvocht. De opeenvolging van soorten na kolonisatie is afhankelijk van de soorten die het eerst arriveren. Grote verschillen ontstaan in het bijzonder tussen kolonisatie door bruinrotterende en witrotterende paddenstoelen.

Mossen. Ongeveer 23 soorten mossen hebben een voorkeur voor dood hout. Daarnaast fungeren bijna altijd andere substraten als alternatief (stenen, onbedekte bodem, stijkanten, etc.), maar deze zijn in de Nederlandse bossen zeldzaam. Vanwege deze zeldzaamheid is dood hout van levensbelang voor veel soorten mos die dood hout als tweede of lagere voorkeur op hun substratenlijst hebben staan. Diverse soorten van humeuze bodem, waaronder kwetsbare en bedreigde, breiden zich vanuit refugia opvallend uit op dood hout dat, naar nu pas blijkt, voor deze soorten als optimaal substraat fungeert. In tegenstelling tot geleedpotigen en paddenstoelen is niet loofhout, maar juist naaldhout het belangrijkste voor mossen. Takhout en toppen zijn voor mos geen goed substraat. De hoeveelheid dood hout in de Nederlandse bossen is nog zo gering dat zelfs typische houtsoorten, die een goede dispersie hebben, zich moeilijk vestigen.

Conclusies

Beheer van dood hout moet zich richten op het creëren van een grote verscheidenheid aan houtfracties in ruimte en tijd. De reden is dat groepen organismen verschillend reageren op maatregelen. Voor geleedpotigen en paddenstoelen is loofhout belangrijk, voor mossen juist ook naaldhout. Voor algemene soorten onder de paddenstoelen en geleedpotigen is dun hout (dunne stammen en takken, waaronder snoeihout) relatief interessant, voor mossen doorgaans niet. Zeldzame soorten profiteren nauwelijks van dunne houtfracties. De soortensamenstelling van geleedpotigen, paddenstoelen en mossen verschilt vooral in een vroeg verteringsstadium sterk tussen boomsoorten. De soortensamenstelling wordt langzaam uniformer naarmate het dode hout verder verteert. Het stimuleren van verschillende fracties van dood hout organismen vereist dus een beheer gericht op een gevarieerd aanbod van dood hout, zodanig, dat alle fracties in de loop van de tijd regelmatig en in voldoende hoeveelheden beschikbaar komen.

Naast deze algemene aspecten, moet bijzondere aandacht worden gevraagd voor dood hout van zeer oude levende, afstervende en/of dode bomen. Deze houtfractie biedt uniek habitat in de vorm van holtes, specifieke schimmels, stabiliteit, enz. en is

in Nederland extreem zeldzaam. Naast algemene soorten, is er een groep zeldzame soorten die sterk zou kunnen profiteren van beheer gericht op een toename van deze dood hout fractie. Zowel voor geleedpotigen, paddenstoelen als mossen geldt dat het beheer zich in eerste instantie moet richten op locaties waar zich refugia bevinden van soorten met een gering dispersievermogen. Het is een uitdaging om komende jaren de eisen in het Programma Beheer enerzijds te verscherpen tot een niveau waar de meeste locaties niet bij voorbaat aan voldoen en anderzijds aan te passen en te verbreden om maximale ondersteuning te bereiken voor de zeldzaamste houtfracties en bijbehorende kwetsbare paddenstoelen, flora en fauna.

Het stellen van grenswaarden aan de hoeveelheid dood hout die duurzaam de biodiversiteit kan handhaven is dit een lastig onderwerp. Voor zover bekend, verschillen grenswaarden per organismegroep, variërend van 20 m³ per ha staand dood hout voor spechten, tot schattingen van wel 70 m³ per ha voor zeer kwetsbare, houtafhankelijke organismen.

In Nederland heeft 60 procent van de locaties minder dan 5 m³ dood hout per ha, terwijl gemiddelde waardes variëren tussen 7.6 en 12.2 m³ per ha (afhankelijk van beheerder). Dit geeft aan dat een beperkt aantal goede locaties het gemiddelde sterk omhoog trekt. Verder ligt het gemiddelde aantal dode bomen met een diameter groter dan 30 cm al sinds 1997 op of zelfs boven de 3 stuks per ha. De doelstelling van het Programma Beheer lijken dus weinig ambitieus, zeker gezien de indicaties, dat voor duurzaam behoud van de dood-houtgebonden biodiversiteit hoeveelheden dood hout nodig zijn van minimaal 30 m³ per ha (wat neerkomt op 3 liter per m²). Met het ouder worden van natuurlijk beheerde bossen en goed dood-houtbeheer lijkt dit laatste doel haalbaar.

1 Dood hout en biodiversiteit: inleiding en algemene samenvatting

1.1 Inleiding

Sinds een aantal jaren wordt door beleid en beheer onderkend dat dood hout een belangrijk onderdeel is van het boscysteem. Toch zijn er nog veel vragen over de bijdrage van dood hout aan de biodiversiteit en over beheertypen die geschikt zijn om de dood-houtbiodiversiteit duurzaam in stand te houden.

Ongeveer 25 jaar geleden is een omslag opgetreden in het beheer van de Nederlandse boscystemen. Tot ongeveer 1980 was het beheer vooral gericht op productie. Na 1980 is men in toenemende mate aandacht gaan schenken aan duurzaamheid en biodiversiteit. Er kwam erkenning van het belang van dood hout voor een gezond en stabiel boscysteem, wat ertoe leidde dat beleid en beheer de aanwezigheid van dood hout in het bos gingen stimuleren en zich gingen inspannen de gevolgen te monitoren (Bosstatistiek, Programma Beheer, Bosreservatenonderzoek). Hebben deze 25 jaar van extra aandacht geleid tot een toename van de hoeveelheid dood hout en een duurzamer boscysteem met meer biodiversiteit? En op welke manier kunnen toekomstige dood-houtinitiatieven de biodiversiteit van het bos het beste stimuleren?

Om op bovenstaande vragen een antwoord te krijgen heeft de overheid opdracht gegeven tot een literatuurstudie, die inzicht moet geven in de toename van dood hout en de relaties tussen dood hout en biodiversiteit. In deze studie is gekozen voor een brede aanpak waarbij verschillende groepen organismen zijn vergeleken, ieder met een kenmerkende eigen respons op de aanwezigheid van dood hout. De gedachte hierachter is dat het beheer van dood hout zich zoveel mogelijk moet richten op het creëren van voorwaarden voor duurzame instandhouding van zoveel mogelijk groepen organismen die een binding hebben met dood hout. Er is een selectie gemaakt van drie groepen: de geleedpotigen (insecten, spinnen, pissebedden, duizendpoten, etc.), de paddenstoelen en de mossen. Daarnaast is onderzoek gedaan naar kwalitatieve (houtsoort, verteringsstadium, etc.) en kwantitatieve (hoeveelheden en fracties) aspecten van de aanwezigheid van dood hout in het Nederlandse bos.

In de onderstaande paragrafen wordt steeds een beknopte inleiding gegeven van ieder onderwerp (dood hout, geleedpotigen, paddenstoelen en mossen) gevolgd door een beschrijving van de belangrijkste resultaten. Een uitgebreide beschrijving van de resultaten, voorzien van literatuurreferenties, is te vinden in de hoofdstukken 2 – 5.

1.2 De aanwezigheid van dood hout

Eigenschappen van bos. De belangrijkste fasen in de ontwikkeling van bos zijn: open plek/jong bos, de staken- en volwassen fase gevolgd door oud en zeer oud bos dat in

verval raakt. In natuurlijk bos leidt verval (sterfte) tot plaatselijke verjonging, waardoor een fijnkorrelig mozaïek ontstaat. Bosbranden, windval en soms ziektes kunnen daarnaast natuurlijke patronen veroorzaken in de bosdynamiek. Omdat bos een dynamisch ecosysteem is, kan de verhouding tussen dood en levend hout enorm fluctueren. In natuurlijk bos is in de jonge fase matig tot veel dood hout aanwezig, dat vooral bestaat uit resten van dikke stammen aangevuld met een kleine hoeveelheid dun staand hout dat snel verteert. In volwassen bos staat/licht meestal weinig dood hout. In oud bos staan grote dikke bomen, waarbij (staand/liggend) dood hout in de vorm van takken en een enkele dode boom aanwezig kan zijn. In de verval fase van bos sterven er veel oude reuzen en komt er veel dood hout beschikbaar van bomen met grote stamdiktes. In de gaten ontwikkelt zich de jonge opslag. In productiebos wordt meestal gekapt in de volwassen fase zodat weinig dood hout beschikbaar komt. Vooral grote stamdiktes in een laat verteringsstadium ontbreken.

Dood hout in het bos. De hoeveelheid dood hout varieert sterk met de natuurlijke productiviteit, die is gekoppeld aan geografische ligging, met de ontwikkelingsfase, met het gebruik en met de verteringsnelheid. De productiviteit van bos en de verteringsnelheid nemen toe in de gradiënt van Noord naar Zuid. In oud, lange tijd niet beheerd beukenbos in Fontainebleau (Frankrijk) ligt gemiddeld ongeveer 150 m³ dood hout per ha, in oud dennenbos in Scandinavië is dit ongeveer 100 m³. Beide waarden geven ongeveer de maxima voor deze regio's, en het maximum in Nederland zal hier ongeveer tussen in liggen en wordt in weinig bossen bereikt. In Nederland vinden we in het 30 jaar lang niet beheerde bos met de naam het Pijpebrandje ongeveer 40 m³ dood hout per ha en in het jonge, nog recent beheerde bos (beheer minder dan 5 jaar geleden) van 't Leesten ca. 4 m³. Omdat dood hout verteert en daarbij afneemt in volume, ligt in een bos meestal meer hout van jonge verteringsstadia dan van oude stadia. Vertering van hout betekent ook dat voor de aanwezigheid van alle stadia een regelmatige input van nieuw dood hout nodig is.

In overeenkomst met de verwachting, neemt in Nederland de hoeveelheid dood hout toe als het bos ouder wordt. Bos tot 25 jaar oud bevat ongeveer 4 m³ dood hout per ha, bos tussen 25 en 100 jaar oud ongeveer 12 m³ en bos ouder dan 100 jaar ongeveer 17 m³. Het blijkt dat vooral afstervende 'staken' en oude, 'ijle bomen' bijdragen aan het volume dood hout. De soorten grove den (31%), eik (23%) en berk (11%) domineren het volume dood hout. Beuk komt slechts spaarzaam voor. Dikke bomen dragen relatief veel bij aan de fractie staand dood hout.

Wat betreft het aandeel dood hout van het levende volume, ligt het Nederlandse gemiddelde op 8.2% (bij een populatie die veel jonge bossen kent). Het is echter moeilijk om deze waarden te vergelijken. Enerzijds wordt het Nederlandse gemiddelde sterk beïnvloedt door een klein aantal zeer goede locaties, wat blijkt uit het feit, dat op maar liefst 60% van de locaties de 5% niet eens wordt gehaald. Anderzijds vragen bossen die verschillen in ontwikkelingsfase en gebruik om een heel andere interpretatie van de doodhout fractie. Immers, in een jong productiebos staan alleen stobben en relatief dunne bomen en betreft zelfs een 'hoge' waarde van 30% dood hout maar een klein volume, dat ook nog eens uit dunne stammetjes zal

bestaan. In natuurlijk bos ligt in de jonge fase, dus na het omvallen van zeer oude bomen, lokaal juist veel dik dood hout. In een oud bos met bomen in verval, bevindt zich soms meer dood hout dan dat er vers hout groeit. In dit geval is 30% een lage waarde.

Onder invloed van de cultuuromslag in het bosbeheer sinds ongeveer 1980 is de hoeveelheid dood hout in het bos ongeveer vertienvoudigd. Over de periode 1984-1999 is het aantal stammen in het bos ongeveer toegenomen van 5 tot 50 voor stammen (>20cm) en van 0.3 tot 3 voor dikke stammen (>30 cm). Dit betekent dat al in 1999, dus voor de start van de subsidieregeling van het Programma Beheer, het aantal stammen dikker dan 30 cm op *gemiddeld* 3 per ha lag. Het volume dood hout nam in ongeveer dezelfde periode toe van minder dan 2 m³ per ha tot ongeveer 11 m³. Deze toename is ongeveer gelijk verdeeld over naald- en loofhout en over staand en liggend dood hout. Wat betreft de invloed, die terreineigenaars hebben op de hoeveelheid dood hout blijkt, dat de bosterreinen van de overheden (Ministerie van Defensie, Domeinen, Publiekrechtelijke organisaties, Provincies en Gemeenten) gemiddeld 6.7 m³ dood hout per ha bos hebben, particulieren en Staatbosbeheer scoren ongeveer 10 m³ per ha en bij natuurbeschermingsorganisaties worden hoeveelheden gevonden van ongeveer 12 m² per ha.

1.3 Dood hout en geleedpotigen (arthropoden)

Typische eigenschappen van geleedpotigen. In tegenstelling tot mossen en schimmels kunnen geleedpotige dieren zich actief voortbewegen door te kruipen, te lopen/springen en/of te vliegen. Dit heeft het voordeel dat ze zich gericht kunnen verplaatsen. Geleedpotigen vertonen een enorme variatie in bouwplan en fysiologie, zowel tussen soorten als tussen stadia in de levenscyclus. Dit heeft een ongeëvenaarde soortenrijkdom mogelijk gemaakt met veel aanpassingen waarbij een of meer stadia afhankelijk zijn van dood hout. De groeisnelheid van geleedpotigen hangt nauw samen met de rijkdom van het voedsel en de omgevingstemperatuur. Dood hout is voedselarm en als het op de grond ligt ook relatief koel. Deze eigenschappen zorgen ervoor dat vooral grote houtetende soorten meestal meerdere jaren over hun ontwikkeling doen.

Verspreiding en vestiging. In tegenstelling tot mossen of paddenstoelen verplaatsen de meeste geleedpotigen zich actief. Daarnaast komt ook windverspreiding voor en foresie (waarbij een soort zich door een andere soort laat transporteren). De dispersiecapaciteit is gekoppeld aan de levenswijze. Soorten van tijdelijke milieus (zoals verse, afstervende bast) zijn aangewezen op een goede en gerichte verspreiding om voor iedere generatie opnieuw een geschikt habitat te vinden. Soorten van stabiel habitat (boomholtes in oude bomen) kunnen vele generaties lang in hetzelfde substraat leven; ze hoeven niet zo nodig weg waardoor ze vaak een gering dispersievermogen hebben ontwikkeld. Het zal duidelijk zijn dat een afname van oude stammen de slechte dispergeerders onmiddellijk en hard treft. Voor deze groep is het van belang dat er ruimtelijk voldoende geschikt substraat aanwezig is om

isolatie van deze organismen te voorkomen en een ononderbroken verspreiding tussen bosgebieden mogelijk te maken.

Belang van dood hout. In bossen is, naast levend plantenmateriaal, dood hout de belangrijkste bron voor de ontwikkeling van geleedpotigen. Soorten die tijdens één of meer levensstadia afhankelijk zijn van dood hout worden saproxyle soorten genoemd. Naar schatting leven in Nederland 2500 bossoorten, waarvan (naar schatting) 20% tot 50% saproxyl is. De meeste studies geven aan dat ongeveer 60% van de saproxyle soorten een voorkeur heeft voor loofhout en 30% voor naaldhout (de overige soorten hebben geen duidelijke voorkeur). Bij geleedpotigen is de scheiding tussen loof- en naaldhout veel duidelijker dan die tussen de verschillende boomsoorten binnen loof- of naaldhout. Voorkeuren voor bepaalde boomgenera komen bij ongeveer 10% van de soorten voor, vrijwel altijd in relatie tot vroege verteringsstadia. Het betreft vooral bastkevers en prachtkevers die van het cambium van verzwakte of dode bomen leven. In de latere verteringsstadia gaat de insectenfauna van verschillende boomsoorten steeds meer op elkaar lijken. De waarde van verschillende vormen van dood hout voor zeldzame insectensoorten kan ruwweg als volgt worden geordend naar afnemend belang: staande dode bomen, levende staande bomen (in verband met holtes en met dode takken), liggende stammen en ten slotte stobben. Het is moeilijk een richtlijn te geven voor de gewenste hoeveelheid dood hout, maar verschillende studies wijzen op een ondergrens van 10 m³ en een optimum van 30-40 m³, waarbij alle stadia (staand, liggend, molm) voortdurend aanwezig moeten zijn op zowel beschaduwde als zonnige plekken. De afstanden tussen de substraten zouden in verband met de slechtst migrerende soorten minder dan 200 meter moeten bedragen.

Een interessante waarneming is dat de biodiversiteit van dun hout en takken relatief hoog is, maar dat deze vooral bestaat uit meer algemene soorten die op alle houtdiktes voorkomen. Het lijkt dus of dun hout een gevarieerde habitat biedt aan een breed scala van veelvoorkomende soorten. In dik hout echter, komen meer soorten voor, die selectief gebonden zijn aan dikke stammen. Deze soorten, waaronder veel zeldzame soorten, kunnen dus niet worden gestimuleerd door het laten staan van dunne dode stammen of het laten liggen van dun snoeihout. Wat betreft specifieke microhabitats van dood hout moet speciale aandacht worden gevraagd voor paddenstoelen en boomholtes. Uit het buitenland is bekend dat paddenstoelen op dood hout, vooral de polypore soorten (buisjeszwammen), een zeer belangrijke habitat zijn voor kieskeurige en vaak zeldzame kevers, vliegen en vlinders. Voor zover ons bekend, is in Nederland nooit gericht onderzoek gedaan naar deze schimmelbewonende groepen. Ook boomholtes in dikke levende bomen vormen een speciale habitat, dat door zeldzame soorten wordt bewoond. De meeste van deze soorten, zoals de in Nederland uitgestorven Juchtleerkever, hebben een slechte dispersie (30-190 meter) en kunnen in Nederland alleen worden behouden door zorgvuldig om te gaan met relictpopulaties in oude boskernen (geen oude bomen omzagen) en door rond deze locaties de aanwezigheid van dikke staande bomen te bevorderen.

1.4 Dood hout en paddenstoelen

Typische eigenschappen van paddenstoelen. Paddenstoelen zijn de vruchtlichamen van schimmels en vormen zich op een netwerk van dunne draden bestaande uit langwerpige cellen: het mycelium. Soms vormen zich dikkere bundels, die rhizomorfen worden genoemd. Men gaat ervan uit dat de vruchtlichamen slechts 1/10 deel uitmaken van de hele paddestoel, het overige 9/10 deel ligt verborgen in het substraat en voert het eigenlijke werk uit. Een duidelijk verschil met mossen is dat paddenstoelen geen bladgroen hebben en dus niet afhankelijk zijn van licht. Ze kunnen in het donker groeien en dus ook in hout, waar ze hun energie halen uit de afbraak van dood organisch materiaal. Hiermee vormen paddenstoelen een onontbeerlijke schakel in de voedselkringlopen in het bos. De belangrijkste bronnen van dood organisch materiaal in de natuur zijn hout en bladeren.

Verspreiding en vestiging. Paddenstoelen verspreiden zich door middel van sporen. De meeste soorten laten hun sporen transporteren door de wind. Hierdoor kunnen grote afstanden worden overbrugd en zijn afstanden tot 300 kilometer zelden limiterend bij de vestiging van een soort. De kans dat een spore op een geschikte plek landt, is overigens klein, waarvoor paddenstoelen compenseren door het produceren van enorme aantallen sporen. Voor de reproductie van veel soorten paddenstoelen is het nodig dat de (haploïde) mycelia van twee verschillende sporen versmelten om een diploïd mycelium te vormen dat paddenstoelen kan voortbrengen. Dit verkleint de kans op vestiging, terwijl bovendien alleen in goede substraten twee haploïde mycelia zich kunnen vestigen en lang genoeg zullen overleven om een diploïd mycelium te vormen. De aanwezigheid, op niet al te grote afstand en op het juiste moment, van voldoende hoogwaardig substraat, voor alle ontwikkelingsstadia, is dan ook de belangrijkste voorwaarde voor een succesvolle vestiging van paddenstoelen.

Belang van dood hout. Het belang van dood hout voor paddenstoelen blijkt onmiddellijk uit het hoge percentage soorten dat aan dit substraat is gebonden; ruim 25% van alle ongeveer 3500 soorten in Nederland. Het is van 739 soorten bekend dat ze een duidelijke voorkeur hebben voor loofhout, terwijl bij 240 soorten een voorkeur is waargenomen voor naaldhout. Van de overige soorten is geen voorkeur bekend. Binnen de naaldhoutsoorten zijn er slechts 26 met een voorkeur voor exoten (*Abies*, *Picea*, *Larix* en *Pseudotsugae*). Natuurlijk zijn er wel algemene soorten paddenstoelen die ook het hout van dode exoten koloniseren. Voor mossen, zijn naaldhoutstammen, ook van exoten, juist wel een waardevol substraat.

De soortensamenstelling van paddenstoelen op dood hout wordt in volgorde van afnemend belang bepaald door: houtsoort (naald- of loofhout), verteringsstadium, type hout (staand of liggend), houtvolume/stamdikte/leeftijd, en bodemparameters zoals bodemvocht en basenrijkdom. Zeldzame soorten worden vaak in verband gebracht met late verteringsstadia en de aanwezigheid van voldoende dikke/oude bomen in het landschap en de daarbij horende specifieke kolonisatoren, zoals kernhoutrotters, die het kernhout van dikke bomen aantasten. Kernhoutrotters, en daarop volgende successie, ontbreken bijna volledig in beheerde bossen.

De eerste kolonisatoren van dood hout oefenen een grote invloed uit op het verloop van soorten, chemische samenstelling en structuur van het hout in latere verteringsstadia. Er ontstaat bijvoorbeeld een groot verschil door invasie van witrotters of bruinrotters. Witrotters breken zowel de cellulose als de lignine van hout af. Dit leidt tot lichtgekleurd, draderig en vochtig hout. Bruinrotters verschaffen zich toegang tot de cellulose door de structuur van de lignine te veranderen zonder deze af te breken. Dit leidt tot donkergekleurd, brokkelig hout. Ook ontstaan grote verschillen in successie tussen hout dat in dode vorm lange tijd rechtop is blijven staan en hout dat in verse staat is omgevallen, als gevolg van windworp. Vanwege verschillen in successie moet dood-houtbeheer zich richten op het aanbieden van een verscheidenheid aan hele bomen die op verschillende wijze zijn afgestorven en variëren in leeftijd en houtsoort. Omdat dit substraat nu zeldzaam is, zijn vooral dikke, oude, afstervende bomen van grote waarde.

1.5 Dood hout en mossen

Typische eigenschappen van mossen. Kenmerkend voor mossen ten opzichte van vaatplanten is dat ze geen eigen watertransport hebben (wortels of vaatbundels) en voor hun vochthuishouding afhankelijk zijn van vrij water van dauw, vochtig substraat of regen (regio's met een groot neeslagoverschot) en een windluwe standplaats met een permanent hoge luchtvochtigheid (bijvoorbeeld de zuidrand van open plekken in bos). Als aanpassing aan het snel opdrogen van substraat zijn veel mossen verdrogingstolerant, wat betekent dat ze periodes van droogte kunnen overleven in geheel uitgedroogde toestand. Toch kunnen mossen alleen groeien als ze nat zijn, omdat moscellen alleen dan in staat zijn tot fotosynthese. Dood-houtmossen zijn relatief verdroginggevoelig en prefereren een windluwe standplaats met een permanent hoge luchtvochtigheid (bijvoorbeeld de zuidrand van open plekken in bos). Voor fotosynthese hebben mossen licht nodig, waardoor ze in donkere bossen weinig voorkomen. De meeste soorten mijden direct zonlicht, want dit droogt het substraat snel uit, wat het mos belemmert in de vestiging en groei.

Verspreiding en vestiging. Voor verspreiding maken mossen gebruik van sporen (seksuele voortplanting, lange afstanden) en/of broedlichamen of plantenfragmenten (aseksuele voortplanting, vooral korte afstanden). Net als bij insecten, bestaat een verband tussen selectiviteit van soorten voor dood hout en het vermogen om dit dode hout te vinden door dispersie. Bijna alle strikte dood-houtmossen (zoals Krulbladmos en Breed moerasvorkje) kunnen zich over grote afstanden verspreiden als spore en zo ook verafgelegen dood hout koloniseren. Een aantal dood-houtmossen verspreidt zich op suboptimaal substraat via kleine broedlichamen (vegetatief) en pas nadat op deze manier dood hout is bereikt, lukt de seksuele voortplanting en worden sporen geproduceerd die efficiënt langeafstandstransport mogelijk maken.

Dood hout is belangrijk voor vestiging, omdat het een groot vochtleverend vermogen heeft en uitsteekt boven de strooisellaag op de bodem waardoor het verstikking van mos voorkomt. Als vestigingsubstraat is dood hout ook belangrijk

voor niet-doodhoutsoorten. Enerzijds kunnen die na kolonisatie van het dode hout overstappen op hun voorkeursubstraten, anderzijds vormt dood hout onderdeel van hun risicospreiding, waarbij behalve één type voorkeurssubstraat, bijvoorbeeld steen, ook verschillende suboptimale substraten worden gekoloniseerd, zoals kale grond, stamvoeten en dood hout. Omdat er in de historie van Nederland perioden zijn geweest met erg weinig bos en/of dood hout, mag worden aangenomen dat verschillende dood-houtmossen hun huidige aanwezigheid danken aan hun vermogen uit te wijken naar suboptimale substraten.

Belang van dood hout. In Nederland komen ongeveer 530 soorten mossen voor. Een relatief kleine groep van 23 mossen (minder dan 5%) heeft een voorkeur voor dood hout. Uit deze groep vertonen 4 levermossen een strikte binding. Het belang van dood hout als refugium en optimaal habitat neemt toe naarmate er minder alternatief substraat is. In de weinig geaccidenteerde Nederlandse bossen ontbreken alternatieve substraten, zoals rotsen, terwijl stenen vaak ongeschikt zijn omdat ze worden bedekt door bladeren. Vooral dit ontbreken van alternatieven maakt dood belangrijk. Het biedt een dynamisch en qua microhabitats erg heterogeen substraat, dat optimale kansen biedt aan de specifieke dood-houtmossen en daarnaast een noodzakelijk alternatief substraat biedt aan veel overige soorten.

In Nederland is momenteel vooral naaldhout (waaronder exoten) belangrijk als substraat voor specifieke dood-houtmossen. Deze voorkeur is mogelijk het gevolg van het vrijwel ontbreken van dik dood loofhout, vooral van eik. Voor vestiging zijn grotere stamdiktes relatief gunstig, maar, vooral van eik is dunner dood hout (5-10 cm) ook geschikt. Takhout en toppen zijn voor doodhoutmossen niet geschikt. De hoeveelheid dood hout in veel bossen is nog zo gering dat zelfs echte doodhoutsoorten, met een goede dispersie, zich niet vestigen. Het uitbreiden van dispersiemogelijkheden door het stimuleren van dood hout in de nabijheid van bestaande rijke moslokaties van dood-houtsoorten met een gering dispersievermogen zou, via lokale uitbreidingshaarden, de kansen op verspreiding van deze soorten sterk kunnen vergroten.

1.6 Conclusies

Hoewel er in verschillende landen en door verschillende auteurs aandacht is besteed aan het stellen van grenswaarden aan de hoeveelheid dood hout die nodig is om een duurzame biodiversiteit te handhaven is dit een lastig onderwerp. Verschillen in grenswaarden zijn deels het gevolg van een focus op verschillende groepen organismen. Voor spechten wordt bijvoorbeeld een grenswaarde voor duurzame instandhouding voorgesteld van 20 m³ per ha staand dood hout. Andere auteurs geven een grenswaarde van minimaal 20-40 m³ per ha. Voor een aantal organismen, die nog kwetsbaarder zijn en nog sterker afhankelijk van dood hout, lopen de geschatte grenswaarden zelfs op tot 70 m³ per ha. In Nederland zouden dergelijke waarden haalbaar zijn in natuurlijk bos, niet in productiebos. Een waarde van boven de 30 m³ per ha kan worden bereikt met een input van 1 m³ per ha per jaar. Voor een waarde van 100 m³ per ha is ruwweg 4 m³ input per ha per jaar nodig.

In Nederland heeft 60 procent van de locaties minder dan 5 m³ dood hout per ha, terwijl gemiddelde waardes variëren tussen 7.6 en 12.2 m³ per ha (afhankelijk van beheerder). Dit geeft aan dat een beperkt aantal goede locaties het gemiddelde sterk omhoog trekt. Verder ligt het gemiddelde aantal dode bomen met een diameter groter dan 30 cm al sinds 1993 op 3 stuks per ha. De doelstelling van het Programma Beheer lijken dus weinig ambitieus, zeker gezien de indicaties voor duurzame hoeveelheden dood hout, die in de richting wijzen van 30 m³ per ha of meer. Hoewel dit een moeilijk onderwerp is, is meer onderzoek gewenst naar grenswaarden van dood hout hoeveelheden in bossen voor verschillende organismegroepen.

Uit het huidige literatuuronderzoek blijkt verder dat er een groot verschil bestaat in de manier waarop verschillende dood-houtfracties invloed hebben op de biodiversiteit. Daarbij blijkt vooral het dikke, oude hout een belangrijke habitat voor de meest zeldzame organismegroepen. In dit kader is onderzoek nodig naar een verdere uitwerking van het Programma Beheer op een manier die meer rekening houdt met de zeldzame, dikke houtfracties.

2 Dood hout in het Nederlandse bos

Sander Wijdeven

2.1 Inleiding

Beleid

Dood hout wordt in het het bos/natuurbeleid sinds enige jaren onderkend als een van de belangrijke onderdelen van het bosecosysteem. Een duurzaam bosbeheer zou zich dus mede daarop moeten richten. Een concreet gevolg is dat sinds 2000 dood hout is opgenomen in de subsidieregeling Programma Beheer. Daarin wordt beoogd dat ‘minimaal 3 staande of liggende dode bomen per hectare dikker dan 30 cm moeten voorkomen’ (regeling 2006+, in 2000-2005 was dit 4 dode bomen op 70% van de oppervlakte; Pluspakketten Bos). In de praktijk wordt dit criterium beoordeeld aan de hand van gemiddelde waardes per 5 ha. Niet alleen in Nederland is dood hout een aan de natuurwaarde gerelateerd criterium. Ook op Europees niveau zijn er criteria opgesteld voor een duurzaam bosbeheer. Zo is dood hout een van de 9 Pan-Europese duurzaamheidscriteria van de (the Ministerial Conference on the Protection of Forest in Europe (MCPFE, 2002, zie box) en een van de 15 kernindicatoren van de European Environmental Agency. Bijvoorbeeld de rapportage van de MCPFE omvat het volume staand en liggend dood hout met een minimum lengte van 2 m en dikte van 10 cm.

MCPFE Improved Pan-European indicators for sustainable forest management

Criterion 4: Maintenance, Conservation and Appropriate Enhancement of Biological Diversity in Forest Ecosystems

4.5 Dead wood

Volume of standing deadwood and of lying dead-wood on forest and other wooded land classified by forest type.

Rationale:

Dead wood (coarse woody debris) in form of snags (dead standing trees) and logs (dead lying trees) is a habitat for a wide array of organisms and after humification an important component of forest soil. Many species are dependent, during some part of their life cycle, upon dead or dying wood of moribund or dead trees (standing or fallen), or upon wood-inhabiting fungi or other species. Because of lack of deadwood many of the dependent species are endangered.

(MCPFE 2002)

Gegevensvoorziening

In de landelijke bosmeetnetten is in de laatste decennia de aandacht voor dood hout toegenomen. In de vegetatieopnames (niet in de houtteeltkundige opnames!) van de 4^{de} Bosstatistiek (CBS, 1985) werden al enkele dood-houtkarakteristieken opgenomen (Dirkse, 1987). In de daaropvolgende landelijke meetnetten (HOSP, MFV) werd

gaandeweg het dode hout meer in detail gemeten. De HOSP, een landelijk meetnet voor 'Houtoogststatistiek en prognose oogstbaar hout', leverde vanaf 1988 landelijke boscijfers, mede gebaseerd op het steekproefnetwerk van de 4^{de} Bosstatistiek. In de periode 1988 tot 1998 werd alleen het staande dode hout opgenomen (zie voor meer details paragraaf 2.2). Pas in 1998 en 1999 werd de monitoring uitgebreid tot het liggende dode hout. In 2001 ging het Meetnet FunctieVervulling (MFV) van start, wat aansluit op de in 1999 gestopte HOSP. Het MFV volgt de HOSP procedure en meet liggend en staand dood hout.

Beheer

In de laatste decennia is in het beheer dood hout onderwerp van toenemende aandacht. In 1983 bestond de visie op dood hout vooral uit twee groepen; de mensen die pleitten voor meer dood hout, terwijl anderen juist grote bezwaren hadden (Vredenburg, 1983). In 1997 werden de ecologische waarden wel algemeen geaccepteerd, maar werd verder geconstateerd dat er nog relatief weinig dood hout in het multifunctionele bos kon worden aangetroffen. Als verklaring hiervoor vermeldde de auteurs dat dood hout als rommelig wordt ervaren, dat het geld kost, de kans op optreden van plagen en de toegankelijkheid voor het publiek (Vredenburg, 1983, Buiting & ten Tuijthof, 1997). Nu denkt men daar anders over en wordt dood hout gezien als een natuurlijk element van het bosecosysteem.

2.2 Meetnetten en methodiek

Meetnetten

Op basis van vier databestanden wordt het dood hout in het Nederlandse bos beschreven. De databestanden zijn de 4^{de} Bosstatistiek (CBS, 1985, Dirkse, 1987), de HOSP (bv Daamen & Schoonderwoerd, 1998), het MFV (Dirkse et al., 2003) en de Bosreservaten (bv Clerkx et al., 2003). Dood-houtschattingen lopen uiteen in de tijd en in mate van detail.

Vierde Bosstatistiek

Vertrekpunt voor de meetnetten is de Vierde Bosstatistiek (1984-1985; CBS, 1985), waarbij een landelijke steekproef opgezet is in het Nederlandse bos, gestratificeerd naar bostype en bestaande uit ca. 3400 steekproefcirkels (Dirkse, 1987). De steekproefcirkels hebben een vaste grootte van 300 m², waarin onder andere de vegetatiesamenstelling, bedekking en dood hout zijn geïnventariseerd. De aanwezigheid van dood hout is uitsluitend vastgesteld door het tellen van stamdelen in aantalklassen met een onderverdeling in (a) staand dun (<7 cm) en overig dood hout (>7) en (b) liggend dun (2-7 cm), dik (7-20) en zeer dik (>20) (zie bijlage 2.1).

HOSP

Daarop volgend zijn op deels dezelfde en deels andere plekken gegevens verzameld van individuele bomen in de HOSP (Houtoogststatistiek en prognose oogstbaar hout, 1984-1999; Stichting Bos en Hout). In 5 jaar cycli worden alle plots over heel Nederland opgenomen. Dit resulteert in 3 volledige perioden: 1983-1987, 1988-1992, 1993-1997. In de laatste twee jaar van dit meetnet, 1998-1999, is ongeveer de helft

van het totale aantal steekproefpunten opgenomen. De '98-'99 periode geeft dus geen volledig betrouwbaar landelijk beeld. Wel wordt elk jaar een trekking uit de totale steekproefpunten set bemonsterd, waardoor de jaarlijkse cijfers een beeld geven over heel Nederland. De HOSP bestaat uit ca. 3150 opnamepunten waarin minimaal 25 bomen geïnventariseerd worden, waarbij de straal varieert tussen 5 en 25 m. Van elke boom groter dan 5 cm dbh (diameter borsthoogte) waarvan de stam (of stobbe) binnen de steekproefcirkel staat wordt de soort, dikte en hoogte bepaald. Het staande dode hout is vanaf het begin opgenomen. Pas vanaf 1998 is ook het liggende dode hout gemeten. Echter, doordat het geoogste hout is genoteerd kan, door vergelijking van opnames in de tijd, afgeleid worden welke bomen ontbreken in de opnames. Ontbrekende bomen zijn dan dus dode omgevallen bomen die niet geoogst zijn (zie ook Seubring, 1997). Dit levert een indicatie voor de input van liggend dood hout in de betreffende periode.

Meetnet FunctieVervulling

Het Meetnet FunctieVervulling is een vervolg op de HOSP, waarbij eveneens (deels op dezelfde locaties) verscheidene gegevens over de opstand, de bomen, en het dode hout worden opgenomen. Ook het MFV werkt met 5 jarige cycli. De opnames startten in 2001 en dit jaar worden de laatste gegevens verzameld. In dit rapport wordt uitsluitend gerapporteerd over de gegevens tot en met 2002 (zie ook Dirkse et al., 2003). Het omvat dus niet een volledig betrouwbaar landsdekkende steekproef. Het MFV bestaat uit ca. 3620 opnamepunten waarin minimaal 20 bomen geïnventariseerd worden, waarbij de straal varieert tussen 5 en 20 m. Van elke boom groter dan 5 cm dbh (diameter borsthoogte) waarvan de stam (of stobbe) binnen de steekproefcirkel staat wordt de soort en dikte bepaald.

Bosreservaten

De meest gedetailleerde dataset betreft de Nederlandse Bosreservaten. Deze data geven echter geen landelijk representatief beeld van het Nederlandse bos. Door de gedetailleerde en herhaalde monitoring kan wel veel informatie over dood hout in de onderzochte locaties verkregen worden. Bosreservaten zijn geselecteerde bosgebieden waarin geen beheer meer wordt gevoerd. De grootte varieert van 3 tot 440 ha. De bosreservaten zijn ingesteld om kennis te vergaren over spontane bosontwikkeling. Het Bosreservatenprogramma omvat een landsdekkend netwerk van 60 bosreservaten die samen een weergave vormen van de meest voorkomende Nederlandse bostypen. Er zijn zowel nagenoeg-natuurlijke als aangeplante bossen opgenomen in het netwerk. In de reservaten worden kernvlaktes uitgezet van 70 bij 140 m en een aantal steekproefcirkels van 500 m². Hierin worden alle individuen groter dan 5 cm dbh opgenomen. Dit betreft zowel levende als staand of liggende dode individuen of boomdelen. Naast de dikte en lengte van elk dood boomdeel wordt ook de locatie en het verteringsstadium (tabel 2.1) vastgelegd. Er zijn 60 Nederlandse reservaten en enkele buitenlandse referenties, die 1 maal en een aantal daarvan al enkele malen zijn gemonitord (Clerkx et al., 2003).

Tabel 2.1 Verteringsstadia van dood hout (van Hees & Clerks, 1999)

Verteringsstadia
1. Vers dood hout
2. Oppervlakkig verteerd hout
3. Matig verteerd hout
4. Grotendeels verteerd hout
5. Resten in de strooisellaag

Methodiek

Om de aanwezigheid van dood hout in het Nederlandse bos te typeren worden 5 kernindicatoren gehanteerd. Deze zijn:

- staand of liggend
- dik of dun (<20 cm> of <30 cm> dbh)
- naald of loofboomsoort
- vers of verteerd

Deze indeling wordt vaak gehanteerd en geeft een goed overzicht van de verschillende habitats voor diverse soortengroepen (zie bv Stokland, 2001, Siitonen, 2001). Dit mede in aansluiting op de relaties tussen paddenstoelen/schimmels, insecten, mossen en dood hout in dit rapport.

In de loop van de tijd is men het dode hout meer in detail gaan meten. Om de ontwikkelingen over langere tijd te typeren moeten concessies gedaan worden aan de mate van detail. Zo is in de 4^{de} Bosstatistiek dood hout slechts in enkele klassen opgenomen. In de HOSP is pas vanaf 1998 zowel het staande als het liggende dode hout gemeten. In de periode daarvoor kan slechts een schatting gegeven worden hoeveel liggend dood hout er in de volgende meetcyclus is bijgekomen (hierdoor is alleen een schatting voor de periode '93-'97 mogelijk). Daarnaast moeten de dood-houtresultaten van de perioden '89/'99 (HOSP) en '01/'02 (MFV) met enige terughoudendheid geïnterpreteerd worden, aangezien dit geen volledig betrouwbare landelijke cijfers zijn doordat deze metingen maar ongeveer de helft van de steekproefpunten omvatten.

Het volume van het dode hout wordt vaak berekend aan de hand van de diameter (en evt. hoogte). De volume bepaling is dan gebaseerd op spilhoutvolume functies (bv. Dik, 1984) of geometrische principes (bv. kegelvorm). In het Bosreservaten Programma is in drie reservaten waarin de meest algemene boomsoorten voorkomen het dode hout in detail gemeten. Van elk dood-houtelement (boom, stamstuk, tak) is in secties van 2 m het volume gemeten. Op basis daarvan zijn volumefuncties geschat die niet alleen de stam maar de hele boom (tot takken met een minimale diameter van 5cm) omvatten (Wijdeven et al., 2005 in prep). Op deze wijze kan het totale dode-boomvolume nauwkeuriger bepaald worden. Een vergelijking met de volumeschattingen in het MFV bijvoorbeeld geeft een 22% hogere schatting, wat grofweg overeenkomt met het takvolume. In het MFV zijn echter alleen van proefbomen (1 boom per soort per plot) de hoogte gemeten. Door een relatie te fitten tussen dbh en hoogte bij proefbomen werd voor de overige individuen de hoogte geschat en, samen met de dbh, het volume bepaald.

Om zicht te krijgen op de factoren die van invloed zijn op het voorkomen van dood hout zijn analyses gemaakt van MFV gegevens. Achtereenvolgens is hierbij gekeken naar de leeftijd van het bos, de bosontwikkelingsfase waarin de betreffende plot ligt, het levende volume in deze plot en de eigenaar van het bosgebied.

Daarnaast werd, op basis van de gegevens van de Bosreservaten, meer in detail naar de het dode hout gekeken, waarbij de verdeling over de verteringsstadia aan bod komt en de ruimtelijke spreiding van het dode hout binnen bosgebieden. Ook werd aandacht besteed aan de input van het dode hout in opeenvolgende opnames. Tot slot wordt de afbraak van het dode hout geschat aan de hand van literatuurgegevens.

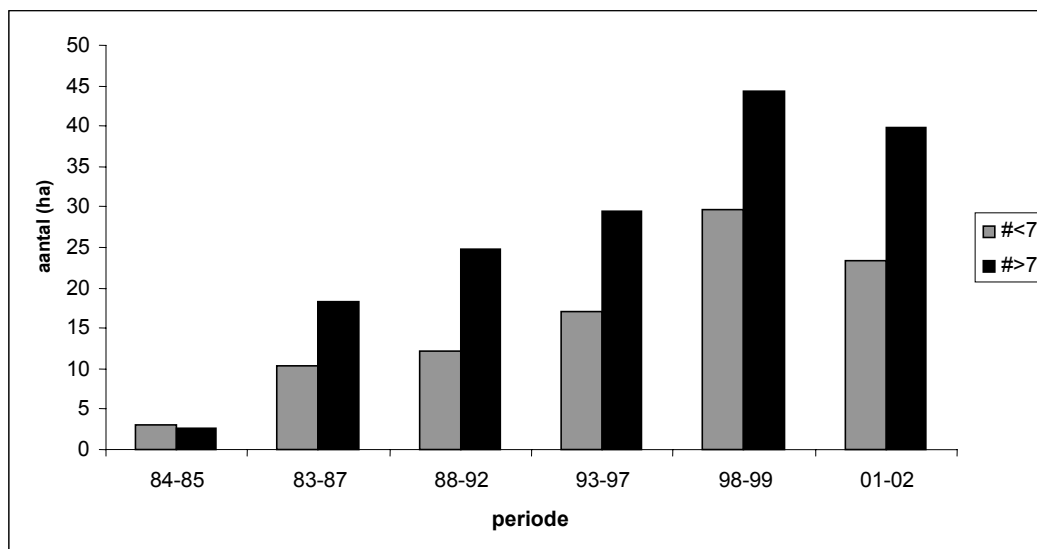
2.3 Hoeveelheid dood hout in het Nederlandse bos

De afgelopen decennia is er een duidelijke toename van de hoeveelheid staand en liggend dood hout in het Nederlandse bos. Kwamen er begin 80-er jaren circa 6 staande dode bomen en 5 liggende dode bomen dikker dan 7 cm per ha voor, na 2000 is dit aantal toegenomen tot circa 63 staande en 40 liggende (figuur 2.1). De stijging loopt voor de verschillende dikteklassen min of meer parallel. Er is echter een daling in de laatste meetperiode waarneembaar. Het is op dit moment onduidelijk of deze afname te wijten is aan de onvolledige steekproef, of dat dit een trendmatig effect is. In ieder geval blijkt duidelijk uit de volledige opnames (voor 1998) de stijgende trend en dat deze stijging zich voortzet ten opzichte van 1997.

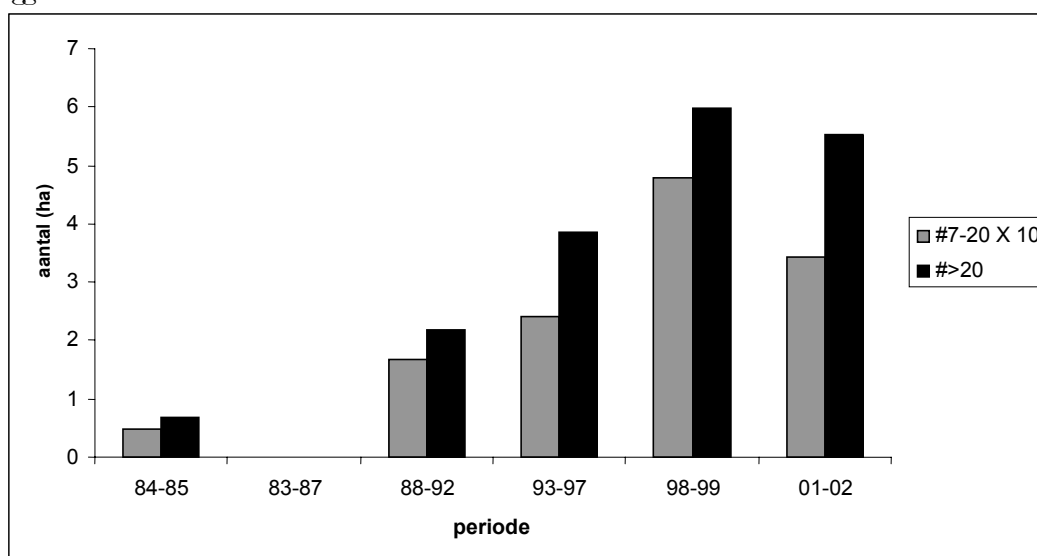
Het totale volume is sterk toegenomen van minder dan 2m³ per ha in 1987 tot circa 11m³ in 2002 (Tabel 2.2). Deze toename treedt zowel op in het staande als liggende dood hout, evenals in de naald- en loofboomsoorten. Het is hier niet duidelijk of de afname (vooral in staand en liggend loofhout) na 2000, t.o.v. van de periode daarvoor, een steekproef effect is of een trendmatig effect. Een vergelijking tussen de periodes voor 1998 en erna geeft in ieder geval een trendmatige stijging aan.

Hoeveel van het dood hout bestaat nu uit dikke bomen? In aansluiting op de richtlijnen voor subsidieregeling Programma Beheer is het aantal bomen dikker dan 30 cm per ha geteld per opname periode (Figuur 2.2). Er is een sterke toename tot circa 0,3 voor 1988 tot 3 dode bomen in 1997 en 3,6 dode bomen per ha in 1999. In de periode daarna komen er ongeveer 2,3 dode bomen voor per ha. Ook hier is het niet duidelijk of dit een trendmatig of een steekproefeffect is. Door de geringe aantallen dikke bomen kunnen schattingen sterker uiteenlopen. Voorlopige analyses van de volledige MFV steekproef wijzen op het laatste, met gemiddelde aantallen in de orde van grootte van de '98/'99 meting. Met betrekking tot de subsidieregeling blijkt dat al voor de start van deze regeling in 2000 er gemiddeld in het Nederlandse bos 3 of meer dikke bomen per ha voorkomen.

staand



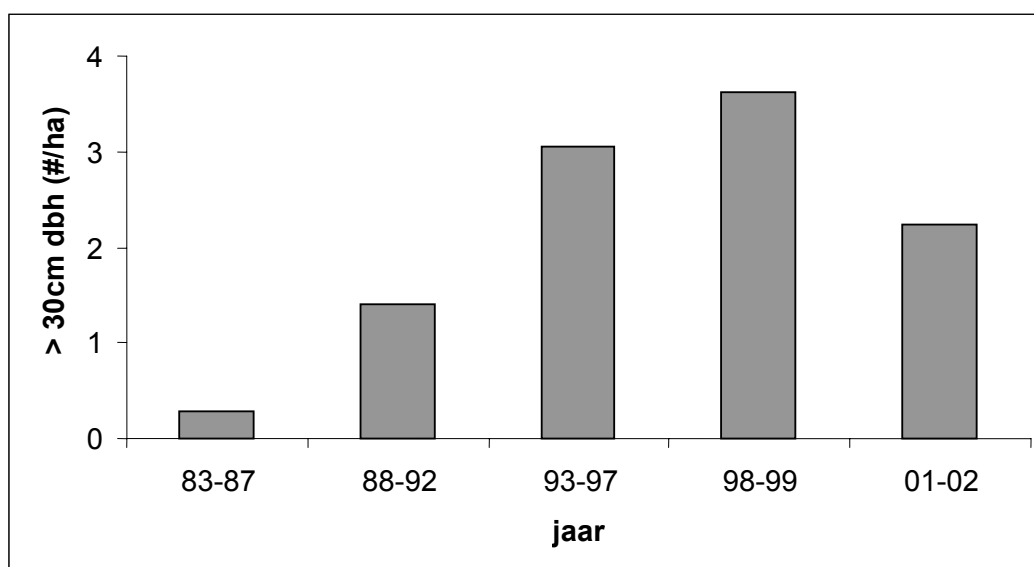
liggend



Figuur 2.1. Hoeveelheid dood hout in het Nederlandse bos. Boven de hoeveelheid staand dood hout voor bomen dunner dan 7cm en dikker dan 7cm. Onder de hoeveelheid liggend dood hout voor bomen tussen de 7-20 cm dikte (let op aantal maal 10!) en dikker dan 20cm. Klasse indeling volgt opnamemethodiek 4^{de} Bosstatistiek. NB periode '98-'99 en '01-'02 vormen deel van landelijke steekproef en liggend dood hout voor '98/'99 is schatting (zie methodiek voor bijzonderheden).

Tabel 2.2. Volume dood hout (in m³ per ha) in het Nederlandse bos in de verschillende opname perioden onderverdeeld naar staand en liggend dood hout en naald- en loofboomsoorten. (zie methodiek voor bijzonderheden)

	periode				
	'83-'87	'88-'92	'93-'97	'98-'99	'01-'02
<i>staand</i>					
naald	0.68	1.02	1.35	1.79	2.37
loof	1.01	1.90	2.43	4.22	3.14
totaal	1.69	2.93	3.79	6.01	5.51
<i>liggend</i>					
naald		1.09	1.38	2.16	3.09
loof		1.52	4.23	5.27	2.67
totaal		2.61	5.62	7.43	5.76
<i>totaal</i>					
naald	0.68	2.11	2.73	3.96	5.46
loof	1.01	3.42	6.67	9.49	5.82
TOTAAL	1.69	5.54	9.49	13.45	11.28



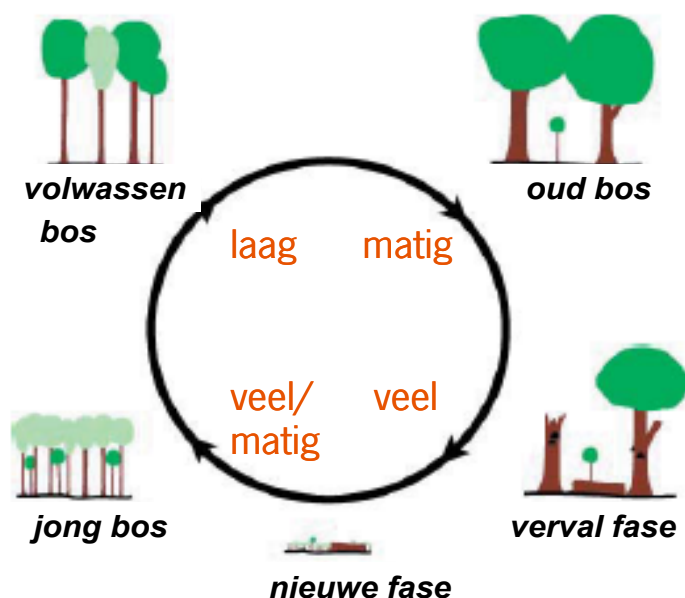
Figuur 2.2. Aantal dode bomen per ha dikker dan 30 cm dbh (zie methodiek voor bijzonderheden).

2.4 Factoren van invloed op het voorkomen van dood hout?

Bosontwikkeling

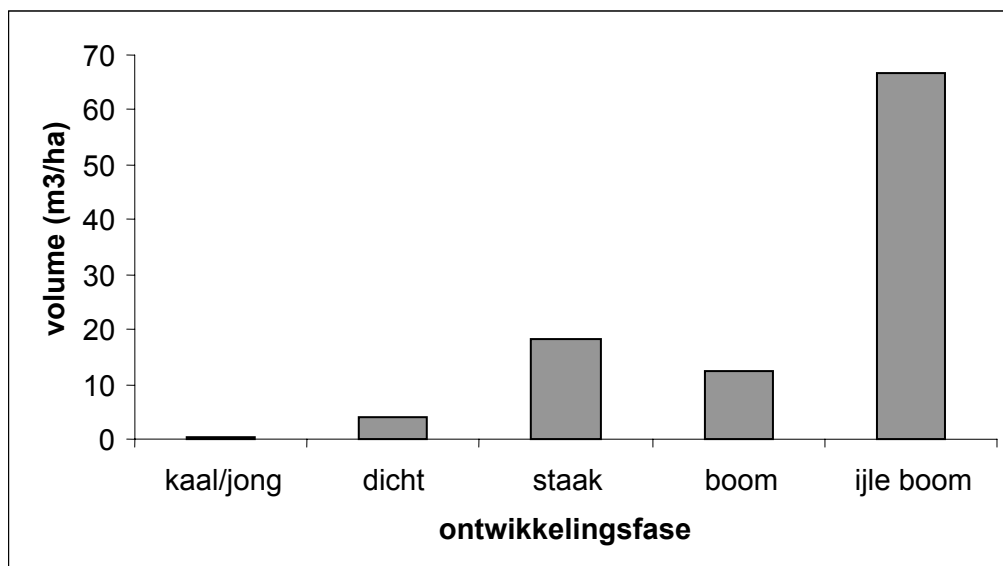
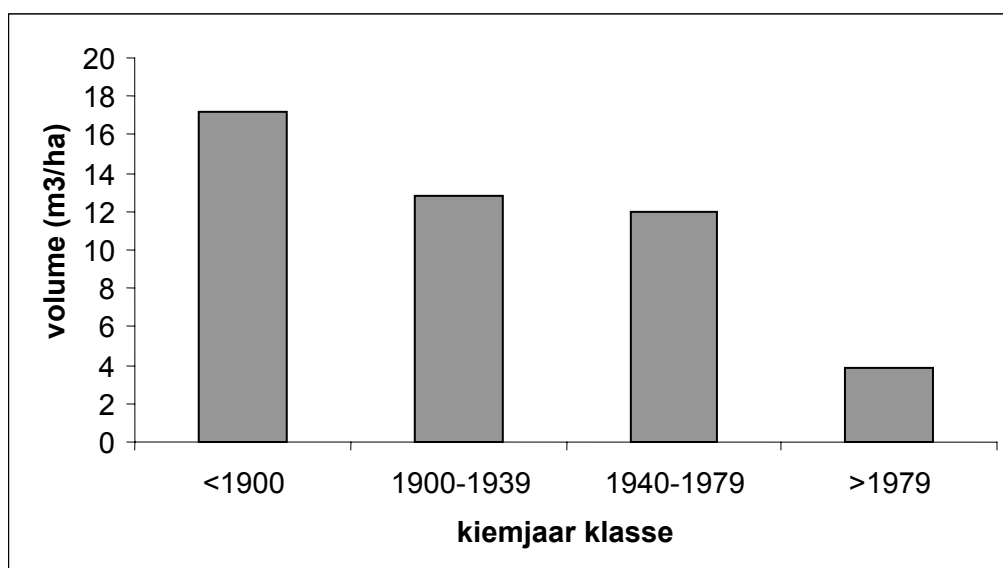
Welke factoren zijn bepalend voor het voorkomen van dood hout? De hoeveelheid dood hout is vaak gerelateerd aan de ontwikkeling van het bos. In het kort kan dit geïllustreerd worden aan de hand van figuur 2.3. In gaten en de jonge fase van de bosontwikkeling ligt veel dood hout van dikke bomen. Dit is afkomstig van recent gestorven bomen die het gat veroorzaakt hebben. Groeit het bos vervolgens weer op dan verteert het oude dode hout langzaam. Ondanks de grote sterfte door concurrentie in de jonge fase komt er weinig dood hout bij door de geringe omvang en

snelle vertering van deze kleine boompjes. Het totale volume zal dus afnemen. Deze trend zet zich voort tot in de jonge boomfase; vertering van het oude dode hout en een geringere input van nieuwe dunnere (onderstandige) bomen. In het oudere bos zullen langzaam dikkere bomen sterven door wind, ziekte of ouderdom. Door de grotere omvang zal dan het totale dood hout volume weer stijgen (Siitonen, 2001, Spies et al., 1988, Kruse & Van den Bouwhuijsen, 1998).



Figuur 2.3. Model voor hoeveelheid dood hout in de bosontwikkeling (vrij naar Natman).

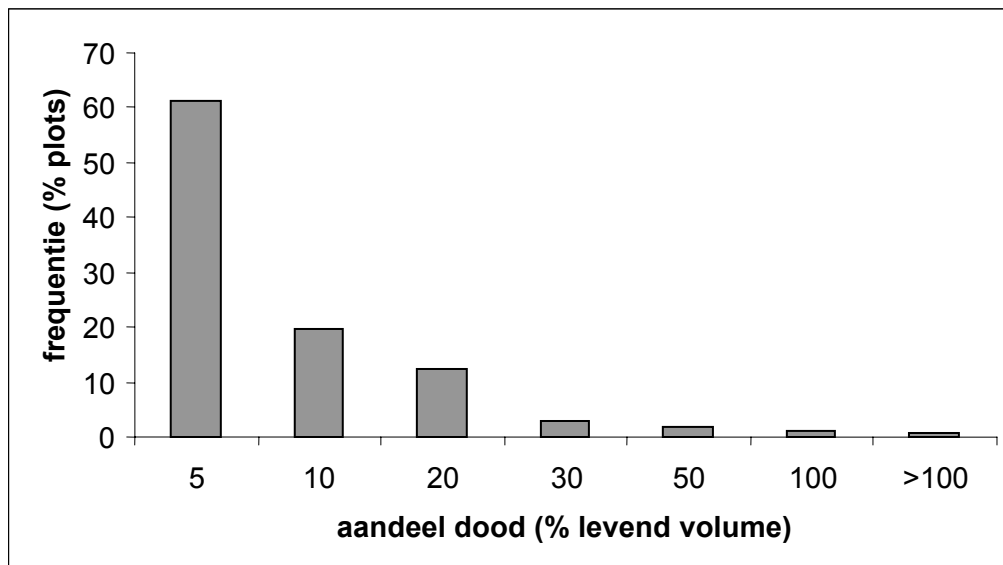
Om de hoeveelheid dood hout in het Nederlandse bos te vergelijken met de bosontwikkeling is op twee manieren gekeken. Ten eerste is de hoeveelheid vergeleken met de leeftijd van de betreffende opstand. Vervolgens is per opname plek de hoeveelheid afgezet tegen de ontwikkelingsfase van de betreffende plek (Figuur 2.4a,b). In het oude bos komt aanzienlijk meer dood hout voor dan in jongere bossen. Uit figuur 2.4 blijkt een duidelijke afname met een afnemende opstandleeftijd. De hoeveelheden verschillen van 17,2 m³/ha voor bossen aangelegd voor 1900 tot 3,9 m³/ha in bossen van na 1980. In bossen aangelegd tussen 1900 en 1980 is de totale hoeveelheid dood hout min of meer vergelijkbaar (12-13 m³/ha). In tegenstelling tot natuurlijke bossen komt in het Nederlandse bos in de kale en jonge fase erg weinig dood hout voor (Figuur 2.4b). Het overgrote deel van het dode hout wordt gevonden in de ijle boomfase.



Figuur 2.4. De hoeveelheid dood hout per kiemjaarklasse van het bos (a, boven) en de hoeveelheid dood hout per ontwikkelingsfase (b, onder).

Levende volume en samenstelling

Is er een relatie tussen het volume dood hout en het levende volume van het bos? Er is geen verband gevonden tussen het levende volume en het dode volume. Gemiddeld is het dode volume 8,2% van het levende maar er is een grote spreiding daaromheen. In ongeveer 60% van de plekken is het aandeel dood minder dan 5% van het levende volume en in circa 95% van de plekken is het minder dan 20% (Figuur 2.5). In de literatuur wordt vaak verwezen naar aandelen tussen de 10-30% voor meer natuurlijke bossen (bv Gilg, 2005). Echter, ook hier worden grote verschillen gevonden (bv Christensen et al., 2005).



Figuur 2.5. Aandeel dood hout volume van het totale levende volume in plots met dood hout.

Het dood-houtvolume in het Nederlandse bos wordt gedomineerd door de soorten grove den (31%) en eik (23%). Daarnaast neemt berk 11% van het totale volume in en fijnspar, Douglas, en lariks 5-3%. Beuk komt slechts spaarzaam voor (Tabel 2.3). De rest van het dode hout bestaat voor 17% uit overig loofhout en voor 6% uit overig naaldhout. In verhouding tot het levende volume komt dood hout bij berk en overig loofhout vaker voor dan gemiddeld. Bij beuk, Douglas en fijnspar komt dood hout juist minder vaak voor.

Tabel 2.3. Totale volume dood hout per soort en dood hout volume-aandeel ten opzichte van het levende volume per soort.

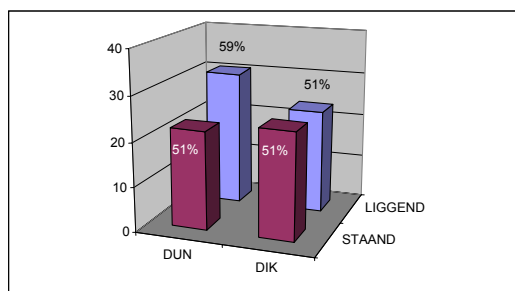
Soort	Volume (m ³ /ha)	Vol.aandeel van levend (%)
beuk	0.15	4.0
Douglas	0.34	3.9
lariks	0.39	6.3
fijnspar	0.59	4.5
overig naald	0.70	5.8
berk	1.23	15.9
overig loof	1.91	10.9
eik	2.53	7.5
grove den	3.43	6.8
Totaal	11.28	8.2

Eigenaar

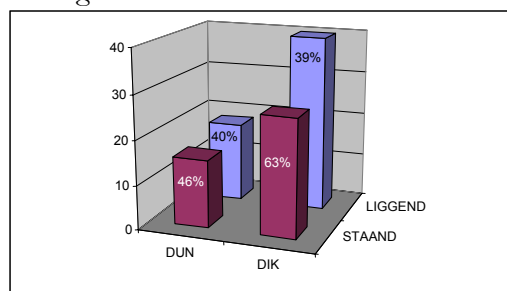
Bij wie komt nu het dode hout voor? De verschillende opnamepunten zijn geclassificeerd naar eigenaar. In bosterreinen van de staat (Min.Defensie, Domeinen, Publiekrechtelijke organisaties, Provincies en Gemeenten) is de totale gemiddelde hoeveelheid het laagst met 7,6 m³/ha dood hout. Bij Natuurbeschermingsorganisaties komen de hoogste hoeveelheden voor (12,2 m³/ha). Particulieren (10,6 m³/ha) en Staatsbosbeheer (9,9 m³/ha), beide met (deels) een productiedoelstelling, nemen een tussenpositie in.

Zijn er nu verschillen tussen de organisaties in de samenstelling van het dode hout? Het Staatsbosbeheer, de particulieren en de staat hebben een vergelijkbaar profiel met circa 45% of 55% staand of liggend en 50% dun en dik. De natuurbeschermingsorganisaties hebben juist meer liggend (60%) en meer dik (66%) dood hout. Het dode hout bestaat bij Staatsbosbeheer minstens voor de helft uit loofhout, waarbij het dunne liggende hout zelfs voor ongeveer 60% uit loofhout bestaat. Bij de natuurbeschermingsorganisaties komt in vergelijking juist veel naaldhout voor.

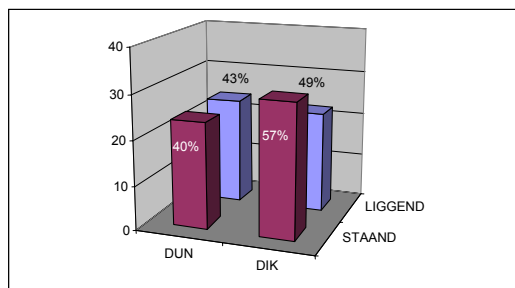
Staatsbosbeheer



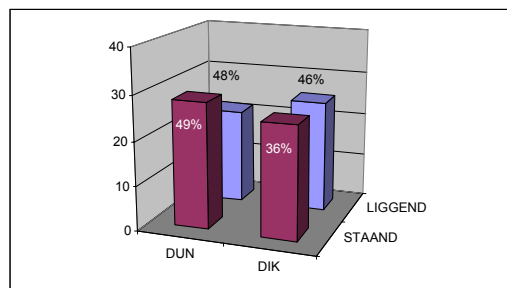
Nat.organisaties



Particulieren



Staat

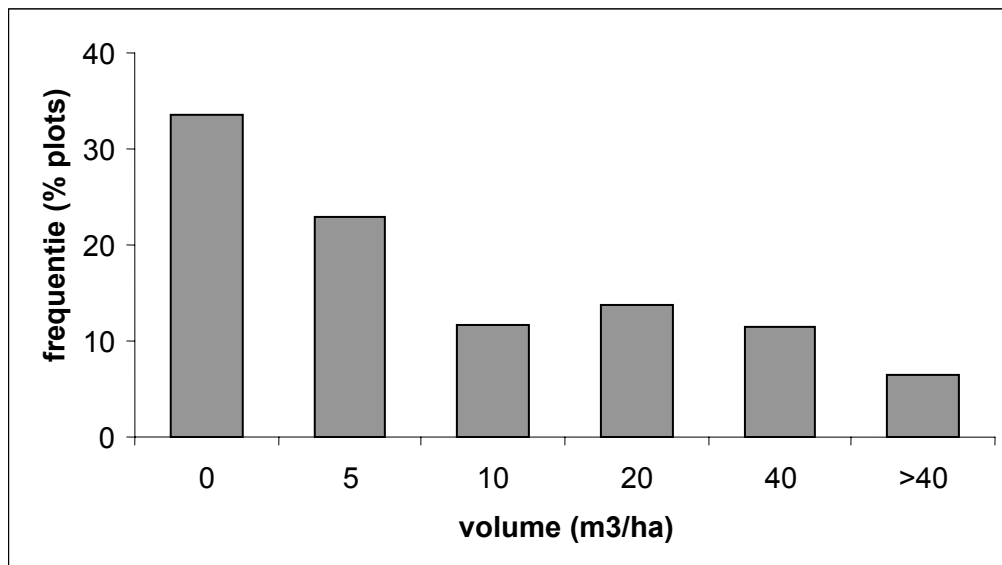


Figuur 2.6. Dood-houtprofielen voor de verschillende groepen terreineigenaren waarin aangegeven het percentage van het totale volume voor dun (<20 cm) en dik (>20 cm), liggend en staand dood hout en het aandeel loofhout (% in de figuren). Totale dood hout volume: Staatsbosbeheer 9,9 m³/ha, Natuurbeschermingsorganisaties 12,2 m³/ha, Particulieren 10,6 m³/ha, Staat 7,5 m³/ha.

2.5 Variatie en dynamiek in dood hout

Spreiding van dood hout

Is het dode hout egaal verspreid over het bos of komt het in clusters voor? Op twee manieren is hiervoor een schatting gemaakt. Ten eerste is gekeken naar de hoeveelheid dood hout per opnamepunt. Het blijkt dat in circa 1/3^{de} van het Nederlandse bos minder dan 5 m³ dood hout aanwezig is (Figuur 2.7). In meer dan de helft van de plekken waar dood hout aanwezig is, is de hoeveelheid kleiner of gelijk aan 10m³/ha terwijl in ongeveer 1/5^{de} van het bos matig tot veel dood hout (>20 m³/ha) voorkomt .



Figuur 2.7. Mate van voorkomen van verschillende dood-houtvolumes in het Nederlandse bos.

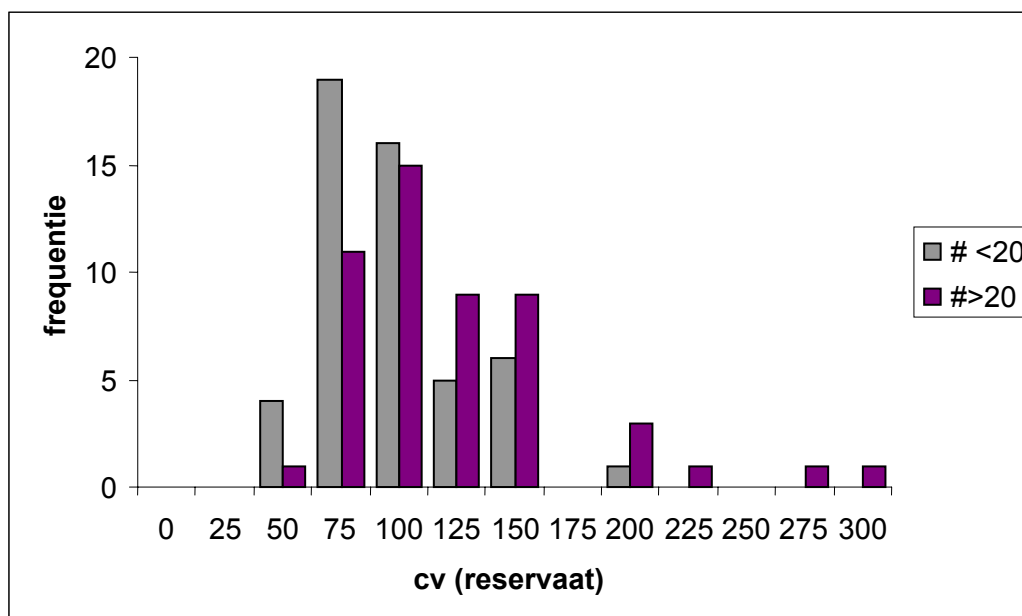
Dit is het landelijke beeld. Kunnen we ook wat zeggen over de spreiding van het dode hout binnen bosgebieden? Helaas is daar in Nederland geen detailinformatie over beschikbaar. Wel kunnen we, op basis van het steekproefcirkelnet in de bosreservaten, een indicatie geven. De meeste bosreservaten bestaan uit een aantal (voormalige) opstanden die verschillen in soortensamenstelling en beheergeschiedenis. De reservaten variëren in grootte van 3 tot 440 ha, waarin verspreid over het reservaat steekproefcirkels (500 m²) worden gemonitord. Weliswaar wordt in deze reservaten niet meer beheerd, maar nog steeds is de invloed van het voormalige beheer vaak prominent aanwezig. Om zo dicht mogelijk bij het oorspronkelijke beheer te blijven worden van alle opnames in de steekproefcirkels alleen de eerste opnames gebruikt. Trouwens, uit de analyses blijkt geen duidelijk effect van de tijdsduur waarover niet meer beheerd wordt op de variatie in het voorkomen van dood hout. Om inzicht te krijgen in het voorkomen van dood hout staan hier de bosreservaten dus model voor verschillende bosgebieden in Nederland.

Van alle steekproefcirkels in de reservaten is het aantal dunne (<20 cm) en dikke bomen (>20 cm) gemeten. Daarvan is het gemiddelde en de standaardafwijking berekend per reservaat. Door de standaardafwijking te delen door het gemiddelde krijg je een gestandaardiseerde (procentuele) afwijking, de variatie coëfficiënt ('coëfficiënt of variation', of CV). Deze staat voor de grootte van de variatie tussen de steekproefcirkels binnen de reservaten. Door deze variaties te vergelijken krijgen we een beeld van de heterogeniteit (grote variatie tussen steekproefcirkels) of homogeniteit (kleine variatie) van het voorkomen van dood hout binnen de reservaten. Er is een grote variatie binnen reservaten in het aantal bomen (Tabel 2.4). Deze variatie is meestal meer dan 100% van de gemiddelde dood-houthoeveelheid per reservaat. Bij bijvoorbeeld een gemiddeld aantal dikke stammen van 20 per ha is de gemiddelde variatie tussen de 0 en 42 bomen per ha.

Tabel 2.4. Gemiddelde variatie (variatie coëfficiënt, c.v.) binnen en tussen reservaten voor het aantal dode dunne (<20cm) en dikke bomen (>20cm).

	CV	
	binnen reservaten	tussen reservaten
aantal		
dun	85.5	34.7
dik	110.8	45.7

Het aantal dikke dode bomen is meer heterogeen verspreid dan de dunne bomen. Dit is niet alleen goed te zien bij de gemiddelde cv (Tabel 2.4), ook de spreiding in variatie geeft aan dat vooral de grotere heterogeniteit vaker voorkomt bij dik dood hout (Figuur 2.8).



Figuur 2.8. Frequentieverdeling van de grootte van de variatie (CV) in de aantallen dunne (<20cm) en dikke (>20cm) bomen binnen bosreservaten.

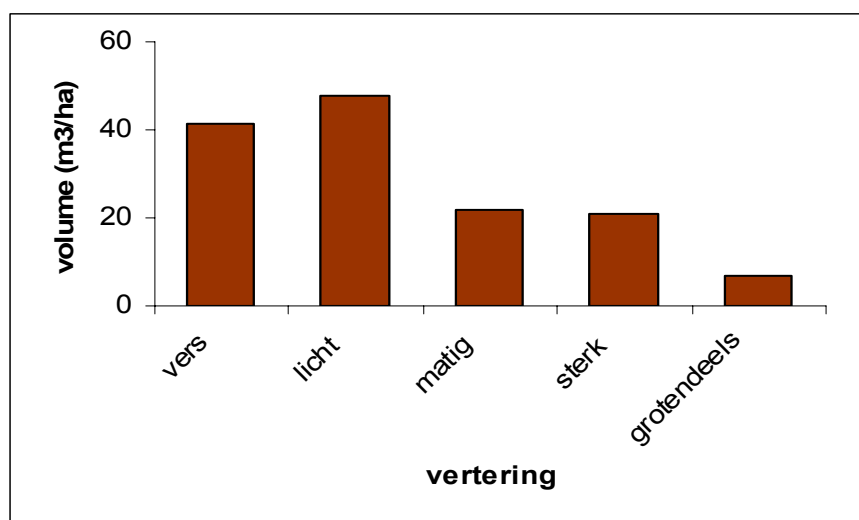
Input van dood hout

Over sterftcijfers in het Nederlandse bos is weinig bekend. Voor het buitenland geeft Runkle een sterftcijfer tussen de 0.5% en 2% voor dominante bomen (Runkle, 1985). Volgens Peterken (1992) is de sterfte in natuurlijke bossen rond de 1% en Stokland (2001) vermeldt waarden tussen de 0,6-0,75% voor spar en 1.18% voor loofhout. In het (semi)natuurlijke beukenbos Fontainebleau varieert de mortaliteit tussen de 1% en 3% (Wijdeven, 2004). In Scandinavië varieert de dood-houtinput tussen de 0.11 en 0.31 m³/ha (Jonsson et al., 2005). In de bosreservaten, waar meerdere opnames gedaan zijn, is de input van het dode hout tussen de 0.5 m³/ha/jr en 10 m³/ha/jr, met een gemiddelde van circa 3,3 m³/ha/jr. Dit komt grofweg overeen met schattingen van Harmon et al. (1986) voor loofbossen van 0.2 tot 4.8 m³/ha/jr. In de Voorbeeldbedrijven Gelderland werd in de afgelopen jaren actief het Geïntegreerde Bosbeheer (GBB) uitgevoerd en gepromoot. Deze bosbedrijven fungerden hiermee als voorbeelden over hoe GBB kan worden toegepast en in wat

voor bos dit kan resulteren. Volgens De Klein (2005) kwam er tussen de 3 en 15 m³/ha voor en dit is over de GBB periode van circa 10 jaar toegenomen tot een niveau van 6 tot 20 m³/ha. Toenames variëren tussen de 2 m³/ha en 13 m³ in 8 jaar.

Vertering van dood hout

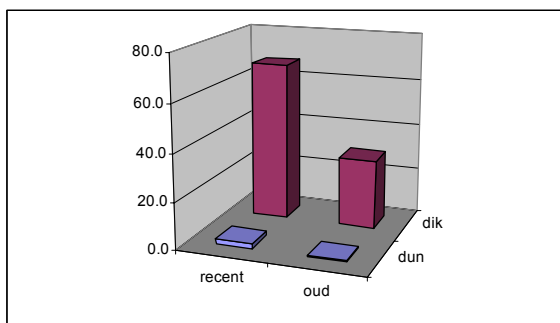
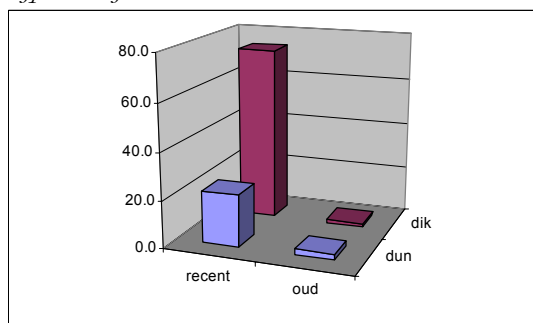
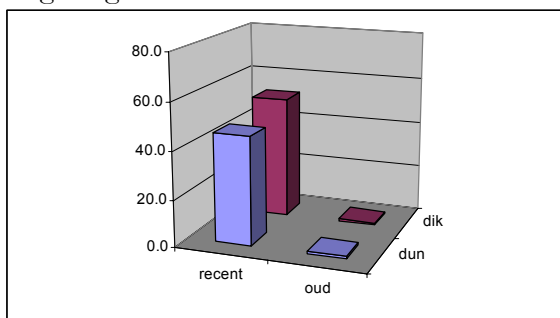
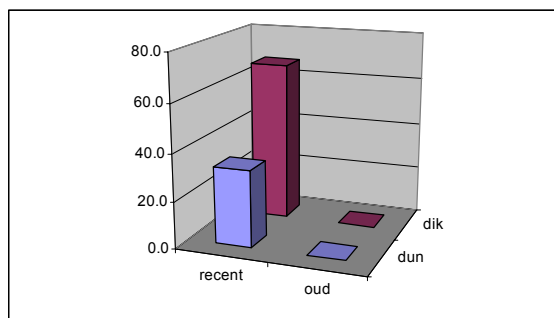
De afbraak van dood hout resulteert in verschillende verteringsstadia (zie tabel 2.1). De mate van voorkomen van verschillende stadia is van belang voor het voorkomen van diverse organismen (zie hoofdstukken 3 tot 5). In het semi-natuurlijke beukenbos in Fontainebleau komen bijvoorbeeld substantiële hoeveelheden dood hout in alle stadia voor (Figuur 2.9). Dit patroon komt grofweg overeen met andere (semi-)natuurlijke beukenbossen in Europa (Christensen et al., 2004).



Figuur 2.9. Gemiddelde volume dood hout in de verschillende verteringsstadia in bosreservaat Fontainebleau over de periode 1983-2000.

Helaas zijn er geen landelijke cijfers beschikbaar over het voorkomen van dood hout in verschillende vesteringstadia voor het Nederlandse bos. Wel kunnen enkele nog recent beheerde bosreservaten hiervoor als indicatie gebruikt worden. In figuur 2.10 worden 4 reservaten vergeleken; (a) Fontainebleau als een semi-natuurlijke variant, (b) Pijpebrandje als een oud beukenbos (>150 jr) waarin al 30 jaar niet meer actief beheerd wordt, (c) Galgenberg als ouder bos (>90 jr) waarin relatief veel dood hout voorkomt maar nog recent beheerd is (<5 jr) en (d) 't Leesten dat bestaat uit relatief jong bos (41jr) met weinig dood hout en eveneens recent beheerd (<5 jr).

Opvallend is het grote verschil tussen de vier bossen in het aandeel oud dood hout (grotendeels verteerd, Figuur 2.10). In de beheerde Nederlandse bosreservaten komt oud hout niet of nauwelijks voor. Vooral het grotendeels verteerde dikke dode hout is zeldzaam. Dit is een duidelijk effect van de beheergeschiedenis. Daarnaast komt er in recent beheerde bossen in verhouding sowieso minder dik dood hout voor. In Fontainebleau daarentegen komt hoofdzakelijk dik dood hout voor, wat voor 2/3^{de} uit recent en voor 1/3^{de} uit sterk verteerd materiaal bestaat.

Fontainebleau*Pijpebrandje**Galgenberg**'t Leesten*

Figuur 2.10. Dood-houtprofielen voor de verschillende reservaten waarin aangegeven het percentage van het totale volume voor: dun (<20cm), dik (>20cm), vers (recent) en sterk verteerd (oud) dood hout. Totale dood-houtvolume per reservaat is: Fontainebleau 168,7 m³/ha, Pijpebrandje 40,5 m³/ha, Galgenberg 28,6 m³/ha en 't Leesten 4,1 m³/ha.

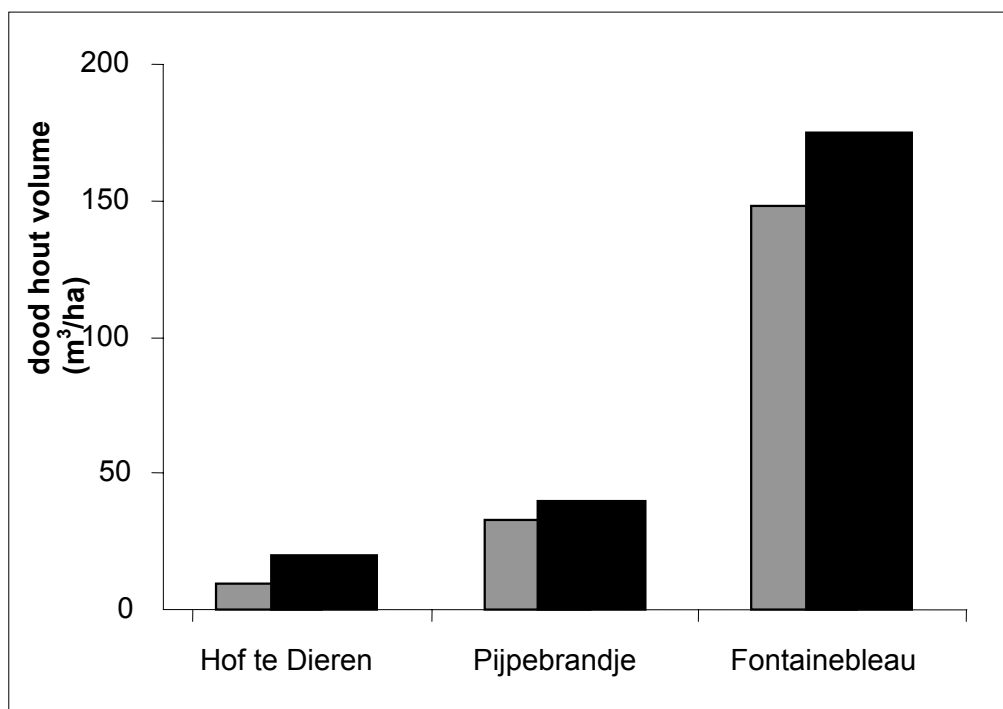
De verteringsnelheid van het dode hout is afhankelijk van een aantal factoren: boomsoort, dikte, microklimaat, oriëntatie (staand of liggend), vochtigheid van de bodem, aantastende organismen, etc. (zie bv Harmond et al., 1986, Siitonen, 2001). Ruwe schattingen van afbraaksnelheden van soorten leveren het volgende beeld: lijsterbes en berk minder dan 15 jaar, dikke beuken en haagbeuken circa 30-40 jaar, grove den circa 40 jaar, eik in ieder geval langer dan beuk, fijnspar ongeveer 60 jaar en douglas tot 100den jaren (Koop et al., 1990, van Hees & Clerkx, 1999). Hahn & Christensen (2004) groeperen soorten in drie klassen; snelle verteerders (berk, populier, linde), matige verteerders (es, beuk en spar) en langzame verteerders (eik, den, abies en lariks). Harmond en anderen (Harmond et al., 1986, 1995, 2000, Spies et al., 1988) gebruiken een exponentiële afname functie voor de afbraak van dood hout. Hierbij variëren de afnamesnelheden tussen de 0.5% en 5%. De meeste soorten vallen echter binnen de 2-5% (Harmond et al., 1986, Krankina & Harmond, 1995, Spies et al., 1988). Dit betekent dat 90% van het volume in 45 tot 75 jaar verteerd is (Jonsson et al., 2005).

2.6 Beheren op dood hout?

Hoeveelheid

In de afgelopen decennia is de hoeveelheid dood hout in het Nederlandse bos sterk toegenomen. Vanuit een situatie met zeer lage hoeveelheden dood hout is het blijkbaar mogelijk snel een toename te realiseren. Hoe moeten we de huidige

hoeveelheden nu plaatsen? Een vergelijking van een van de voorbeeldbedrijven GBB (Hof te Dieren) met enkele referentiebossen levert figuur 2.11. Hof te Dieren, met voor Nederlandse begrippen relatief veel dood hout (in GBB periode van 10 tot 20 m³), neemt weliswaar snel toe in hoeveelheid maar heeft de helft van het volume van het Pijpebrandje bosreservaat. Vergelijken we het met het semi-natuurlijke beukenbos van Fontainebleau dan komt in het beheerde bos slechts ongeveer 10% van het dode hout voor.



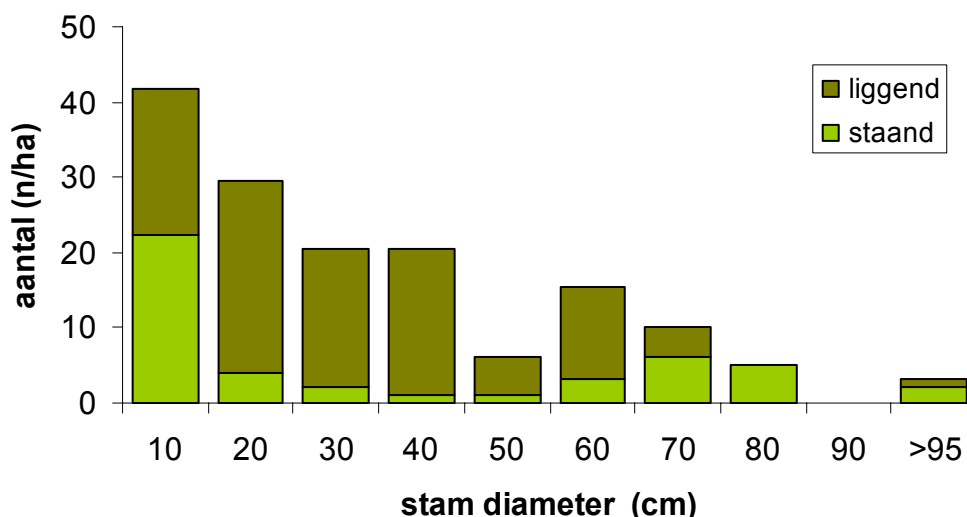
Figuur 2.11. Dood-houthoeveelheden in drie bossen over een periode van circa 10 jaar.

In onbeheerde beukenbossen in NW-Europa komen hoeveelheden dood hout voor rond de 130 m³/ha (Christensen et al., 2005). In onbeheerd bos in Scandinavië komt circa 60-90 m³/ha voor waarbij in het zuiden de hoeveelheden, mede door de betere groeiomstandigheden, groter zijn (90-120 m³/ha, Siitonen, 2001). De situatie in beheerde bossen is vergelijkbaar met Nederland. Ook in Scandinavië komt in beheerde bossen 3-10 m³/ha voor, wat ongeveer overeenkomt met 10% van de waarde in onbeheerd bos (Stokland et al., 2004). In Engeland in de Wye Valley schatten Green & Peterken (1997) de hoeveelheid dood hout in onbeheerd oud bos op 105 m³/ha. Terwijl in onbeheerd jong bos 38 m³/ha voorkomt en 24 m³/ha voor beheerde semi-natuurlijk bossen. Ook in Engeland komt veel bos voor met een hakhout historie. Green & Peterken (1997) geven schattingen voor de hoeveelheden bij verschillende beheervarianten. In hakhout komt weinig dood hout voor (1-5 m³/ha). Wanneer hakhout overgaat naar opgaand loofbos dan vinden zij na 70 jr 15 tot 20 m³/ha. Wanneer hakhout overgaat naar naaldbos blijven de hoeveelheden laag (<5 m³/ha).

Vaak gaan schattingen van het volume dood hout uit van stamvolumes, een erfenis van het houtteelt verleden. In de door ons gehanteerde schattingen worden de takken meegenomen, resulterend in een volume dat circa 22% groter is. Maar dood hout komt ook in andere vormen voor, die een substantieel deel vormen van het totale volume. Zo komt dood hout bijvoorbeeld voor als dode takken in levende bomen (1-15% van het volume, Green & Peterken, 1997) en als dood hout in oude hakhoutstoven (ook 1-15%, Green & Peterken, 1997). Norden et al. (2004) vinden in een omvangrijke studie dat circa 6% van het totale volume in dode takken aan levende bomen en in stobben voorkomt. Daarnaast vonden zij dat van het totale volume een opvallend grote hoeveelheid, 45%, bestaat uit zeer dun dood hout (1-10 cm). Dit dunne dode hout wordt vaak niet gemeten en dus buiten beschouwing gelaten.

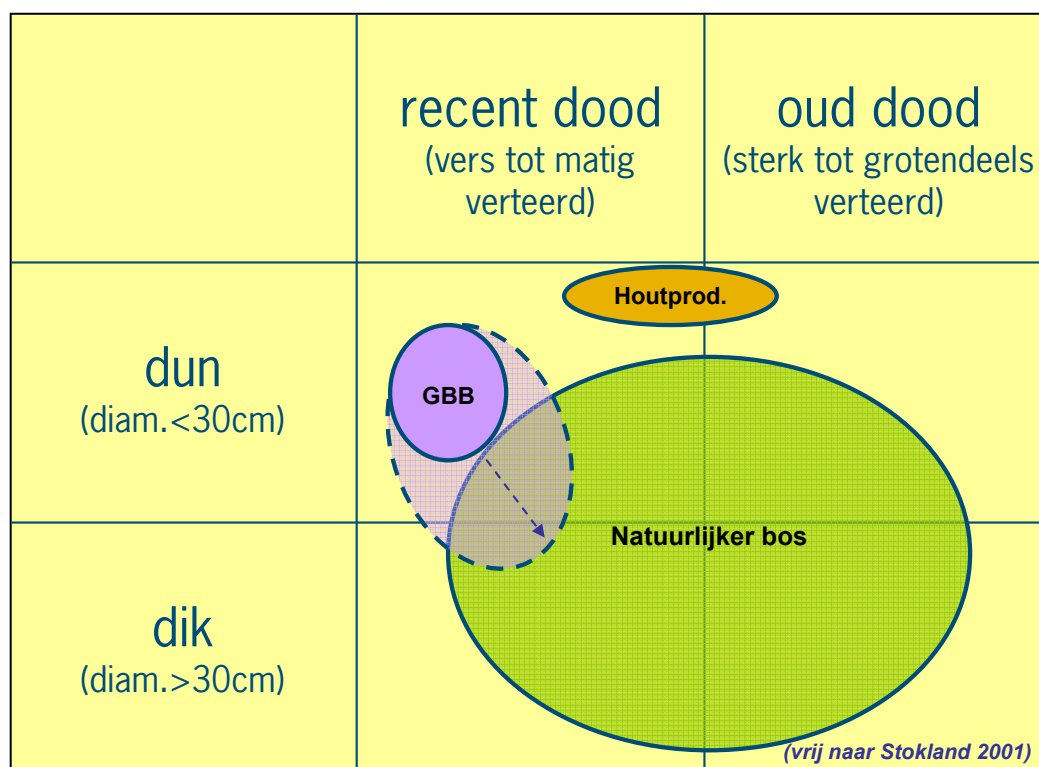
Dood-houtprofielen

Uit voorgaande paragrafen blijkt dat in het Nederlandse bos ongeveer evenveel liggend als staand dood hout voorkomt, maar dat het merendeel van geringe diameter is (<20cm). Vergelijken we dit met de dood-houtdiameterverdeling van het semi-natuurlijke Fontainebleau dan zijn er grote verschillen. In dit, en vergelijkbare onbeheerde beukenbossen in Europa (Mountford et al., 2001) komen substantiële aantallen dode bomen voor over de hele range van dun tot zeer dik (Figuur 2.12). Door middel van Programma Beheer wil de overheid meer natuur in het bos stimuleren. Onderdeel hiervan is het bevorderen van het dikke dode hout, met als voorschrift minimaal 3 dode bomen per ha met een diameter dikker dan 30cm. Het lijkt erop dat deze doelstelling al voor de start van de subsidieregeling gemiddeld genomen over het Nederlandse bos gehaald werd. Een vergelijking hiermee en met de aantallen dikke bomen in natuurlijkere bossen geeft aan dat de huidige doelstelling weinig ambitieus is.



Figuur 2.12. De diameter verdeling van het dode hout in Fontainebleau, opgesplitst naar liggend en staand dood hout.

Niet alleen is de totale hoeveelheid dood hout gering, ten opzichte van onbeheerde bossen. Ook het aantal dikke bomen en het dode hout in latere verteringsstadia komen weinig voor. Veel zeldzame dood-hout gerelateerde soorten zijn juist van dit habitat afhankelijk (b.v. Jonsson et al., 2005). Een typering van het dood-houtprofiel van verschillende beheervarianten wordt schematisch weergegeven in figuur 2.13. In de traditionelere op houtproductie gerichte bosbeheersystemen komt maar weinig dood hout voor. Het dode hout bestaat hierin vooral uit dunne diameters (oogstafval) wat snel verteerd. In een natuurlijker bos komt een grote hoeveelheid dood hout voor, dat bestaat uit zowel vers tot grotendeels verteerd dood hout van alle diktes. Het meer gangbare beheer tegenwoordig is het GBB (Geïntegreerd Bosbeheer), waarin onder andere natuur en houtproductie gecombineerd worden. Deze beheerbenadering is ook actief op het dode hout gericht. Doordat deze benadering nog relatief jong is, is de totale hoeveelheid dood hout vrij laag en bestaat deze hoofdzakelijk uit vers en dun dood hout. In samenhang hiermee zal in de komende tijd een verschuiving plaatsvinden naar meer, dikker en verder verteerd dood hout.



Figuur 2.13. Schematisch dood-houtprofiel voor verschillende beheerbenaderingen.

Doelgericht?

Zijn er nu richtlijnen te geven voor hoeveelheden dood hout om de natuurwaarde te behouden of stimuleren? De totale hoeveelheid van het dode hout is afhankelijk van: productiviteit van het bos (input), afbraaksnelheid (temperatuur, klimaat, bodem-contact, vochtigheid) en verstoringregime (input en successie; competitie, droogte, storm, aantastingen, brand, vraat, beheer) (Harmon et al., 1986, Kirby et al., 1998). Een theoretische hoeveelheid kan berekend worden aan de hand van de formule: $\text{Volume} = 100 * \text{productiviteit/afbraak}$ (bv Hahn & Christensen, 2004, Gilg, 2004).

Bij een productiviteit van 4 m³/ha, en een afbraak van circa 3.5% komt dan een theoretisch volume van 100 m³/ha. Omgekeerd kunnen we de jaarlijkse input berekenen wanneer bijvoorbeeld 30 m³/ha willen bereiken bij eenzelfde afbraak-snelheid. De jaarlijkse input moet dan circa 1 m³/ha zijn.

In andere landen worden voorzichtige schattingen gegeven voor grenswaarden van dood-houtvolumes. In Scandinavië geven Stokland (2001) en Siitonen (2001) 20-30 m³/ha als drempel waar beneden veel dood-houtafhankelijke soorten niet kunnen voortbestaan. Gilg (2005) vermeldt een indicatie voor bos in Frankrijk van meer dan 15 m³/ha. Deze auteur geeft tegelijkertijd aan dat in Australië grofweg 50% van het natuurlijke volume noodzakelijk is voor het behoud van vertebraten. Hiermee geeft Gilg voorzichtig aan dat de Franse waarde aan de lage kant is. In Engeland hebben Kirby et al. (1998) de volgende grenzen aangegeven voor het voorkomen van dood hout:

- laag: <20 m³ liggend en 0-10 bomen staand (alle <10 cm dikte);
- matig: 20-40 m³/ha en 11-50 bomen staand (sommige >10 cm dikte);
- veel: >40 m³/ha liggend en >50 bomen staand (sommige >40 cm dikte).

Humphry et al. (2004) hebben Europese indicatoren opgesteld voor saprofiele en epixyle diversiteit voor Atlantisch EU. Vanuit een voorzichtigheidsbeginsel stellen zij dat bij minder dan 20 m³/ha (van dikker dood hout, >20 cm) het voorkomen van saprofiele soorten problematisch kan worden in de meeste volwassen bossen. Zij hanteren de volgende indicatorwaarden voor Atlantisch Europa:

- staand: 20-40 m³/ha (>20 cm dbh), circa 3-10 bomen/ha;
- liggend: 20-40 m³/ha (>20 cm dbh), circa 3-10 bomen/ha.

Daarnaast stellen zij dat zeer oude bomen ('ancient and veteran trees') van zeer grote waarde zijn voor saprofiele soorten, terwijl deze nauwelijks als zodanig herkend worden. Naast de dood-houtvolumes stellen zij dan ook voor 1 tot 10 bomen (>100 jr) per ha hiervan te behouden.

In al deze voorbeelden geven de auteurs aan dat een algemene accurate grenswaarde nauwelijks te stellen is. De hoeveelheid is afhankelijk van onder andere het betreffende bosgebied, het schaalniveau en de soort(en) waarvoor de grenswaarde gesteld wordt. Angelstam et al. (2003) geeft een voorbeeld voor spechten (*Dendrocopos Leucotos*, *Picoides tridactylus*) in de Zwitserse Alpen en Bialowieza NP. Het voortbestaan van deze soorten is onzeker bij een range van 7-20 m³/ha staand dood hout, terwijl bij meer dan 20 m³/ha staand dood hout een duurzaam voortbestaan mogelijk is. Voor Scandinavië geven Stokland en collega's (2004) bijvoorbeeld aan dat de bovenstaande gemiddelde drempelwaarde (20-30 m³/ha) flink kan oplopen voor specifieke soorten tot bijvoorbeeld 70 m³/ha (zie Stokland et al., 2004). Een grenswaarde is dus moeilijk te stellen, maar er lijkt een zekere mate van overeenstemming te bestaan dat >30 m³/ha als minimum aan te bevelen is.

Literatuur

- Angelstam, P.K., R. Butler, M. Lazdinis, G. Mikusinski & R-M. Roberge, 2003. Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation – dead wood as an example. *Ann. Zool. Fennici* 40: 473-482.
- Buiting, R. & J. ten Tuynte, 1997. Dood hout in multifunctioneel bos. *NBT* 69:225-230.
- CBS, 1985. De Nederlandse bosstatistiek. CBS, 's-Gravenhage.
- Christensen, M, K. Hahn (eds.), E.P. Mountford, S.M.J. Wijdeven, D. Butler Manning, T. Standovar, P. Ódor & D. Rozenbergar, 2003. A study on dead wood in European beech forest reserves. *Nat-Man Working Report* 9. pp. 29.
- Christensen, M., K. Hahn, E.P. Mountford, P. Odor, T. Standovar, D. Rozenbergar, J. Diaci, S. Wijdeven, P. Meyer, S. Winter & T. Vrska, 2005. *FEM* 210: 267-282.
- Clerkx, A.P.P.M., S.M.J. Wijdeven & R.J. Bijlsma, 2003. Bosreservaten in Nederland: nu en straks. *Vakblad Natuurbeheer*, 42(6), 116-118.
- Dirkse, G.M., 1987. De natuur van het Nederlandse bos. Resultaten van de overige statistieken bosterreinen (natuurwetenschappelijke gegevens) van de Vierde Bosstatistiek. *Rin-rapport* 87/28, RIN, Leersum. Pp 217.
- Dirkse, G.M., W.P. Daamen & H. Schoonderwoerd, 2002. Het Nederlandse bos in 2001. *Expertisecentrum LNV, rapportnr* 2002/156, Wageningen, 60pp.
- Dirkse, G.M., W.P. Daamen, H. Schoonderwoerd & J.M. Paasman, 2003. Meetnet Functievervulling bos. Het Nederlandse bos 2001-2002. *Expertisecentrum LNV, rapportnr* 2003/231, Wageningen, 62pp.
- Gilg, O., 2005. Old-Growth Forest. Characteristics, conservation and monitoring. *L'Atelier technique des espaces naturels*, Technical report No. 74 bis. Pp 96.
- Green, P. & G.F. Peterken, 1997. Variation in the amount of dead wood in the woodlands of the Lower Wye Valley, UK in relation to the intensity of management. *FEM* 98: 229-238.
- Hahn, K, & M. Christensen, 2004. Dead wood in European Forest Reserves – a reference for forest management. Pp 181-191 In: *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe* (ed. Marchetti). *EFI Proceedings* No. 51.
- Harmon, M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, N.G. Aumen, J.R. Sedell, G.W. Lienkaemper, K. Cromack and J.R. and K.W. Cummins, 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate forests. *Advances in Ecological Research*, Volume 15, pg 133-302.

Hees, A. van & S. Clerkx, 1999. Dood hout in de bosreservaten. *De Levende Natuur* 100: 168-172.

Humphrey, J.W., A-L. Sippola, G. Lemperiere, B. Dodelin, K.N.A. Alexander & J.E. Butler, 2004. Dead wood as an indicator of biodiversity in European forests: from theory to operational guidance. Pp 193-206 In: *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe* (ed. Marchetti). EFI Proceedings No. 51.

Jonsson, B.G. N. Kruys & T. Ranius, 2005. Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39(2): 289-309.

Kirby, K.J., C.M. Reid, R.C. Thomas & F.B. Goldsmith, 1998. Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *J. of Appl. Ecol.* 35: 148-55.

Klein, J. de, 2005. Woodstock laat zien: actief bosbeheer heeft al na 6 jaar effect. In: '10 jaar Geïntegreerd bosbeheer Gelderland. De erfenis vna een stimuleringsproject.' Redactie B. Claessens, Projectteam Geïntegreerd Bosbeheer & Provincie Gelderland pp 10-14

Koop, H., L. Berris & R. Wolf, 1990. Stromschade, wind in de zeilen voor natuurontwikkeling in bossen. *NBT* 62: 318-324.

Krankina, O.N. & M.E. Harmond, 1995. Dynamics of dead wood carbon pool in Northweseetrn Russian boreal forests. *Waer, Air and Pollution* 82: 227-238.

Kruse, C. & G. van den Bouwhuijsen, 1998. Variabelen in de dood. Onderzoek naar de hoeveelheid, verteringsstadia en soort dood hout in het *Tilio-Carpinetum*. IAHL Larenstein, Velp.

Mountford, E.P. (ed.), S.M.J. Wijdeven, A.F.M. van Hees, K. Hahn, D. Butler Manning, T. Standovár, D. Rozenberger, J. Diaci & M. Debeljak, 2001. A review of Information on Natural Stand Dynamics in European Beechwoods. Deliverable 2 of the Nat-Man Project. pp. 155.

Norden, B., F. Gotmark, M. Tonnberg & M. Ryberg, 2004. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. *FEM* 194: 235-248.

Peterken, G.F., 1996. *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions.* Cambridge University Press, Cambridge.

Runkle, J.R., 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Pp 17-33 In: *The ecology of natural disturbances and patch dynamics* (eds White & Pickett).

Schoonderwoerd, H. & W.P. Daamen, 1999. Houtoogst en bosontwikkeling in het Nederlandse bos: 1984-1997. *Bosdata*, Wageningen. Pp. 26.
NatMan (<http://www.flec.kvl.dk/natman/>)

Seubring A.M., 1997. Hout in het Nederlandse bos. Analyse van de ontwikkelingen van voorraad, bijgroei en oogst van het Nederlandse bos in de periode 1988-1996. Bosdata Wageningen. Pp 34.

Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. Ecol. Bull. 49: 11-41.

Spies, T.A., J.F. Franklin & T.B. Thomas, 1988. Coarse woody debris in Douglas-Fir forests of Western Oregon and Washington. Ecology 69: 1689-1702.

Stokland, J.N., 2001. The coarse woody debris profile: an archive of recent forest history and an important biodiversity indicator. Ecol. Bull. 49: 71-83.

Stokland, J.N., S.M. Tomter & U. Soderberg, 2004. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring from Scandinavia. Pp 207-226 In: Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe (ed. Marchetti). EFI Proceedings No. 51.

Vredenburg, J., 1983. Dood hout in bossen met houtproductie: waardevol of waardeloos? Bosbouwvoorlichting 22: 1-4.

Wijdeven, S.M.J., 2004. Stand dynamics in Fontainebleau - Dynamics in beech forest structure and composition over 17 years in La Tillaie forest reserve, Fontainebleau, France. Alterra rapport 1124. pp. 56.

Wijdeven, S.M.J., O.H.B. Vaessen, A.F.M. van Hees en A.F.M. Olsthoorn, 2005. Volume calculations of coarse woody debris. Alterra report 1257, pp. 48.

Bijlage 2.1 Omrekening dood-houtklassen

Dirkse (1987) opgestelde klassen voor dood hout in de opnames in het kader van de Vierde Bosstatistiek

Omrekening hoeveelheid staand dood hout (> 7 cm dbh).

Staand dood – klasse Dirkse, 1987	Omrekening
geen	0%
weinig (max. 5% van totaal aantal staande stammen)	3%
matig (5 – 30% van totaal aantal staande stammen)	20%
veel (> 30% van totaal aantal staande stammen)	40%

Omrekening hoeveelheid liggend dood hout (>20cm dbh).

Staand dood – klasse Dirkse, 1987	Omrekening
geen	0
weinig (1-3 stuks)	2
matig (4-10 stuks)	7
veel (> 10 stuks)	15

3 Dood hout en geleedpotigen

Leen Moraal

3.1 Inleiding

Meer dan 2500 soorten Nederlandse geleedpotigen zoals kevers, vliegen, vlinders, pissebedden, duizendpoten, mijten en spinnen zijn strikt gebonden aan bossen. Het bos kent veel meer soorten maar die komen ook buiten het bos voor (Moraal et al., 2003a). Door die enorme soortenrijkdom kunnen geleedpotigen dus als belangrijke graadmeter beschouwd worden voor de biodiversiteit van een bepaald bos. Talloze galvormende, bladetende en sapzuigende soorten zijn afhankelijk van levende bomen. Dode bomen zijn een voedselbron voor de houtverterende en schimmeletende fauna. In de vroege afbraakstadia van dood hout zijn het de bastkevers die zich voeden met het afgestorven maar nog voedselrijke cambium. Later verschuift de samenstelling richting houteters zoals boktorren. In een veel later afbraakstadium verschijnen de schimmelmugjes die van schimmels leven, deze vereisen stabiele omstandigheden voor hun levenscyclus. In dik dood hout worden fluctuaties in temperatuur en vochtigheid gedempt waardoor het lange tijd geschikt is. Hierin leven dan ook soorten die vaak een minder goede dispersie hebben. In veel bospercelen is de laatste jaren relatief veel dood hout aanwezig, maar meestal met een geringe diameter.

De Nederlandse geleedpotigenfauna van dood hout is vrij onbekend (Moraal et al., 2000 en 2005). Het is dus ook nog onbekend of beheerssubsidies, gericht op het verrijken van het bos met dood hout, snel tot een vergroting zullen leiden van de aan dood hout gebonden soorten. Het laten liggen van dood hout in een bos waar niet eerder dood hout aanwezig was, heeft niet altijd direct effect. Sommige geleedpotigen koloniseren nieuwe terreinen maar langzaam. Een voorbeeld zijn de schimmelmugjes, deze blijven het liefst in de schaduw van het dode hout waar ze zijn geboren. Andere soorten, zoals bastkevers, zijn juist heel mobiel en kunnen kilometers verderop afstervende bomen koloniseren.

Het is dus belangrijk te weten hoe dood hout optimaal door geleedpotigen gebruikt kan worden. Dat betekent dat er inzicht moet zijn in welke hoeveelheden en welke diameters van belang zijn. Moet het dode hout in de zon liggen of juist in de schaduw? Is een dikke staande dode boom meer waard dan drie dunne? Heeft een staande dode boom een meerwaarde t.o.v. een liggende dode boom? Heeft een dode eik een andere waarde dan een dode den? In dit rapport is getracht deze vragen met een literatuurstudie te beantwoorden.

3.2 Definities van geleedpotigen in dood hout

In de literatuur wordt gebruik gemaakt van verschillende omschrijvingen van de fauna in dood hout. Een veel gebruikte term is die van 'xylobionten', dit omvat alle soorten dieren die gebruik maken van dood hout. Sommige lieveheersbeestjes en loopkevers zitten alleen maar in dood hout om er te overwinteren - maar ook in andere substraten met isolerende eigenschappen. Dit zijn dus niet echte dood hout gebonden insecten. Veel 'houtvretende' kevers zijn zogenaamd xylofaag terwijl ze zich voeden met de koolhydraat- en eiwitrijke schimmels die het hout (cellulose) enzymatisch afbreken. Een mooi voorbeeld zijn Ambrosiakevers die in de larvengangen hun eigen schimmels kweken.

De term 'saproxylic species' die Speight (1989) introduceerde is beter. Volgens deze definitie zijn saproxyle soorten die organismen, die voor een deel van hun levenscyclus afhankelijk zijn van dood hout of stervende bomen, boomschimmels of de aanwezigheid van andere saproxyle soorten. Deze term is tegenwoordig algemeen aanvaard. Deze nuttige aanvullende definitie omvat niet alleen de bast- en houteters maar ook de schimmeleeters, detritivoren, predatoren en parasitoiden die obligaat afhankelijk zijn van andere soorten in het dode hout (Grove, 2002).

3.3 Verteringsstadia en geleedpotigen

Wanneer de vertering van het hout vordert, wordt de invloed van het boomgenus minder belangrijk en beginnen de fauna's van de verschillende boomgenera op elkaar te lijken. Uit onderzoek in Zweden blijkt dat de verschillen het grootst (en significant) zijn tussen de verteringsstadia < 2 jaar en 2-5 jaar. De verschillen tussen 2-5 jaar en 5-15 jaar zijn niet meer significant. De meeste monofage invertebraten zijn te vinden in de klasse <2 jaar en 2-5 jaar. Veel soorten (28%) komen slechts binnen één klasse voor. De meeste (52%) Rode Lijst-soorten in Zweden worden gevonden in verteringsstadium 5-15 jaar. Stadium <2 jaar heeft 25%, stadium 2-5 jaar heeft 35% en stadium >15 jaar bevat 30% van de soorten (Jonsell et al., 1998).

De cijfers over aantallen bosgebonden soorten die afhankelijk zijn van dood hout variëren nogal. Dit heeft ondermeer te maken met de relatief geringe kennis die hierover is opgebouwd. Naar schatting is 40-50% van de totale bosfauna gebonden aan dood hout (Mabelis, 1983; Siepel, 1992). Volgens diverse auteurs in Schuck et al. (2004) is ongeveer 20-25% van de bossoorten afhankelijk van dood hout. Tijdens de verschillende afbraakstadia van het hout veranderen er belangrijke eigenschappen zoals schorsbedekking, dichtheid, vochtigheid, gasregime, afbraakstoffen van cellulose en lignine. Deze factoren hebben effect op de geschiktheid van het substraat (Schuck et al., 2004). In het algemeen zitten er meer soorten in de tussenliggende verteringsstadia dan in vroege of late stadia. De meeste geleedpotigen hebben geen specifieke voorkeur voor een bepaalde boomsoort of zelfs genus, maar is er meer een voorkeur voor loofhout of naaldhout. In Duitsland is 67% van de saproxyle kevers gebonden aan loofhout en slechts 23% aan naaldhout, terwijl 11% in beide groepen wordt aangetroffen. Dat er geringere aantallen kevers bij naaldhout

voorkomen heeft te maken met hars als afweermecanisme. Daarbij is slechts 8% van de kevers gebonden aan één bepaald loofhoutgenus en 5% aan één bepaald naaldhoutgenus. (Köhler, 2000). Weinig keversoorten zijn dus monofaag, voor veel soorten is de verteringsgraad van het hout belangrijker dan de boomsoort. Alleen in de eerste verteringsfase speelt de boomsoort wel een belangrijke rol (Köhler, 2000; Schmitt, 1992).

Specifieke chemische en fysische eigenschappen van levende bomen zijn nog aantoonbaar aanwezig bij stervende en pas dode bomen. Bastkevers (Scolytidae) en Prachtkevers (Buprestidae), komen alleen in een vroeg verteringsstadium voor en vertonen een sterkere correlatie met een bepaald boomgenus dan Kniptorren (Elateridae) en Vliegend hert (Lucanidae), die in alleen in sterk verteerd hout zitten (Köhler, 2000).

In het dode hout vindt een opeenvolging van geleedpotigen en andere ongewervelden plaats. Als eerste verschijnen kevers (prachtkevers, boktorren), houtwespen, vliegen, muggen, spinnen, slakken, pissebedden, springstaarten en aaltjes. De eiwitrijke bast is zeer kort beschikbaar en bastkevers bezitten goede dispersiemogelijkheden om nieuwe geschikte bomen te vinden. Aansluitend dringen schimmels het hout binnen die het hout voor vele andere insectensoorten geschikt maken. Vervolgens verschijnen de predatoren zoals larven van roofkevers en langpootvliegen. In Engeland is naar schatting maar liefst 6% (1.700 soorten) van de gehele ongewervelden fauna geheel afhankelijk van andere soorten ongewervelden die zich in dood ontwikkelen (Butler et al., 2002). Uiteindelijk ontstaat er molm die geschikt is voor pissebedden, salamanders, kleine zoogdieren en wormen. Onder natuurlijke omstandigheden is er een continu en rijk aanbod van dood hout en hebben soorten geen goede dispersie nodig omdat er inmiddels al weer geschikt dood hout in de nabijheid ligt. In een beheerd bos met weinig dood hout kunnen er grote afstanden optreden waardoor soorten met een slechte dispersie lokaal kunnen uitsterven (Pasinell & Suter, 2000); zie ook paragraaf 3.10.

Bij een onderzoek in Zweden bleek dat sommige keversoorten geassocieerd zijn met verschillende verteringsstadia (Ehnström, 2001). De gegevens worden weergegeven in tabel 1.

Tabel 1. Keversoorten met verschillende verteringsstadia waarbij sommige soorten in twee verteringsstadia voorkomen (Rode Lijst soorten tussen haakjes) (Ehnström, 2001).

	Jaren na boomsterfte				
	0-1 jaar	2-10 jaar	11-50 jaar	> 50 jaar	Som
Spar – <i>Picea abies</i>	126 (15)	119 (33)	98 (43)	-	354 (91)
Den – <i>Pinus sylvestris</i>	118 (15)	136 (44)	149 (42)	70 (17)	389 (90)
Populier – <i>Populus tremula</i>	86 (18)	175 (39)	63 (32)	-	323 (89)
Berk – <i>Betula</i> spp.	130 (16)	213 (90)	78 (24)	-	405 (90)

Conclusies paragraaf 3.3 – Afhankelijk van het verteringsstadium, van vers dood tot molm, vind een opeenvolging van geleedpotigen plaats. De jongste verteringsstadia worden meer gekenmerkt door specifieke geleedpotigen dan de oudere stadia.

3.4 Relatie boomsoort en geleedpotigen

Bij het onderzoek naar geleedpotigen in dood hout wordt vaak gebruik gemaakt van 'eklektoren', dit zijn vallen van doek die een stamstuk omsluiten. In twee natuurlijke bossen in Beieren werden 9 van deze vallen gebruikt met daarin stamstukken van een meter. Uit het dennenhout werden 71 keversoorten en uit spar en beuk 66 soorten verzameld. Hierbij kwamen slechts 3 soorten uitsluitend voor op beuk en 47 uitsluitend op spar (Winter, 1993). Op een andere locatie in een natuurgericht beheerd bos in Zuid-Duitsland werden piramidevallen gevuld met dun, gemiddeld en dik hout (afgezaagde stobben) met verschillende verteringsstadia. Uit 15 vallen met spar en 15 vallen met eik werden totaal 310 keversoorten (xylobionten en overwinteraars) gevangen. Daarvan kwamen 97 soorten alleen uit spar en 105 soorten alleen uit eik; er waren 108 gemeenschappelijke soorten. Aan obligate saproxyle soorten kwamen er 53 uit spar en 40 uit den met 54 gemeenschappelijke soorten (tabel 2).

Tabel 2. *Xylobionte keversoorten (obligate saproxyle keversoorten) in spar en eik in Zuid-Duitsland (Hilt & Ammer, 1994).*

Soorten alleen in Spar	Gemeenschappelijk voor Spar en Eik	Soorten alleen in Eik
97 (53)	108 (54)	105 (40)

Volgens Köhler (2000) komen in Duitsland totaal 6.477 keversoorten voor waarvan 21% (1.371 soorten) xylobiont is. Deze xylobionte kevers representeren 56% van alle in het bos voorkomende kevers. Ze laten zich differentiëren naar bosecosysteem, verteringsstadium van het hout en microhabitat (bast, hout, schimmel, sap, molm, holte en nest; zie figuur 2). Een andere differentiërende factor is loof- en naaldhout; zie tabel 3.

Tabel 3. *Xylobionte keversoorten in Duitsland (Köhler, 2000).*

Eén genus	Naaldhout	64
	Loofhout	114
Meerdere genera	Naaldhout	246
	Loofhout	796
Niet specifiek	Naaldhout en loofhout	147

Uit tabel 3 is af te leiden dat van alle dood-houtkevers slechts 178 soorten (13% van de xylobionte kevers) aan één specifiek boomgenus gebonden zijn. Daarvan zijn 114 soorten specifiek voor loofhout en 64 soorten specifiek voor naaldhout. Van deze specifieke kevers zijn de meeste gebonden aan vers dood hout. De 147 soorten die zowel bij naald- als loofhout voorkomen, ontwikkelen zich voor het overgrote deel in verder verteerd dood hout (Köhler, 2000). Tweederde van de kevers leeft dus op loofhout en eenderde op naaldhout. Deze specifieke gebondenheid hangt samen met de biochemische afweer van de waardplant. Hoe later in de successie van het verteringsstadium een kever optreedt hoe minder gespecialiseerd de kever is t.o.v. de houtsoort. Het zijn vooral de bastkevers en prachtkevers die aan een specifieke boomsoort gebonden zijn (Köhler, 2000).

Bij een onderzoek in Zweden zijn 7 jaar lang 24 stobben bemonsterd op saproxyale kevers, waarbij de stobben om het jaar omhuld waren met insectengaas om uitkomende insecten te vangen. Totaal zijn 47.000 individuen van 316 keversoorten (waarvan 40 Rode Lijst soorten) uit de stobben opgekweekt. Uit de stobben van spar, berk, trilpopulier en eik kwamen resp. 194, 154, 145 en 141 soorten (met overlappende polyfage soorten). Bijna de helft (48%) van alle soorten is uitsluitend op spar gevonden. Maar spar was dan ook de enige naaldbhoutsoort in deze studie. Voor berk en trilpopulier is dat resp. 25% en 26%. Relatief zeer weinig soorten (9%) zijn uitsluitend op eik gevonden. Mogelijk komt dit door de verdunning van soorten vlakbij de noordelijke verspreidingsgrens van de eik in Zweden. Het percentage Rode Lijst soorten bedroeg 12%, 5%, 4% en 2% van het totaal voor resp. populier, spar, berk en eik (Lindhe 2004).

Bij een ander onderzoek in Zweden met dood hout van 4 boomgenera met verschillende verteringsstadia bleek dat er relatief weinig verschillen waren voor xylobionte keversoorten, waaronder zeldzame soorten, voor spar, den, populier en berk (Ehnström, 2001) (tabel 4).

Tabel 4. Totale aantallen keversoorten per boomgenus in Zweden. (Rode Lijst soorten tussen haakjes) Ehnström, 2001.

Boomgenus	Aantal keversoorten
Spar – <i>Picea abies</i>	354 (91)
Den – <i>Pinus sylvestris</i>	389 (90)
Populier – <i>Populus tremula</i>	323 (89)
Berk – <i>Betula</i> spp.	405 (90)

In een natuurgericht beheerd bos in Zuid-Duitsland zijn de meeste zeldzame keversoorten bij spar in dun hout en bij eik in dik hout (stobben) aangetroffen. De aantallen waren voor eik (14) en spar (16) praktisch gelijk. De verteringsgraad en vochtigheid (en gradiënten daarvan) van het hout lijken belangrijker zijn dan de houtsoort (Hilt & Ammer, 1994; Köhler, 1991).

In een vroeger beheerd bos in Duitsland waar sinds 1985 een natuurgericht beheer plaatsvindt, werden 57 vallen met totaal 3.4 m³ hout (verteringsstadium 1-2) van beuk en eik (diameter 6-60 cm) verzameld. Het hout had geen contact met de grond om vooral xylobionte organismen uit te kweken. Alle vallen werden op schaduwrijke plaatsen neergezet. Het aantal exclusieve kevers in eik (n=178) was hoger dan in beuk (n=141). Hierbij waren 54 gemeenschappelijke keversoorten (Haase et al., 1998) (tabel 5).

Tabel 5. *Xylobionte keversoorten in eik en beuk (Haase et al., 1998).*

Eik	Eik en beuk	Beuk
178	54	141

De specifieke secundaire plantenstoffen kunnen bij de lage verteringsstadia de verklarende factor voor de hoge aantallen exclusieve kevers zijn. Er werden nauwelijks schadelijke insecten zoals Prachtkevers, *Agrilus* sp. en hout kevers in het hout aangetroffen. Er werden ook weinig schadelijke bastkevers gevonden; de Eikenspintkever, *Scolytus intricatus* was reeds in het bos op zwakke bomen aanwezig. *Xyloterus domesticus* zou de grootste economische schade kunnen veroorzaken maar massaontwikkeling is onwaarschijnlijk vanwege de aanwezigheid van hoge dichtheden van predatoren. Gemiddeld werden per m³ hout 18.000 individuen gekweekt met als belangrijkste groepen: Diptera 64%, Coleoptera 14% en Hymenoptera 4% (Haase et al., 1998).

Ook volgens Ammer (1991) bestaan er opmerkelijke verschillen tussen geleedpotigenfauna's en boomgenera; zie tabel 6.

Tabel 6. *De betekenis van boomsoorten voor xylobionte kevers en andere geleedpotigen in Zuid-Duitsland (Ammer, 1991)*

Boomsoort	Geleedpotigen totaal	Kevers %
Eik	900	70
Berk	700	50
Populier	700	50
Beuk	600	40
Wilg	600	40
Els	500	36
Linde	300	20
Spar	300	20

In Zuid-Duitsland (Baden-Württemberg) is 60% van alle ca. 1000 dood-houtkevers gebonden aan loofhout en 20% aan naaldhout. Binnen deze twee hoofdgroepen zijn er grote verschillen tussen de verschillende boomgenera (Bücking, 1998) (tabel 7). De deelstaat Nordrhein Westfalen (NRW) is beter met ons land te vergelijken omdat deze regio grenst aan de onderste helft van Nederland. In NRW komen 961 dood-houtkevers voor. Ter vergelijking, de deelstaat Niedersachsen grenst aan de bovenste helft van Nederland, daar komen 955 dood-houtkevers voor (Köhler, 2000) (tabel 7). Hoeveel soorten dood-houtkevers in Nederland voorkomen is nooit als zodanig beschreven.

Tabel 7. *Specifieke en (niet-specifieke) dood-houtkevers in Nordrhein-Westfalen (Köhler, 2000) en Niedersachsen (Bense, 1996 in Bücking, 1998)*

Boomgenus	Specifieke keversoorten in Nordrhein-Westfalen	Specifieke en (niet-specifieke) keversoorten in Niedersachsen
Den	24	55 (209)
Eik	17	84 (490)
Populier	9	14 (251)
Iep	7	10 (185)
Berk	6	9 (243)
Fijnspar	6	24 (206)
Wilg	5	?
Esdoorn	2	2 (151)
Es	2	7 (81)
Jeneverbes	2	4 (10)
Prunus	2	?
Els	1	4 (219)
Beuk	1	18 (367)
Lariks	1	3 (39)
Linde	1	7 (157)
Zilverspar	0	10 (82)
Haagbeuk	0	2 (125)
Kastanje	0	?
Hazelaar	0	?
Vuilboom	0	?

Uit tabel 7 blijkt dat er grote verschillen bestaan tussen de verschillende boomgenera. Den en eik staan aan de top maar veel andere genera scoren laag. Er zijn grote verschillen tussen Nordrhein-Westfalen en Niedersachsen, het is aannemelijk dat regionale klimaatverschillen hierbij een rol spelen (Bücking, 1998).

In Zweden is van alle 542 saproxyle invertebraten van de Rode Lijst (met name Coleoptera, Diptera en Hymenoptera) onderzocht of ze een voorkeur hebben voor een bepaalde boomsoort. Het doel hiervan was om na te gaan welke boomgenera de grootste waarde hebben voor de instandhouding van bedreigde soorten.

De volgende boomgenera herbergen de volgende aantallen Rode Lijst soorten: eik 202, beuk 140, spar 117, berk 114, den 102 en populier 101 soorten. Volgens een similariteitsonderzoek (Jaccard's Index) zijn er min of meer vergelijkbare fauna's op de paren spar-den, eik-beuk, esdoorn-iep (met es en linde), hazelaar-haagbeuk, berkeels (met populier). Wilg vormt een eigen cluster. Van de 542 Rode Lijstsoorten is 32% monofaag voor een bepaalde boomsoort. Op eik leven de meeste de meeste monofage soorten (n=58). Daarna volgen beuk, den en spar etc. Bijna alle boomgenera hebben wel een aantal monofage soorten en het is dan ook belangrijk om bomen van verschillende geslachten in het aanbod van dood hout te hebben. Echter, kleine hoeveelheden substraat zullen geen levensvatbare populaties herbergen. Wanneer het dode hout in de loop van de tijd verder verteert, wordt de houtsoort een minder belangrijke factor (Jonsell et al., 1998).

Conclusies paragraaf 3.4 – Er bestaan grote verschillen tussen naald- en loofhout; in onze steken leeft tweederde van de kevers op loofhout en eenderde op naaldbout. Binnen deze hoofdgroepen bestaan grote verschillen tussen de verschillende boomgenera. Den en Eik staan aan de top terwijl andere boomgenera zoals Esdoorn en Lariks laag scoren. Wanneer het dode hout verder verteert, wordt de houtsoort een minder belangrijke factor.

3.5 Stobben en geschiktheid voor geleedpotigen

Stobben komen in de natuur niet voor, en hun geschiktheid als bron voor doodhout-insecten is beperkt. Ze kunnen door hun gladde snijvlak te nat worden; in Beieren worden ze bewoond door organismen zoals *Sinodendron cylindricum* (Lucanidae) of *Xyloterus saxeseni* en *Xyleborus dispar* (Scolytidae), soorten die een hoge houtvochtigheid verdragen. Op zonnige kapvlaktes is daarentegen juist kans op uitdrogen. Stobben zijn pas waardevol als ze een diameter van meer dan 50 cm hebben. Deze grotere stobben hebben dankzij hun gunstige oppervlak/inhoud verhouding een kleinere kans op uitdroging (Schmitt, 1992). Stobben dragen bij kaalkap niet bij aan een ruimtelijke en temporele continuïteit omdat bij kaalkap de volgende stobben pas bijv 80 jaar later gemaakt worden. Dus alleen goede migreerders kunnen stobben gebruiken – dit geldt niet voor een regelmatige selectieve uitkap. Ongeveer 30% van de geleedpotigen uit stammen in oude boskernen, kwamen ook uit stobben in het beheerde bos (12 versus 40 soorten) (Schmitt, 1992).

Daarnaast waren er 7 soorten die alleen in stobben zaten. In het beheerde bos kunnen zich naast dode tak en stobbe specialisten, alleen maar soorten met brede niche handhaven. Oude bossoorten en molmspecialisten zoals de Rode Lijst-keversoort *Gnorimus octopunctatus* (Scarabaeoidea: Trichiinae) zijn allang uit het beheerde bos verdwenen (Schmitt, 1992).



Foto 1. Stobben hebben een beperkte geschiktheid voor geleedpotigen (foto: Leen Moraal)

Conclusies paragraaf 3.5 - Stobben voegen weinig toe aan de biodiversiteit van geleedpotigen in dood hout. Ze zijn pas waardevol als ze een diameter van meer dan 50 cm hebben.

3.6 Staand en liggend dood hout

In een onderzoek naar de keverfauna in twee natuurlijke bossen in Zuid-Duitsland werden (slechts) 9 foto-eklektoren (vallen) gebruikt. Stamstukken van een meter lengte werden ingehoesd, waarna de uit het hout komende insecten werden gevangen. In drie staande dode dennen werden gemiddeld wat meer keversoorten gevangen dan in één liggende dode boom. In een liggende spar werden vijfmaal meer kevers (zowel soorten als individuen) gevangen dan in een staande spar. In een staande beuk werden wat meer keversoorten gevangen dan in een liggende beuk (Winter, 1993).

In Zweden zijn de percentages Rode Lijstsoorten voor stobbe, gevelde boom, staande dode boom en levende staande boom resp. 15%, 54%, 67% en 58%. Aan de stobbe zijn geen specifieke soorten gebonden terwijl er voor staande bomen 17% specifieke soorten zijn – dat is inclusief de soorten die in rottende plekken en holtes van levende bomen leven (Jonsell et al., 1998).

Het vellen of ringen van bomen wordt vaak als een methode gezien om snel dood hout te creëren in opstanden waar weinig dode bomen voorkomen. Natuurlijke sterfte kan variëren tussen een snelle gebeurtenis (storm) en een langzaam proces van cambiumsterfte dat soms jaren kan duren. Het ringen van bomen kan een redelijk snelle sterfte veroorzaken. Hoe langer de boom er over doet om dood te gaan, hoe langer deze geschikt blijft voor bepaalde vers dood-houtkevers. Na het afvallen van de bast maakt het niet meer uit of de boom snel of langzaam is doodgegaan. Er is geen verschil in de keverfauna in staande stammen van populier en berk die op een natuurlijke wijze (stormbreuk) of op kunstmatige wijze (explosieven) zijn ontstaan (Martikainen, 2001).



Foto 2. Veel organismen zijn afhankelijk van staande dode bomen (foto: Leen Moraal)

Europese bossen worden al lange tijd zodanig intensief beheerd dat vele saproxyele soorten zijn verdwenen. In de EU is een aantal uiteenlopende indicatoren voor bossen vastgesteld. Daarbij wordt ondermeer de hoeveelheid staand en liggend dood hout gemeten. Bedacht moet worden dat de kwantiteit aan dood hout tot nu toe de enige indicator is voor biodiversiteit in het bos (Schuck et al. 2004).

Ook in Nederland is, in een oriënterend onderzoek, gekeken naar de biodiversiteit van dood hout in relatie met houtsoort (zomereik, grove den) en verteringsstadium (vroeg, laat). Het is belangrijk een beeld te krijgen van soorten op basis van hun levenswijze zoals het dispersievermogen. In het onderzoek zijn locaties met veel dood hout (veel 'stepping stones' geven goede kolonisatiekansen) vergeleken met locaties met weinig dood hout (slechte kolonisatiekansen). Van elke dode boom zijn stamstukken in afgesloten houten kistvallen met vangbekers gelegd. Na determinatie van de geleedpotigen zijn bij Zomereik totaal 101 soorten en bij Grove den 80 soorten gevonden. Dit verschil hoeft geen boomsoorteffect te zijn want een effect van bepaalde omgevingsfactoren is erg aannemelijk. Het verschil in soortensamenstelling tussen Zomereik en Grove den bleek voor de ene locatie significant anders dan voor de andere locatie. Het effect van de boomsoort lijkt dus mede bepaald te worden door typische, locatiegebonden soorten in beide locaties. Behalve locatie-effecten liet het onderzoek ook zien dat de soortensamenstelling afhankelijk was van het verteringsstadium en de hoeveelheid dood hout. Hierbij lijkt de ecologie van de soorten de trend te vertonen dat, onder invloed van veel dood hout in het bos, een verschuiving optreedt naar meer soorten met een geringe dispersie. In bossen met 'weinig dood hout' vonden we daarentegen meer soorten

met goede dispersie. Dit komt overeen met de verwachting dat soorten met goede dispersie geen nadeel ondervinden van grote afstanden. Aan de andere kant is de verwachting dat deze soorten ook gemakkelijk de bossen met 'veel dood hout' kunnen koloniseren (Moraal et al., 2005).



Foto 3. Liggende dode bomen als belangrijke habitat voor veel organismen (foto: Leen Moraal).

Conclusies paragraaf 3.6 – Er is weinig literatuur gevonden over de geschiktheid van staand dood hout versus liggend dood hout. Het vellen en ringen van bomen is een waardevolle methode om snel dood hout te creëren. Maar hoe langer een boom er over doet om dood te gaan hoe langer deze geschikt is voor bepaalde vers dood hout kevers.

3.7 Fysische invloeden

3.7.1 Diameter van het hout

In Zwitserland werd de hypothese getest dat beukenstammen meer soorten Coleoptera en Diptera zouden bevatten dan beukentakken. Tentvallen werden over liggende stammen en takken aangebracht. Er waren twee categorieën hout gebruikt: grotere stukken met minimaal 20 cm diameter en dun materiaal van 5–10 cm, alles van een medium verteringsstadium. Er werden 28 takvallen en 7 stamvallen – voor beide valtypen bedroeg het totaal aan hout ca 1.15 m³ (Schiegg, 2001). Er werden totaal 426 soorten Diptera (30.000 ex) en 228 soorten saproxyle Coleoptera (5.000 ex) gevangen.

Er zaten meer soorten Diptera in takken (347) dan in stammen (167). In de takken waren eveneens meer soorten Coleoptera (182) dan in de stammen (70) aanwezig. Van de Rode Lijst kevers kwamen er 66 soorten uit takken en 60 soorten uit stammen. Van de kevers zaten de meeste potentiële plaagsoorten en predatoren in de takken. De grotere soortenrijkdom van de takken ten opzichte van de stammen was onverwacht. Het is in tegenspraak met de gegevens van Schmitt (1992) die in dun beukenhout minder exclusieve kevers vond dan in dik beukenhout. Maar bedacht moet worden dat in Zwitserland tot voor kort dode bomen werden verbrand of weggehaald vanwege het gevaar van vallende takken voor het publiek en het optreden van insectenplagen (Schiegg, 2001). Het is dus denkbaar dat veel dik hout specialisten in veel bossen niet meer aanwezig zijn.

Ook in de studie van Hilt en Ammer (1994) bleek dun hout van spar meer exclusieve keversoorten te bevatten dan dik hout. Maar voor eik vonden ze het tegenovergestelde - mogelijk is de soortenrijkdom in een bepaalde houtdikte afhankelijk van de boomsoort. Overigens wordt in veel onderzoek niet precies vermeld welke diktes en welke hoeveelheden dood hout precies bemonsterd zijn. Het grote aantal soorten insecten in takken kan wellicht verklaard worden doordat er – voordat de tak afvalt – er typische boomkroonsoorten actief zijn. Eenmaal op de grond gevallen, kunnen er zich in de takken weer andere soorten ontwikkelen. Daarnaast zijn er insecten die alleen in een stabiele omgeving leven en niet met grote veranderingen van vocht en temperatuur kunnen omgaan. Juist dun materiaal, dat op veel verschillende plekken in het bos ligt, kan een grote variatie aan gradiënten in vocht en temperatuur aanbieden en daarmee een hogere soortenrijkdom bereiken. Alle inspanningen moeten dan ook gericht zijn op een gevarieerd aanbod van dood hout. Het laten liggen van veel dood hout verhoogt niet alleen de flora en fauna ter plaatse maar helpt ook het overbruggen van de isolatie tussen bossen. Sommige saproxylo insecten zijn namelijk zo weinig mobiel dat ze al negatief reageren bij het overbruggen van 200m (Speight, 1989; Warren & Key, 1991; Nilsson and Baranowski, 1997). Het is aannemelijk dat grote hoeveelheden dood hout in beheerde bossen dan als stepping stones kunnen dienen voor het herkoloniseren van een verloren habitat (Schiegg, 2001).

Er zijn soortencurven opgesteld. Om binnen één verteringsstadium 85-90% van de keversoorten te vangen moeten 8 vallen voor twijgmateriaal en nog eens 8 voor stammateriaal worden ingezet. Om 99-100% van de soorten te vangen, moeten 20 vallen voor twijgmateriaal en 25 voor stammateriaal ingezet worden (Haase et al., 1998).

In een Zweeds onderzoek werd het voorkomen van 542 Rode Lijst-soorten gerelateerd aan houtdiktes waarbij 3 klassen werden onderscheiden: dik, medium en dun hout. De stamdikte werd gerelateerd aan de boomsoort. Voor het definiëren van dik hout werd aangehouden 100 cm voor eik, 70 cm voor beuk, iep, linde en es 50 cm. Voor spar, den, populier, esdoorn, haagbeuk, berk, wilg, els 30 cm. Voor wilde appel, lijsterbes en hazelaar 15 cm. Van de 542 Rode-Lijstsoorten werd ca 76% van alle soorten aangetroffen in de stam. De meeste Rode Lijst-soorten bewonen dus het dikste hout. Voor de gemiddelde diktes is dat 62% en voor het dunne hout is dat

slechts 17%. Alle soorten in het gemiddeld dikke hout werden ook gevonden in de twee andere klassen. Slechts 2% van de soorten is specifiek voor dun hout terwijl 33% specifiek is voor het dikste hout. (Jonsell et al., 1998). Voor de 542 Rode Lijst-soorten geldt verder dat slechts 51 soorten (9%) een schaduwrijke omstandigheden prefereren. Meer dan de helft (322 soorten, 59%) prefereert een zonnige plaatsen of heeft geen specifieke preferentie (Jonsell et al., 1998).

Op dikke stammen kan door verschil in bezonning en beschaduwing een mozaïek van deelhabitats ontstaan. Daarmee wordt een hoger soorten aantal deels verklaard. Het diep kunnen inboren in dik hout is een andere belangrijke factor want het biedt insecten bescherming tegen te hoge zomer- en te lage wintertemperaturen. Verder is er minder mortaliteit door natuurlijke vijanden want er is minder parasitering in de diepte dan aan het oppervlak (Schmitt, 1992).

In Zweden bevatten stammen met grotere diameters (gemiddeld 60 cm) gemiddeld 1.7 keer meer soorten dan kleinere diameters (gemiddeld 30 cm). Het aantal Rode Lijst soorten was significant positief gecorreleerd met een grote diameter. Voor de meer algemene soorten is de diameter van minder belang (Lindhe & Lindelöw, 2004). In beheerde loofbossen ontbreekt vaak dood hout met grotere afmetingen en daarmee het substraat voor karakteristieke zeldzame soorten houtschimmels en de daaraan gebonden kevers (Bücking, 1998). Hout met grote afmetingen bevat meer soorten dan hout van gemiddelde dikte, maar het is niet superieur aan hout met kleinere afmetingen. Een bos met veel dood hout van een gemiddelde dikte is waarschijnlijk even belangrijk als een bos met minder dood hout van grote diameter (Grove, 2002).

Ook uit de literatuurstudie Grove (2002) bleek dat de meeste onderzoeken een positief verband aantonen tussen soortenrijkdom (aantallen soorten en individuen) en een grotere dood-houtdiameter. Er zijn een aantal verklaringen voor dit fenomeen.

1. Dood hout met een grotere diameter herbergt meer verschillende habitats en daarmee meer verschillende soorten geleedpotigen die gelijktijdig in het hout kunnen voorkomen.
2. Dikke stamdelen verteren langzamer en hebben een stabiel microklimaat waarin meer soorten kunnen leven.
3. In dik hout kunnen meer schimmelsoorten voorkomen met daaraan gerelateerde geleedpotigen.
4. Door dieper in het hout te boren is er minder kans op predatie.

Conclusies paragraaf 3.7.1- Sommige geleedpotigen zijn gebonden aan dun dood hout. Maar dik dood hout biedt, mede omdat het minder snel uitdroogt, een gevarieerder en stabiel milieu voor een breder scala van organismen.

3.7.2 Zon, schaduw en vocht

In Zweden bevatten staande stammen, afgezaagd op 4 m hoog, met veel zonexpositie gemiddeld 1.4 keer meer keversoorten dan stammen in de schaduw (het

gaat om totaal 316 soorten. Ook het aantal Rode Lijst soorten is gecorreleerd met de zonexpositie. Voor de meer algemene soorten is de zonexpositie van minder belang. Het is dus beter de stammen op open plekken te situeren en eventueel schaduwgevend bomen weg te halen (Lindhe & Lindelöw, 2004). Dat laatste geldt voor het wat koelere Zweden - het is niet bekend of het in onze wat warmere streken ook geldt of dat het hout bij ons misschien sneller uitdroogt en voor veel soorten ongeschikt wordt. In Zweden is een warm microklimaat positief voor veel insectensoorten maar het verschilt per houtsoort. In Zuid-Zweden prefereren kevers van eik zonnige plekken meer dan kevers van beuk (Gärdenfors & Baranowski, 1992). Kevers in trilpopulier en berk prefereren vooral dode bomen in open gebied (Ahnlund & Lindhe, 1992). De meeste insecten in dennenhout hebben een voorkeur voor zonnige plaatsen terwijl kevers in spar in het algemeen schaduwrijke plekken prefereren (Ehnstrom, 2001). Het is bekend dat eik een bijzondere betekenis heeft voor licht en warmteminnende soorten. De aanwezigheid van dik hout (stamdoorsnede > 20 cm) is hierbij belangrijk. Uitdroging, temperatuurverloop en verteringsnelheid worden namelijk in belangrijke mate door de diameter van het hout bepaald. Dat is met name belangrijk voor xylobionte soorten die een meerjarige ontwikkeling hebben (Ammer, 1991).

De grootte van het hout, de verteringsgraad en de vochtigheidsgraad zijn de belangrijkste parameters voor de ontwikkeling van schimmels en zwammen. Het gedijen van de door *Ambrosia*-kevers verspreide schimmels die in de kevergangen groeien is belangrijk als voedselbron voor hun larven.

Vochtminnende (dus schaduwminnende) soorten worden wel in dood beukenhout in het bos maar niet op de kapvlakte gevonden. Maar bij een te hoge vochtigheid kunnen er vanaf het begin zoveel schimmels optreden dat de houtvretende dieren geen kans krijgen (Derksen, 1941 in Schmitt, 1992). Echter, volgens Haase et al. (1998) moet het hout bij voorkeur in de schaduw liggen want slechts enkele soorten zouden een voorkeur hebben voor zonexpositie.

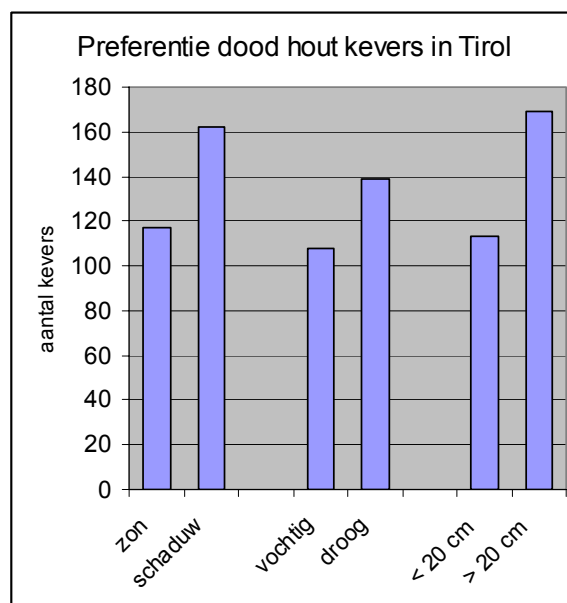
In Duitsland werden beukentakken met een diameter van 4-12 cm gedurende tien jaar bemonsterd. De diversiteit aan xylobionte Diptera (aantal soorten per stam) nam toe in de tijd. Het aantal soorten was positief gecorreleerd met een hoge vochtigheid van het hout en bedekking met mos maar er was een negatieve correlatie met bedekking van bast (Hövmeyer & Schauerermann, 2003).

In Zweden zijn er maar weinig dood-houtsoorten die schaduw prefereren. Bij klasse <2 jaar dood is dat slechts 4%, daarna loopt het op tot 16% voor de klasse >15 jaar dood. Soorten in vers dood hout profiteren meer van zonexpositie dan soorten die later in de successie verschijnen – slechts 9 % van de soorten is schaduwminnend (Jonsell et al., 1998).

Dicht bos biedt weinig mogelijkheden voor warmteminnende soorten. Dit lijkt te worden ondersteund door de resultaten van Bücking (1998). Sommige warmteminnende soorten van dun hout kunnen uitwijken naar de toppen van dode

bomen. Maar warmteminnende dik hout soorten kunnen alleen maar uitwijken naar dode vrijstaande of randbomen

Er bestaat uiteraard een relatie tussen zonexpositie en vochtigheidsgehalte van de stam en de diameter daarvan. Veel dood-houtkevers hebben voorkeur voor warme en droge omstandigheden. De temperatuursafhankelijke larvale ontwikkeling zal in zongeëxponerd hout sneller verlopen. Verder leidt zonexpositie tot minder vochtig hout waardoor het gevaar van bevriezing en beschimmelings kleiner wordt. Aan de andere kant bestaat het gevaar van uitdroging. Dit zal bij dikker hout minder snel optreden dan bij dunner hout. In figuur 1 wordt de preferentie van 619 dood-houtkevers in Tirol weergegeven voor zonexpositie, vochtgehalte en stamdiameter.



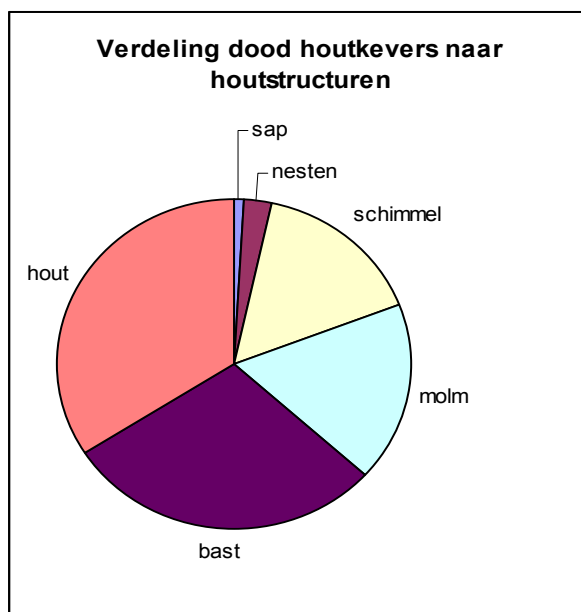
Figuur 1. De preferentie van 619 dood-houtkevers in Tirol (Kahlen, 1997 in Köhler, 2000).

Uit figuur 1 blijkt dat de meeste keversoorten een voorkeur hebben voor dik en droog hout met zonexpositie (Kahlen, 1997 in Köhler, 2000).

Conclusies paragraaf 3.7.2 – In dicht bos kunnen warmteminnende soorten van dun hout uitwijken naar de toppen van dode bomen. Warmteminnende soorten van dik hout kunnen alleen uitwijken naar dode vrijstaande bomen of randbomen. Soorten van vers dood hout zijn meer aan zonexpositie gebonden dan die van verder verteerd hout. Veel zonexpositie kan echter tot uitdroging van het hout leiden en de ontwikkeling remmen van schimmels en daaraan gebonden geleedpotigen.

3.8 Specifieke microhabitats

Xylobionte kevers zijn milieuspecialisten. Vele soorten zijn gebonden aan een specifiek microhabitat in het dode hout. Figuur 2 is door Köhler (2000) opgesteld voor dood-houtkevers in Duitsland.



Figuur 2. Verdeling van keversoorten naar dood-houtstructuren (Köhler, 2000).

In de discussie over de bedreigde xylobionte kevers staan centraal de vaak nauwe binding met oude bossen, dood hout met grote afmetingen, zeldzame houtstructuren zoals boomholtes en schimmels en de vaak geringe neiging tot migratie. Uit onderzoek in Zweden en Duitsland blijkt dat veel soorten alleen nog in relictsituaties voorkomen.

In Duitsland zijn van de 1.371 xylobionte kevers maar liefst 809 soorten op Rode lijsten geplaatst (Köhler, 2000). In Zweden zijn de belangrijkste microhabitats voor invertebraten hout (50%) en bast (31%). Veel soorten (19%) zijn gebonden aan schimmels zoals de vruchtlichamen van paddenstoelen. Ongeveer 5% van de soorten is sterk geassocieerd met verbrand hout (Jonsell et al., 1998).

3.8.1 Vruchtlichamen van schimmels

Houtbewonende schimmels hebben een grote invloed op de soortenrijkdom van geleedpotigen. Polypore schimmels zoals *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola* en *Trichaptum abietum* in oud bos, bieden voedsel aan veel insectensoorten. Welke schimmels in een dode boom optreden hangt samen met zonexpositie, stamdiameter en de sterfte-oorzaak. Omdat schimmels het hout pas langzaam koloniseren is de diversiteit van geleedpotigen niet meteen hoog. De diversiteit van schimmelgebonden insecten zou een decennium na de sterfte van de boom het grootst zijn. Na enkele decades wordt het substraat meer uniform. De aan bruinrot gebonden schimmels kunnen dan zowel in naald- als loofhout worden gevonden (Ehnstrom, 2001). De schimmelsoorten die in het hout groeien, en er op het oog vaak hetzelfde uitzien, zijn waarschijnlijk van groot belang bij de successie en de variatie van geleedpotigen. Voor het bereiken van een grote diversiteit aan schimmels, en dus aan geleedpotigen, is een groot en gevarieerd aanbod van dood hout noodzakelijk (Jonsell et al., 1998).



Foto 4. In boomzwammen kunnen zich unieke geledpotigen ontwikkelen (foto: Leen Moraal)

In Zweden is onderzoek gedaan naar het actief creëren van dood hout in beheerde bossen. In een experiment in een onbeheerd secundair gemengd bos, werden spar, berk, eik en trilpopulier geveld waarbij 4 m hoge stammen bleven staan. Daarnaast werden 3 m lange stammen op de grond gelegd. De bomen werden in de periode 1995-2002 elk jaar op de aanwezigheid van vruchtlichamen van schimmels gecontroleerd. In die periode trad een omzetting van het hout op tot verteringsstadium 1-3. Omdat de successie van schimmels nauw samenhangt met de zonexpositie werden metingen uitgevoerd om de verdamping van water van de stobbe te bepalen. In totaal werden 1565 gevallen van schimmelgroei geconstateerd waarbij 148 soorten schimmels (6% van het geschatte potentiële aantal) waren betrokken waaronder 7 Rode-Lijst soorten. De conclusie was dat hout met grote afmetingen andere soorten schimmels herbergt dan dunner hout. Verder zaten in de liggende stammen meer schimmelsoorten dan in de staande stammen. Maar schimmels in de staande stammen waren juist weer geschikter voor andere saproxyle organismen (Lindhe et al., 2004).

In Finland is aangetoond dat de vruchtlichamen van twee bruinrotschimmels *Amylocystis lapponica* (niet in Nederland) en *Fomitopsis rosae* (verdwenen uit NL) bewoond worden door meer dan 50 insectensoorten, waaronder zeer zeldzame kever- en vlindersoorten. In de vruchtlichamen van buisjeszwammen, zoals

elfenbankjes, komen meer monofage insectensoorten voor dan in de plaatjeszwammen. Het is bekend dat in Scandinavië relatief veel insectensoorten in vruchtlichamen van schimmels voorkomen (Komonen, 2001). Maar ook in West-Europa komen veel soorten voor. In een experiment van Köhler (1996) in de Eifel, werden tien houtschimmels bemonsterd: *Armillaria mellea*, *Coprinus micaceus*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma lipsiense*, *Hypholoma fasciculare*, *Lycoperdon perlatum*, *Meripilus giganteus*, *Trametes gibbosa* en *Ustulina deusta*. Alleen al aan kevers werden daar 31 obligate soorten van houtschimmels gevonden. Voor zover bekend is in Nederland nooit een gericht onderzoek naar schimmelbewonende geleedpotigen uitgevoerd.

Conclusies paragraaf 3.8.1 - Veel soorten geleedpotigen zijn gebonden aan schimmels zoals de vruchtlichamen van paddenstoelen. Hout met grote afmetingen herbergt andere soorten schimmels dan dunner hout. Voor het bereiken van een grote diversiteit aan schimmels, en dus aan geleedpotigen, is een groot en gevarieerd aanbod van dood hout noodzakelijk. In Nederland is nooit een gericht onderzoek naar schimmelbewonende geleedpotigen uitgevoerd.

3.8.2 Boomholtes

Boomholtes in oude levende loofbomen zijn een zeer belangrijke microhabitat. Van de 542 Rode Lijst-soorten in Zweden leven 107 soorten (20%) in holtes waarvan 64 soorten (12%) uitsluitend in holtes voorkomen. Boomholtes in naaldbomen zijn, met slechts 10 soorten, minder interessant. Mede vanwege het voorkomen van boomholtes als microhabitat voor bijzondere soorten geleedpotigen moet de bescherming van zeer oude en grote bomen in parken en weilanden de hoogste prioriteit hebben (Jonsell et al., 1998).

In Zweden is bruinrot de meest dominante schimmel in boomholtes. Vruchtlichamen van *Laetiporus sulphureus* (bruinrot) en *Phellinus robustus* (witrot) kwamen op veel bomen voor, hetgeen suggereert dat deze schimmels belangrijke veroorzakers van houtrot zijn. De meeste boomholtes ontstaan vaak pas wanneer de boom 150-200 jaar oud is. De holtes zijn een extreem stabiele habitat en een belangrijke bron van bedreigde soorten, die van daaruit nieuwe holtes kunnen koloniseren. In een onderzoek werd per boom 8 liter molm uitgezeefd waarna keverlarven en adulten werden gedetermineerd. Totaal werden in 155 boomholtes 74 soorten saproxyle kevers aangetroffen – waaronder 26 bedreigde soorten. De onderzochte stamdiameters varieerden van 35-202 cm. De meeste kevers hadden een relatie met de dikkere stamdiameters. Er was geen relatie met schaduw of zonexpositie. De meeste soorten waren afwezig in holtes met een omhoog gerichte opening, waarschijnlijk omdat er dan regen inkomt. Sommige keversoorten komen alleen voor in opstanden met veel oude bomen met holtes. Bepaalde holtesoorten zoals *Elater ferrugineus*, *Tenebrio opacus* en *Osmoderma eremita* zijn gevoelig voor habitatfragmentatie. Uit oogpunt van soortbescherming zal de grootste prioriteit gegeven moeten worden aan het handhaven van oude bomen en oude opstanden. Wanneer er relictpopulaties zijn, moet het aandeel eiken met holtes vergroot worden om kevers voor uitsterven te behoeden. Een andere manier is de levensduur van

oude levende eiken te verlengen door het weghalen van concurrerende jonge bomen (Ranius, 2002).



Foto 5. Sommige zeldzame organismen kunnen tientallen jaren lang dezelfde boomholte gebruiken (foto: Leen Moraal).



Foto 6. Dode bomen liever niet zomaar bij de stamvoet vellen. Het is beter enkele meters hoger te zagen (foto: Leen Moraal).

De in Europa zeldzame 25-30 mm grote Juchtleerkever *Osmoderma eremita* (Scarabaeidae) leeft in boomholtes van levende eiken en beuken. De gehele ontwikkeling duurt 3 jaar. De meeste kevers verlaten de holte niet, vermoedelijk blijven de kevers vele generaties, gedurende enkele decennia of mogelijk zelfs 100-200 jaar, binnen dezelfde holte. In een experiment met gemerkte kevers in Zweden bleek slechts 15% van de volwassen kevers de holte te verlaten om een nieuwe holte te koloniseren. De vallen waren in het bos in een straal tot een km rondom de bronboom met gemerkte kevers geplaatst. De dispersie bleek niet meer dan 30-190 m te bedragen. Habitatfragmentatie zal de populaties van weinig mobiele soorten dus negatief beïnvloeden. De Juchtleerkever kwam vroeger ook in Nederland voor. Het laatste exemplaar werd in 1946 in een oud loofbos in Limburg verzameld. Omvangrijke populaties in de nabijheid van de Nederlandse grens ontbreken zodat een terugkeer in ons land onwaarschijnlijk is (Huijbregts, 2003).

Spechten zijn cruciaal omdat ze holtes maken waar vele specifieke soorten later een geschikte habitat vinden (Ranius 2001). Een minimum van ca 30 m³ dood hout per ha kan een gemiddelde dichtheid van een paartje Grote bonte spechten per 7-9 ha onderhouden. Ideaal voor spechten is 8 m³ liggend hout, 8 m³ staand dood hout en 14 m³ levende bomen met dode takken. Het dode hout moet bij voorkeur op beschaduwde plaatsen liggen omdat het anders uitdroogt en dan voor weinig insecten geschikt is. In bossen met weinig dood hout kan men bijvoorbeeld 4 stapels van 2 m³ per ha inrichten (Smith, 2000).

Overal in Europa zijn de boomholte specifieke geleedpotigen bedreigd, omdat er te weinig oude bomen met holtes. Het zou nuttig zijn om experimenteel onderzoek te doen naar het kunstmatig induceren van holtes (Speight, 1989).

Conclusies paragraaf 3.8.2 - Holtes in oude levende loofbomen zijn zeer belangrijke microhabitats voor specifieke keversoorten. Ze blijven vele generaties lang, mogelijk zelfs 100-200 jaar, binnen dezelfde holte. De holtes zijn een extreem stabiele habitat en een belangrijke bron van bedreigde soorten, die van daaruit nieuwe holtes kunnen koloniseren. De dispersie varieert van slechts enkele tientallen meters tot een paar honderd meter. Habitatfragmentatie zal de populaties van deze weinig mobiele soorten dus negatief beïnvloeden. Bescherming van zeer oude en grote bomen in bossen, parken en weilanden heeft de hoogste prioriteit.

3.9 Hoeveel dood hout is optimaal?

Men kan uitgebreid discussiëren over de hoeveelheid dood hout die nodig is. Volgens Ammer (1991) zou op de lange termijn zou 15-30 m³ dood hout optimaal zijn. In een doorsnee beheerd bos is gemiddeld 1-3 m³ dood hout per ha aanwezig. Op de korte termijn moet men streven naar een hoeveelheid van 5-10 m³ afstervend of dood hout per ha; dat is gemiddeld 1-2% van de staande voorraad. Het is een behoorlijke maar economisch draagbare hoeveelheid die een aanzienlijke verbetering in habitats voor xylobionte insecten geeft. Daarbij zou de verhouding staand en liggend dood 50-50 % ideaal zijn. Een plotselinge sterke verhoging van het aandeel dood hout (bijvoorbeeld door bomen te ringen en te vellen) heeft niet zoveel zin omdat op

korte termijn daarvan alleen soorten met een hoge migratiecapaciteit profiteren; deze soorten zijn in de regel niet bedreigd. Men moet de opbouw van de hoeveelheid dood hout veeleer als een lange termijn opgave zien (Ammer, 1991).

Verschillende boomsoorten hebben verschillende verteringssnelheden. Dat betekent dat de jaarlijkse vertering aangevuld moet worden met nieuw dood hout; resp. 0,1 m³ en 1,0 m³ voor eik en beuk - voor gemengde bossen 0,3-0,5 m³ per ha. Het sparen van slecht gevormde en minder waardevolle bomen is een vorm van dood-houtmanagement die eigenlijk vermeden moet worden. Men is dan te selectief bezig omdat de mens dan te veel bepaalt welke boom geschikt moet zijn. Ook aan het publiek moet duidelijk worden gemaakt dat dood hout belangrijk is voor organismen en niet het gevolg van slecht onderhoud (Ammer, 1991).

De gemiddelde hoeveelheid dood hout in natuurlijke bossen in Finland bedraagt, afhankelijk van de productiviteit van de groeiplaats, in dennenbos ca 19 m³ per ha en in sparrenbos 60 m³ per ha. De volumes aan dood hout en levende bomen zijn sterk gecorreleerd. Het dode hout bestaat voor 60-70% uit liggende stammen, voor 30-40% uit staande dode bomen en voor 3-7% uit takken en stobben. In beheerde bossen is selectieve kap aan te bevelen waarbij in elke fase een aantal bomen van elke leeftijdsgroep blijft staan om zo gefaseerd de dood-houtvoorraad aan te vullen (Sippola, 1998).

Het 24 ha grote Duitse oerbos Neuenburger Urwald (sinds 1880) is vergeleken met een 9 ha groot nabijgelegen beheerd bos met o.a. 157 jaar oude eiken. Helaas zijn er geen gegevens bekend over de hoeveelheden dood hout in beide bossen. Er werden verschillende valtypen ingezet om de xylobionte keverfauna te karakteriseren. In het oerbos werden 519 xylobionte keversoorten (waarvan 315 exclusief voor dit bos) gevangen. In het beheerde bos werden 252 xylobionte keversoorten gevangen (Menke, 1995).

In Oost-Europese oerwouden kan 50-200 m³ dood hout per ha worden aangetroffen. In midden Zwitserland is dat nauwelijks 5 m³ per ha. Grote hoeveelheden dood hout ontstaat pas in een bos wanneer bomen uit ouderdom sterven, zoals een beuk vanaf ongeveer 200 jaar (Schmitt, 1992).

Veel bedreigde soorten worden alleen in oude bossen aangetroffen. Hieruit wordt geconcludeerd dat de soorten afhankelijk zijn van oud bos. Maar deze conclusie is vaak gebaseerd op correlatief onderzoek in plaats van onderzoek naar de specifieke habitatseisen. In werkelijkheid kunnen de soorten wel eens meer eisen stellen aan de geschiktheid van dood hout dan aan de aanwezigheid van een oud bos met gesloten kronendak (Kouki et al. 2001).

In Finland werden bastkeverpopulaties van spar en den in beheerd bos vergeleken met oerbos. In het beheerde bos waren zowel de aantallen soorten als de aantallen individuen hoger. Maar het aantal zeldzame soorten was hoger in het oerbos – misschien mede als gevolg van de open en droge omstandigheden in het beheerde bos waar de schors sneller uitdroogt (Vaisanen et al., 1993).



Foto 7. Een groot aanbod van dode beuken in bosreservaat Pijpebrandje (foto: Leen Moraal).

Vaak wordt de vraag gesteld hoeveel dood hout in een beheerd bos nodig is. Alleen al op grond van de verschillen in groeiplaats en successiestadium van het bos is dat nauwelijks aan te geven. Daarbij speelt ook nog de dimensie van het hout, verteringsstadium en microklimaat een rol.

In een gemengd beukenbos zou men minimaal 5 dode bomen/ha moeten laten staan. Na de houtoogst moet men de dikke takken laten liggen en niet meenemen voor openhaard hout. Stepping stones zijn van groot belang in een dood-hout-arme omgeving (Schmitt, 1992).

In beheerde bossen is het aan te bevelen om minstens 2% van de houtvoorraad in de vorm van dood hout te hebben; in volume moet er minimaal een dood-houtvoorraad van 5-10 m³ per ha aanwezig zijn. Maar een volume van 15-30 m³ is pas optimaal (Ammer, 1991). Daarbij moet dan wel een ononderbroken voorziening van bepaalde verteringsstadia en een spreiding in diktes van dood hout aanwezig zijn. Het continu aanleveren van nieuw vers dood hout is dus noodzaak. Het is ook belangrijk dat er een netwerk van dood hout ontstaat. De afstanden tussen geschikte substraten moeten niet meer dan 500-600 meter bedragen, omdat veel dood-houtkevers een beperkte dispersie hebben (18 Bücking, 1998). Volgens Haase et al., 1998 komt men door extrapolatie tot de aanbeveling dat er ca 40 m³ dood hout per ha in het bos aanwezig zou moeten zijn. Dat betekent in veel bossen een aandeel van 5% volume oftewel 5-8 bomen per ha.

Conclusies paragraaf 3.9 - In een doorsnee beheerd bos is gemiddeld 1-3 m³ dood hout per ha aanwezig. Op de korte termijn moet men streven naar 5-10 m³ afstervend of dood hout per ha; daarbij zou de verhouding staand en liggend dood 50-50 % ideaal zijn. Op de lange termijn zou

30-40 m³ dood hout (5-8 bomen per ha) optimaal zijn. Een plotselinge sterke verhoging van het aandeel dood hout (ringen en vellen van bomen) heeft weinig zin, omdat op korte termijn alleen de niet bedreigde soorten met een goede dispersie profiteren. De opbouw van de hoeveelheid dood hout is meer een lange termijn opgave. Een ononderbroken voorziening van bepaalde verteringsstadia en een spreiding in diktes van dood hout is belangrijk. Het sparen van slecht gevormde en minder waardevolle bomen is een vorm van dood hout management die eigenlijk vermeden moet worden. Men is dan te selectief bezig omdat de mens dan te veel bepaalt welke boom op welke plek geschikt moet zijn.

3.10 Bosfragmentatie en dispersie van soorten

Hoe instabieler het substraat waarin insecten leven, hoe beter ze zich moeten kunnen verspreiden. Bastkevers (Scolytidae) zijn daar een mooi voorbeeld van. De bast van een stervende boom is slechts korte tijd buikbaar. Iedere nieuwe generatie moet een nieuw broedsubstraat opzoeken. Bastkevers zijn er dan ook op gebouwd om kilometerlange afstanden te overbruggen. Uit veldonderzoek met gemerkte bastkevers bleek dat de Letterzetter, *Ips typographus*, afstanden van tenminste 43 km kan afleggen (Nilssen, 1984). Uit laboratoriumonderzoek met een 'vliegmulen' bleek dat de Grote dennensnuitkever, *Hylobius abietis* afstanden van meer dan 10 km en in meerdere stappen wellicht afstanden van 80 km kan overbruggen (Solbreck, 1980).

Vermoedelijk is het overbruggen van afstanden van 400-800 m voor veel kevers al te groot (Kaule, 1979 in Schmitt, 1992). De fungivore kever *Bolitophagus reticulatus* ontwikkelt zich in dode vruchtlichamen van *Fomes fomentarius*. Al binnen een straal van 50 meter vanaf de bronboom is een afname in dispersie meetbaar voor de toch redelijk veel voorkomende kever. Als dispersie genetisch bepaald is, zal bosfragmentatie de selectie op niet-dispersie alleen maar vergroten omdat ze geen geschikt habitat vinden (Rukke & Midtgaard, 1998).

Een uitspraak van de bekende Zweedse dood-houtonderzoeker Palm is, dat er in loofbossen bijna geen schaduwminnende dood-houtkevers zijn. Slechts enkele soorten prefereren bomen op een schaduwrijke en vochtige groeiplaats. Maar deze bomen hebben iets speciaals te bieden in de vorm van bepaalde schimmels. Populieren zijn als pionierplanten het meest in jonge stadia van bossuccessie aanwezig. De specifiek aan dood populierenhout gebonden kevers kunnen in open landschap overleven. Omdat populieren een lage economische waarde hebben ligt er op veel plaatsen wel een dode boom. Veel bedreigde keversoorten koloniseren gemakkelijk alleenstaande stervende populieren op een kapvlakte. De kevers hebben voor hun dispersie kennelijk geen corridors van opgaand bos nodig. Ze gebruiken een netwerk van geschikte bomen als stepping stones binnen hun dispersieafstand. Voor andere soorten is naar schatting een hoeveelheid van 50-100 levende populieren per ha nodig die daar in verschillende fases doodgaan (Martikainen, 2001).

Uit een onderzoek in Zwitserland waren in percelen met veel verspreid dood hout, meer soorten saproxyle Diptera en Coleoptera aanwezig dan in bossen met het dode hout op stapels. Het onderzoek vond plaats in een beukenbos waar op bepaalde

afstanden vallen werden geplaatst binnen een gradiënt van veel naar weinig, liggend en staand, dood hout. Binnen een straal van 20 m rondom de vallen werden dode takken verzameld en in de vallen opgeslagen. Van de verzamelde insecten werden de levensstrategieën bepaald en geanalyseerd. Van de 175 geselecteerde soorten waren er 30 soorten karakteristiek voor een hoge dood-houtdichtheid. Hierbij was het aandeel van stenotype soorten (gebonden aan zeer specifieke habitats) groot. In extreem stabiele habitats zoals holle bomen hoeven soorten weinig mobiel te zijn. De weinig mobiele soorten zijn waarschijnlijk gevoelig voor habitatfragmentatie. In het algemeen zullen predatore kevers zich door hun minder specifieke levenswijze gemakkelijker vestigen dan saproxyle kevers (Schiegg, 2000).

Molmkevers en soorten van harde boomzwammen leven daarentegen in een relatief stabiel milieu en hebben dan ook weinig dispersiedrang. Temeer omdat bij veel soorten zowel larven als adulten in hetzelfde substraat leven (Köhler, 1996). Het is te overwegen om in sommige gevallen dood hout, met daarin larven van bepaalde geleedpotigen, van het ene bos naar het andere over te brengen (Speight, 1987).

Conclusies paragraaf 3.10 - Molmkevers en soorten van harde boomzwammen leven in een relatief stabiel milieu en hebben dan ook weinig dispersiedrang. Vermoedelijk is het overbruggen van afstanden van 400-800 m voor veel kevers al te groot. Deze weinig mobiele soorten zijn waarschijnlijk gevoelig voor habitatfragmentatie. Ze hebben dan een netwerk van geschikte bomen nodig als 'stepping stones' binnen hun dispersieafstand.

3.11 Dood hout als risicobron

Hoewel er vele soorten kevers in dode stammen in het beheerde bos leven, zijn er sterke verschillen tussen de keverfauna's van oerbos en beheerd bos. Het aandeel bastkevers (Scolytidae) in stammen bedroeg 50% in het beheerde bos en slechts 5% in het oerbos hoewel daar veel meer dood hout ligt. Mogelijk hebben de weinige dode stammen in het beheerde bos een sterke aanzuigende werking. Er zijn meer plaagsoorten in het beheerde bos en minder in het oerbos te vinden (Vaisanen et al., 1993). Verschillende onderzoeken hebben uitgewezen dat in bossen met veel dood hout er minder hout keverplagen optreden. Er zijn dan genoeg predatoren voorhanden om dreigende massavermeerdering van bijv. *Xyleborus dispar* te voorkomen. Maar wanneer in een beheerd sparrenbos veel bomen door storm omwaaien en blijven liggen kan een flinke opbouw van secundaire bastkevers zoals Letterzetter (in dik hout) en Koperetser (in dun hout) optreden, die niet meteen door predatoren worden ingeperkt. Het is dan zaak zoveel mogelijk stormhout te verwijderen. Ook de Beukenbastkever, *Taphrorychus bicolor*, kan zich in dood hout, met name op zonnige plaatsen, snel vermeerderen. In het onbeheerde bos houden de natuurlijke vijanden de populaties dan niet meer onder controle. Het is dan raadzaam de eventuele aantastingen in het beheerde bos in de gaten te houden (Harz & Topp, 1999).

Takbreuk kan veiligheid wandelaars en weggebruikers in gevaar brengen – de risico's hiervan bij dode bomen langs wegen paden zoveel mogelijk beperken door evt. wegzagen van de takken en alleen de stam te laten staan. In ieder geval moet het

juridisch afgedekt zijn (Pasinell & Suter, 2000; Schmitt, 1992). Holtes in bomen zijn, behalve een habitat voor geleedpotigen, een belangrijke nestplaats voor holenbroeders en zelfs als slaapplek voor vleermuizen. Oude lanen, parken en landgoederen staan vaak vol met bomen die deze functies kunnen vervullen. Deze bomen hebben dus een belangrijke rol. Maar hoe verantwoord is het om aftakelende bomen te laten staan? Bomen met holtes langs wegen zijn potentiële risicobomen omdat vaak niet zichtbaar is in hoeverre deze bomen nog voldoende gezond hout rondom de holte bezitten. Ze zullen dus regelmatig geïnspecteerd moeten worden op de mate van inrotting. Dat maakt deze bomen duurder in het beheer. Maar onderzoek van Claus Mattheck heeft aangetoond dat een boom zonder problemen voor bijna 70% hol kan zijn. Specialisten kunnen met behulp van een hamer of sondeerstang een reële inschatting maken. Bij levende bomen kan men door takken te snoeien de windbelasting verminderen. Bij een dode boom kunnen eventueel alle takken worden weggesnoeid. De stam die overblijft kan nog tientallen jaren dienst doen aan holenbroeders (Prooijen, 1999). In een bosperceel moet een boom uiteraard gewoon dood kunnen gaan, omdat het duidelijk niet de bedoeling is dat mensen van de paden afwijken. De ‘zorgplichtbomen’ staan dus met name langs de randen van de percelen, op plaatsen waar ‘natuur’ en ‘cultuur’ elkaar tegenkomen, zoals langs wandel- en fietspaden, langs wegen, naast parkeerplaatsen, op picknick- en speelterreinen. Een bosteigenaar voldoet aan de zorgplicht als hij die ‘risicobomen’ regelmatig inspecteert en een eventueel onderhoud laat volgen. Een professionele beheerder kan zich voor de rechter steeds minder vaak verschuilen achter de term overmacht – ook wanneer er een lichte storm is geweest (Westerink, 2005).

Conclusies paragraaf 3.11 – Er zijn geen aanwijzingen dat de aanwezigheid van veel dood hout het optreden van plaaginsecten kan bevorderen. Tak- en stambreuk kan de veiligheid van wandelaars en weggebruikers in gevaar brengen – de risico’s hiervan bij dode bomen langs wegen paden zoveel mogelijk beperken door evt. wegzagen van de takken en alleen de stam te laten staan. Bomen met holtes langs wegen zijn potentiële risicobomen of ‘zorgplichtbomen’ omdat vaak niet zichtbaar is in hoeverre deze bomen nog voldoende gezond hout rondom de holte bezitten. Ze zullen dus regelmatig geïnspecteerd moeten worden op de mate van inrotting. In een bosperceel moet een boom uiteraard gewoon dood kunnen gaan, omdat het duidelijk niet de bedoeling is dat mensen van de paden afwijken.

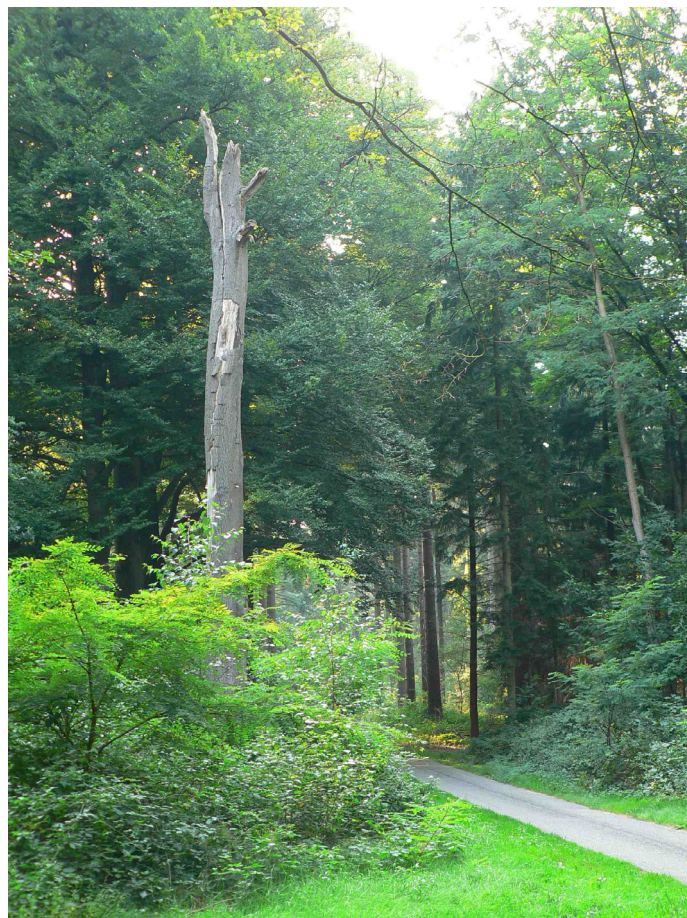


Foto 8. Een dode beuke met weggezaagde takken naast een druk bereden fietspad. De stam kan daar nog tientallen jaren op een veilige manier een waardevolle functie vervullen (foto: Leen Moraal).

3.12 Indicatorsoorten

Bastkevers domineren in soorten en aantallen een beheerd bos, terwijl schimmel- en molmsoorten vooral representatief zijn voor het natuurbos (Köhler, 2000). Loopkevers zijn in bossen vaak gebonden aan een specifiek bosbeheer of habitat. In Duitsland is slechts één loopkeversoort, *Tachyta nana*, gebonden aan dood hout (Bücking, 1998).

Molmkevers (Xylodetriticole kevers) leven in sterk verteerd hout in oude bossen en kunnen als bijzondere indicator voor natuurbos gelden (Dorow & Flechtner, 2000; Köhler, 2000). Jonsell & Nordlander (2002) stellen voor om in Zweden enkele Rode-Lijstsoorten die in vruchtlichamen van algemeen voorkomende boomzwammen leven, als indicatorsoort te gebruiken. Het gaat om twee kevers *Cis quadridens* (ook in NL) en *Oplocephala haemorrhoidalis* en het motje *Scardia boletella*. De gastheerzwammen kunnen in verschillende bosbeheerstypen voorkomen maar de indicatorsoorten komen alleen voor in bos met een lange dood-houttraditie. Wellicht kunnen sommige soorten gebruikt worden voor het opsporen van de 'hot spots' in Nederland. Genoemde soorten zijn gemakkelijk te bemonsteren door vruchtlichamen te verzamelen en uit te kweken, daarnaast zijn ze gemakkelijk te

herkennen. Speight (1989) geeft een lijst van ca. 200 soorten saproxyle geleedpotigen (vooral boktorren, kniptorren, prachtkevers en zweefvliegen) die als indicatoren gebruikt kunnen worden om internationaal belangrijke bossen te identificeren.

3.13 Conclusies

Omgevingsfactoren zoals zonexpositie, vochtigheid, dikte en verteringsgraad van het hout bepalen in hoge mate de mogelijkheden voor veel soorten geleedpotigen. Voldoende hoeveelheden dood hout van verschillende diktes dat op veel verschillende plekken in het bos ligt, kan een grote variatie aan gradiënten in vocht en temperatuur aanbieden en daarmee een hogere soortenrijkdom bevorderen. Daarnaast speelt de houtsoort een belangrijke rol. Alle inspanningen moeten dan ook gericht zijn op een gevarieerd aanbod van dood hout. Het laten liggen van veel dood hout verhoogt niet alleen de flora en fauna ter plaatse maar helpt ook het overbruggen van de isolatie tussen bossen. Sommige saproxyle insecten zijn namelijk zo weinig mobiel dat ze maar een paar honderd meter kunnen overbruggen. Het is aannemelijk dat grote hoeveelheden geschikt dood hout in het bos dan als ‘stepping stones’ kunnen dienen voor het op den duur herkoloniseren van een verloren habitat.

3.14 Aanbevelingen voor het beheer

In Duitsland is naar schatting 60% van de dood-houtbewonende kevers uitgestorven of sterk bedreigd. Voor Nederland zijn hierover geen gegevens. Maar met het laten liggen van veel dood hout kunnen sommige soorten wel weer terug keren. De hoogste prioriteit heeft dus de bescherming van de ‘hot spots’, vaak kleine en extreem geïsoleerde percelen met een lange traditie van dood hout en relatief veel en bijzondere dood-houtinsecten. Soms gaat het om slechts een boomgroep of om enkele dode bomen (Schmitt, 1992).

Pasinell & Suter (2000) geven de volgende aanbevelingen voor dood-houtbeheer:

- Laten staan van beschadigde en afgestorven bomen.
- Laten liggen van omgevallen bomen – kroon en stam intact laten.
- Gevallen takken ter plekke laten liggen – niet verzagen en op hopen brengen.
- Terughoudend kappen – in ieder geval dikke takken en stamdelen laten liggen.
- Bij het dunnen een deel van de bomen ringen en langzaam laten afsterven.
- Bij vellingen de stammen zo hoog mogelijk afzagen om hoge stobben te krijgen.
- Verwijderen van ongewenste exoten (als zaadbron) door de bomen te ringen.

In het beheer kan men dood hout creëren door niet in te grijpen bij ziekten en plagen. Bij de houtoogst moet men technieken gebruiken die schade aan staand en liggend dood hout voorkomen. In regio's waar bepaalde organismen door bosfragmentatie en intensief beheer inmiddels zijn uitgestorven is herintroductie wellicht de enige mogelijkheid om bepaalde soorten weer terug te krijgen. Soms kan men soorten in refugia voor uitsterven behoeden door een aangepast beheer toe te passen. Bijvoorbeeld door het opnieuw instellen van hakhoutbeheer (Grove, 2002).

Mede vanwege het voorkomen van boomholtes als microhabitat voor bijzondere soorten geleedpotigen moet de bescherming van grote zeer oude bomen in bossen en landgoederen, parken en weilanden de hoogste prioriteit hebben (Jonsell et al., 1998).

Met voldoende hoeveelheden dood hout van verschillende diktes dat op veel verschillende plekken in het bos ligt, kan een grote variatie aan gradiënten in vocht, licht en temperatuur bewerkstelligen en daarmee een hogere soortenrijkdom bevorderen

Onze multifunctionele bossen en de bosreservaten, bezitten meestal nog niet voldoende dood hout (en molm) van een geschikte kwaliteit om de geleedpotigen ideaal te dienen. Het aandeel zieke en dode bomen zal in de toekomst verder toenemen. Veel hout- en molmbewonende soorten hebben de bossen nog niet kunnen koloniseren. Het is dan ook interessant om na te gaan hoe de fauna zal reageren op de nieuwe leefomstandigheden. De recente vondst van de voor Nederland nieuwe dood-houtkever *Hylis foveicollis* (Eucnemidae) lijkt een mooi voorbeeld. Het is een in Europa zeldzame soort die zich in dood hout van verschillende boomsoorten ontwikkelt. Zelfs dunne stammen, takken, twijgen en stapels brandhout zijn geschikt broedmateriaal gebleken. Maar het is heel goed mogelijk dat juist dankzij de aanwezigheid van dikke dode stammen, de soort zich in een bepaald bosgebied substantieel kan handhaven. Vermeerdering in dunner materiaal kan voor de kever een secundaire bron vormen die op zichzelf onvoldoende is om op langere termijn in te overleven. Dun hout zal in drogere jaren sneller indrogen en dan ongeschikt zijn. De kever zal wellicht uitsterven zonder dikke stammen op de grond die minder snel uitdrogen (Moraal, et al, 2003b).

Het is belangrijk om de biodiversiteit in bepaalde 'hot spots' eerst veilig te stellen. Dit zou kunnen gebeuren door bufferzones rondom de 'hot spots' te creëren waarin zoveel mogelijk geschikte habitatelementen, zoals bepaalde kwantiteiten en kwaliteiten van dood hout, moeten worden bevorderd. Om het uitbreiden van soorten mogelijk te maken kan de volgende stap zijn, het aanleggen van 'dispersie corridors'. Deze corridors zullen gelijkenis moeten vertonen met de bufferzone. De effecten zullen moeten worden nagegaan. Het is natuurlijk niet mogelijk om alle zeldzame soorten regelmatig te bemonsteren en daarom zou een aantal representatieve soorten in relatie met habitatkenmerken moeten worden geselecteerd (Hansson, 2001).

3.15 Aanbevelingen voor verder onderzoek

- Veel aan dood hout gebonden geleedpotigen hebben een geringe dispersiecapaciteit. Ze zijn mogelijk nog niet in de recent extensief beheerde bossen aanwezig, als ze er al ooit kunnen komen. Want waar in Nederland bestaan er nog natuurlijke reservoiergebieden? De oude boskernen of landgoederen met zeer oude en dikke dode bomen zouden wel eens de 'hot spots' kunnen zijn van waaruit rekolonisatie naar belendende bossen zou kunnen optreden. Wanneer deze reservoirs van biodiversiteit te weinig of te geïsoleerd voorkomen, dan heeft een

snelle vergroting van de hoeveelheid dood hout overal in den lande, op korte termijn weinig effect voor de weinig mobiele groepen geleedpotigen. Daarom is het belangrijk om de reservoirgebieden te kennen en daarvan de fauna te karakteriseren. Vervolgens kan worden nagegaan hoe van daaruit de kolonisatieprocessen (kunnen) verlopen.

- Uit de literatuur is gebleken dat tientallen bijzondere keversoorten zich uitsluitend in de vruchtlichamen van boomzwammen ontwikkelen. Uit verspreidingsonderzoek is gebleken dat de dichtheid van deze kevers belangrijke informatie over de mate van habitatfragmentatie kunnen leveren omdat de kevers een lage dispersiegraad hebben (Rukke & Midtgaard, 1998). Deze gemakkelijk te determineren kevers kunnen wellicht een indicator zijn voor de verspreiding van andere weinig mobiele geleedpotigen in het bos. In Nederland is hierover nooit eerder informatie verzameld. Het bemonsteren en determineren van deze kevers kan op eenvoudige wijze worden uitgevoerd.
- Tijdens een recent Nederlands veldonderzoek (Moraal et al., 2005) zijn veel interacties met locatiegebonden factoren opgetreden. Terwijl in het ene bos de resultaten overeenkwamen met de verwachtingen, waren deze in een ander bos soms tegengesteld. Bij vervolgonderzoek wordt geadviseerd om met minder onderzoeksvariabelen en met meer herhalingen te werken. Op grond van de huidige resultaten verwachten we het meest van een onderzoek op verschillende locaties met één houtsoort en één verteringsstadium.
- Voor het beoordelen van de hoeveelheid dood hout in een bos als onderzoeksvariabele, dient vooraf dikte, lengte, houtsoort, verteringsstadium en expositie van het dode hout en de ruimtelijke verspreiding daarvan, voor een bepaalde oppervlakte gekwantificeerd te worden. De bosreservaten, waarvan in dit opzicht veel bekend is, zouden voor dit doel geschikt kunnen zijn.

Literatuur

Ammer, U., 1991. Konsequenzen aus den Ergebnissen der Totholzforchung für die forstliche Praxis. Forstwissenschaftliches Centralblatt 110 (2): 149-157.

Bücking, W., 1998. Faunistische Untersuchungen in Bannwäldern. Holzbewohnende Käfer, Laufkäfer und Vögel. Mitt. Forstl. Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg. Heft 203.

Butler, J., K. Alexander & T. Green, 2002. Decaying wood: an overview of its status and ecology in the United Kingdom and continental Europe. Proceedings of the symposium on the ecology and management of dead wood in western forests. Nov., 2-4, 1999, Reno. USDA report PSW-GTR-181.

Dorow, W.H.O. & G. Flechtner, 2000. Ergebnisse umfassender Faunenuntersuchungen in montanen Buchenwäldern auf Basalt und Buntsandstein in Hessen. Natur- und Umweltschutz-Akademie NRW (NUA) - Seminarbericht Band 4 (Buchennaturwald-Reservate - unsere Urwälder von morgen). 2. überarbeitete Auflage: 176-192.

- Ehnstrom, B., 2001. Leaving dead wood for insects in boreal forests - suggestions for the future. *Scandinavian Journal of Forest Research* (Suppl.3): 91-98.
- Grove, S.J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 1-23
- Haase, V., W. Topp & P. Zach, 1998. Eichen Totholz im Wirtschaftswald als Lebensraum für xylobionte Insekten. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 7 (3): 137-153.
- Hansson, L., 2001. Key habitats in Swedish managed forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* (Suppl.3): 52-61.
- Harz, B. & W. Topp, 1999. Totholz im Wirtschaftswald: eine Gefahrenquelle zur Massenvermehrung von Schadinsekten? *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 118 (5): 302-313.
- Hilt, M. & U. Ammer, 1994. Totholzbesiedelnde Käfer im Wirtschaftswald – Fichte und Eiche im Vergleich. *Forstw. Cbl.* 113, p. 245-255.
- Hövmeyer, K. & J. Schauermaun, 2003. Succession of Diptera on dead beech wood: A 10-year study. *Pedobiologia* 47: 61-75.
- Huijbregts, H., 2003. Beschermde kevers in Nederland (Coleoptera). *Faunistische Mededelingen* 19: 1-33.
- Johnson, M.L. & M.S. Gaines, 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 449-480.
- Jonsell, M, J. Weslien & B. Ehnstrom, 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7 (6): 749-764.
- Jonsell, M. & G. Nordlander, 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest-Ecology-and-Management* 157 (1/3): 101-118.
- Köhler, F., 1996. Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald. hrsg. Landesanstalt für Ökologie und Forsten/Landesamt für Agrarordnung NRW, LÖBF-Schriftenreihe, Band 6.
- Köhler, F., 2000. Totholzkäfer in Naturwaldzellen des nördlichen Rheinlandes; Hrsg. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung NRW, LÖBF-Schriftenreihe, Band 18.
- Komonen, A., 2001. Structure of insect communities inhabiting old-growth forest specialist bracket fungi. *Ecological Entomology* 26 (1): 63-75.

- Kouki, J., S. Lofman, P. Martikainen, S. Rouvinen & A. Uotila, 2001. Forest fragmentation in Fennoscandia: Linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. *Scandinavian Journal of Forest-Research Suppl.* (3): 27-37.
- Lindhe, A & A. Lindelow, 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 203 (1/3): 1-20.
- Lindhe, A, N. Asenblad & H.G. Toresson, 2004. Cut logs and high stumps of spruce, birch, aspen and oak - nine years of saproxylic fungi succession. *Biological Conservation*. 119 (4): 443-454
- Mabelis, A.A., 1983. De betekenis van dood hout voor ongewervelde dieren. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 2/3 1983, p. 78-85.
- Martikainen, P., 2001. Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological-Bulletins* 49: 205-218
- Mencke, N., 1995. Untersuchungen zur Sukzession xylobionter Käfer an Eichentotholz. *Mitteilungen-der-Deutschen-Gesellschaft-fur-Allgemeine-und-Angewandte-Entomologie* 10(1-6): 157-160.
- Moraal, L.G., J. Burgers, R.J.M. van Kats, D.R. Lammertsma & A.F.M. van Hees, 2000. De entomofauna van een beheerd bos vergeleken met een niet (meer) beheerd bos. *Vakblad Natuurbeheer* 39 (9): 142-147.
- Moraal, L.G., A.F.M. van Hees, G.F.P. Martakis, I.T.M. Jorritsma & G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, 2003a. Een karakterisering van bosbiotopen op basis van eigenschappen van geleedpotigen: resultaten van een enquête. *Alterra-rapport* 783. 72 pp.
- Moraal, L.G., J. Burgers & O. Vorst, 2003b. *Hylis foveicollis* (Coleoptera: Eucnemidae), een dood- houtkever nieuw voor de Nederlandse fauna. *Entomologische Berichten* 63 (2): 36-39.
- Moraal, L.G., G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, J. Burgers, W.J. Dimmers, D.R. Lammertsma, R.J.M. van Kats, G.F.P. Martakis, Th. Heijerman & J. Poutsma, 2005. Oriënterend onderzoek naar geleedpotigen in liggend dood hout van Zomereik en Grove den. Wageningen. *Alterra-rapport* 1101. 67 p.
- Nilssen, A.C., 1984. Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Annales Entomologici Fennici* 50 (2): 37-42.
- Pasinelli, K.S. & W. Suter, 2000. Lebensraum Totholz. *Merkblatt fur die Praxis* (33): 6

- Prooijen, G-J. van, 1999. Vleermuizen en boomveiligheid. *Tuin & Landschap* 5: 50-51.
- Ranius, T. 2001. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biological-Conservation* 103 (1): 85-91.
- Ranius, T. & J. Hedin, 2001. The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia* 126 (3): 363-370.
- Rukke, B. A. & F. Midtgaard, 1998. The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. *Ecography*-, 21(6): 561-572
- Schiegg, K., 2001. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *Forest Ecology and Management* 149 (1-3): 295-304.
- Schuck, A., 2005. Forest biodiversity indicators being developed. *EFI-news* 13 (1): 15.
- Schmitt, M., 1992. Buchen Totholz als Lebensraum für xylobionte Käfer. *Waldhygiene* 19: 97-191.
- Siepel, H., 1992. Bosgebonden fauna; een faunistische aanvulling op bosgemeenschappen. RIN-rapport 92/33, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Sippola, A. L., J. Siitonen & R. Kallio, 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian-Journal-of-Forest-Research* 13 (2): 204-214.
- Smith, K.W., 2000. Long term monitoring of great spotted woodpeckers and dead wood. *English Nature Science* 34: 63-70. tevens:
www.rspb.org.uk/birds/advice/woodpeckerdeadwood/
- Solbreck, C., 1980. Dispersal distances of migrating pine weevils, *Hylobius abietis*, Coleoptera: Curculionidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 28 (2): 123-131.
- Speight, M.C.D, 1989: Saproxylic invertebrates and their conservation. Strasbourg, Council of Europe, Nature and Environment Series 42: 1-79.
- Vaisanen, R., O. Bistrom & K. Heliovaara, 1993. Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiversity and Conservation* 2 (2): 95-113.
- Westerink, J., 2005. Als een boom valt in het bos. *Vakblad Natuur, Bos en Landschap* 2 (5): 14-15.

Winter, K., 1993. Untersuchungen über die xylobionte Käferfauna in Niedersächsischen Naturwäldern – ein Beitrag zur Naturwaldforschung. Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. 8: 437-439.

4 Dood hout en paddenstoelen

Mirjam T. Veerkamp

4.1 Doel en opzet hoofdstuk

Doel van het project is om aan de hand van literatuuronderzoek antwoorden te vinden op vragen uit de praktijk over de bijdrage van dood hout aan de biodiversiteit van het bos. Hiervoor is het van belang de natuurwaarde van verschillende houtfracties te kennen om een optimale bescherming te combineren met een minimaal economisch verlies. In dit hoofdstuk staan de paddenstoelen centraal.

Voordat zal worden ingegaan op habitatfactoren die van belang zijn voor de diversiteit van houtbewonende paddenstoelen (paragraaf 4.6) zal eerst enige achtergrondinformatie over paddenstoelen gegeven worden. In paragraaf 4.2 wordt de soortenrijkdom van de groep besproken. Daarna wordt voor een beter begrip van de verschillen in diversiteit ingegaan op de levenswijze en de daarmee gekoppelde functie van paddenstoelen in het bos (paragraaf 4.3). Bij de vraag naar meer dood hout in het bos is het van belang te weten in hoeverre paddenstoelen dat kunnen bereiken en zich er kunnen vestigen. Paragraaf 4.4 gaat daarom over de verspreiding en kolonisatie van paddenstoelen. Tenslotte wordt in paragraaf 4.5 in grote lijnen de ontwikkeling van de paddenstoelengemeenschap tijdens het verteringsproces van dood hout besproken.

Paragraaf 4.6.1 gaat in op de betekenis van verschillende kenmerken van dood hout voor de soortendiversiteit en de aanwezigheid van zeldzame soorten. Hier komen achtereenvolgens boomsoort, afbraakstadium, afmeting, doodsoorzaak, houtfractie en nog enkele zaken van mindere betekenis aan de orde. Dit onderdeel wordt afgesloten met een conclusie die van betekenis is voor het huidige beheer. In paragraaf 4.6.2 wordt gekeken naar de invloed van de locatie en de regio op de soortendiversiteit van het dode hout. Er wordt ingegaan op bostype, bodem, stikstofdepositie, microklimaat en hoeveelheid dood hout. Tenslotte komen boshistorie, bosfragmentatie, bosexploitatie en verlies aan continuïteit van dood hout aan de orde.

Paragraaf 4.7 gaat in op de functie van indicatorsoorten en wijst op een voorstel voor indicatorsoorten voor beukenbossen met een hoge natuurwaarde in Nederland en België.

Aan de hand van de gevonden resultaten worden puntsgewijs een aantal aanbevelingen voor het beheer geformuleerd (paragraaf 4.8) en suggesties voor verder onderzoek gedaan (paragraaf 4.9).

De nomenclatuur is gebaseerd op het overzicht van de paddenstoelen in Nederland (Arnolds e.a., 1995).

4.2 Soortendiversiteit in het Nederlandse bos

Paddenstoelen behoren tot het Rijk der Fungi (Schimmels; Eumycota), zij vormen een aparte groep naast dat van de dieren (Rijk der Animalia) en de planten (Rijk der Plantae).

Paddenstoelen worden tot de macrofungi gerekend, hetgeen wil zeggen dat ze macroscopisch waarneembare vruchtlichamen bezitten. In het algemeen wordt daarvoor een grens aangehouden van circa 1 mm. De omgrenzing van macrofungi ten opzichte van de microfungi is geheel kunstmatig. De taxonomische groepen die tot de macrofungi gerekend worden bestaan uit de basidiomyceten (steeltjeszwammen - sporen worden op steeltjes gevormd) en de ascomyceten (zakjeszwammen - sporen worden in zakjes gevormd). Tot de basidiomyceten behoren o.a. alle plaatjeszwammen en boleten, cantharellen, stekelzwammen, buisjeszwammen, knots- en koraalzwammen, alsmede de buikzwammen en trilzwammen. De groep van de ascomyceten omvat o.a. bekerzwammen, kluifzwammen, schijfzwammen en echte truffels. Roesten en branden, met vaak opvallende vruchtlichamen, worden tot de microfungi gerekend. Slijmzwammen (myxomyceten) die ook regelmatig door mycologen bestudeerd worden omdat ze zulke opvallende vruchtlichamen bezitten, behoren niet tot het Rijk der Fungi, ze zijn meer verwant aan sommige diergroepen (amoeben). Hoewel veel microfungi en slijmzwammen van hout afhankelijk zijn worden ze hier verder buiten beschouwing gelaten.

Volgens het Overzicht van Paddenstoelen in Nederland (Arnolds e.a., 1995) telt Nederland 3500 macrofungi, waarvan er 1014 soorten gebonden zijn aan hout (uitgezonderd paddenstoelen die in symbiose met bomen leven), dat is ruim 25% van het totale aantal soorten. Van deze 1014 soorten staan 70 soorten te boek als necrotrofe parasiet, dat wil zeggen dat ze na de dood van hun gastheer nog een tijd van het dode hout leven. Slechts een handvol soorten worden tot de biotrofe parasieten gerekend. De overige soorten zijn geheel afhankelijk van dood hout. Het aantal nieuw ontdekte soorten neemt nog jaarlijks toe. Momenteel (medio 2005) zijn er uit Nederland in totaal ruim 4500 macrofungi bekend. Ook in Zweden en Denemarken is een kwart van de soorten afhankelijk van dood hout. Siitonen (2001) geeft voor het bosrijke, boreale Finland 1500 houtbewonende macrofungi op, op een totaal aantal van 4000 tot 5000 soorten. Voor Denemarken worden vergelijkbare hoeveelheden opgegeven (Heilmann-Clausen, 2003). Hiermee is aangetoond dat dood hout een belangrijk substraat is voor de soortendiversiteit van bossen.

Van de 1014 houtbewonende soorten in Nederland komen 240 soorten strikt of bij voorkeur op naaldhout voor en 739 soorten op loofhout. Van 35 soorten is de substraatvoorkeur onbekend. Slechts 26 soorten hebben een voorkeur voor de uitheemse naaldbomen: *Abies*, *Picea*, *Larix* en *Pseudotsugae* (alle tellingen zijn gebaseerd op Arnolds e.a., 1995). Dat ligt deels aan het klimaat, maar ook worden de bomen hier eerder gekapt dan in hun natuurlijke milieu.

Ten opzichte van de andere functionele groepen (zie paragraaf 4.3) staan er relatief weinig houtsaprotrofe soorten op de rode lijst van bedreigde en kwetsbare

paddenstoelen in Nederland (Arnolds & Van Ommering, 1996). Dit is het gevolg van het feit dat dood hout als substraat in het Nederlandse bos de laatste decennia sterk is toegenomen. Veel, vooral algemeen voorkomende soorten, zijn om die reden zelfs toegenomen. Van de 295 houtbewonende soorten op de rode lijst is 10% uitgestorven, 11% ernstig bedreigd, 17% bedreigd, 46% gevoelig en 17% kwetsbaar. De bedreigde en zeldzame soorten komen in geheel verschillende biotopen voor, maar een belangrijke categorie vormen de paddenstoelen die uitsluitend of vooral op naaldhout groeien, stammen, stronken, kegels en takken. Ze worden verdrongen door soorten die op allerlei boomsoorten kunnen groeien. Voorbeelden zijn Ongesteelde krulzoom (*Paxillus panuoides*, bedreigd) en Oorlepelzwam (*Auriscalpium vulgare*, kwetsbaar). Ook van de groep zwakteparasieten op loofbomen, die vooral in parken, lanen en landgoederen groeien staan veel soorten op de rode lijst zoals de Eikenweerschijnzwam (*Inonotus dryadeus*, bedreigd), de Waslakzwam (*Ganoderma pfeifferi*, kwetsbaar) en de Pruikzwam (*Hericium erinaceus*, bedreigd). Een aantal soorten is gebonden aan afstervend en groot dood hout zoals staande en liggende stammen (bijvoorbeeld de Kammetjesstekelzwam (*Hericium coralloides*, bedreigd)). Veel soorten staan ook in andere Europese landen op rode lijsten en op de voorlopige Europese lijst (Ing, 1993).

Paddenstoelenonderzoek in de Nederlandse bosreservaten en buitenlandse referentiebossen laat zien dat de helft van het aantal waargenomen paddenstoelen in een bos aan hout is gebonden en dat percentage kan oplopen tot 70% indien er veel dood hout aanwezig is (Veerkamp, 2005). In dit onderzoek is wel minder aandacht besteedt aan kleine ascomyceten, die zowel op hout als daarbuiten voorkomen.

4.3 Functionele diversiteit

Naast houtbewonende paddenstoelen vormen mycorrhizapaddenstoelen en terrestrische saprotrofe paddenstoelen en in mindere mate soorten die gebonden zijn aan mossen, de belangrijkste groepen paddenstoelen in bos. De onderscheiden groepen hebben een verschillende levenswijze en vervullen daarmee ook een andere functie in bos. Mycorrhizasoorten leven in symbiose met bomen en struiken waarbij de boom de schimmel van suikers voorziet en de schimmel de boom van dienst is bij de opname van water en mineralen. De terrestrische saprotrofe soorten zorgen voor de afbraak van blad en ander strooisel op de bosbodem. Mycorrhizapaddenstoelen en terrestrische saprotrofe soorten kunnen, vooral in de late afbraakstadia, ook op hout voorkomen. De strikte houtbewonende soorten hebben twee verschillende functies. Een functie als pathogeen en een sleutelfunctie in de afbraak van dood hout en daarmee in de recycling van voedingsstoffen en koolstof.

Als pathogeen zijn paddenstoelen van belang voor het creëren van open plekken in het bos en daarmee voor het ontstaan van kiem- en groeiplaatsen van kruiden en bomen.

4.3.1 Parasieten en saprotrofe soorten

Paddenstoelen zijn de vruchtlichamen van het eigenlijke organisme dat, in het geval van houtbewonende soorten als schimmeldraden in het hout aanwezig is. In tegenstelling tot mossen en vaatplanten zijn paddenstoelen heterotrofe organismen, dat wil zeggen dat zij hun koolstof van andere organismen moeten betrekken. De belangrijkste koolstofbronnen zijn cellulose en/of lignine. Paddenstoelen hebben voor het verkrijgen van energierijke verbindingen geen licht nodig.

Saprotrofe soorten leven van de afbraak van dood organisch materiaal. Parasieten groeien daarentegen in levend weefsel van planten en kunnen het afsterven van de gastheer of delen ervan tot gevolg hebben (foto 1). Parasieten kunnen geen dood organisme koloniseren, wel kunnen veel soorten nog jarenlang saprotroof voortleven nadat het organisme is afgestorven (necrotrofe parasieten, foto 2). De meeste parasieten zijn zwakteparasieten. De scheiding tussen saprotrofe soorten en parasieten is bij houtpaddenstoelen vaak moeilijk te trekken. Zo parasiteert de Witte bultzwam (*Trametes gibbosa*) gedeeltelijk op het mycelium van de Grijze gaatjeszwam (*Bjerkandera adusta*) een andere houtverteerder. De meeste parasieten zijn zwakteparasieten, dat wil zeggen dat ze in de regel geen gezonde bomen kunnen aantasten.



Foto 1. Platte tonderzwam (*Ganoderma lipsiense*), een in Nederland algemeen voorkomende zwakteparasiet van loofbomen waaronder beuk. (foto: Dassenberg, 2001; M.T. Veerkamp)

Het afbraakproces van strooisel en hout vertoont grote gelijkenis, toch blijken strooisel en hout door verschillende soorten paddenstoelen te worden afgebroken.

Sommige strooiselsaprotrofe soorten kunnen wel dunne takjes aan, maar geen volumineuze houtresten. Dit wordt veroorzaakt doordat hout voor de meeste soorten paddenstoelen te extreem is. De slechte aëratie met als gevolg een hoge koolzuurconcentratie en een ophoping van vluchtige stoffen worden als belangrijke oorzaken gezien. Bovendien is hout zeer arm aan voedingsstoffen, waardoor soorten zeer efficiënt met hun voedingsstoffen moeten omgaan.



Foto 2. Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*), leeft na het afsterven van de boom saprotroof verder. (foto: Speulderbos bij Drie, 2001; M.T. Veerkamp)

4.3.2 Witrot en bruinrot

Hout bestaat voor het grootste gedeelte uit cellulose en lignine. Eenvoudige koolstofverbindingen komen slechts beperkt voor. De cellulose in hout is gekoppeld aan lignineketens in een complexe driedimensionale structuur. Alleen de afbraak van cellulose levert energie op. Cellulose kan alleen afgebroken worden door paddenstoelen die in staat zijn lignine te verwijderen. Er worden twee soorten houtafbraak onderscheiden: bruinrot en witrot. Bij bruinrot wordt de cellulose toegankelijk gemaakt doordat de schimmel de lignine modificeert, waarbij de lignine zelf niet wordt afgebroken. Het hout dat op deze manier is aangetast heeft een brokkelige, droge structuur en een bruine kleur (foto 3). Bij witrot daarentegen breken de schimmels zowel cellulose als lignine af. Het hout krijgt hierdoor een draderig, vezelige, vochtige structuur, die sterk verbleekt is door de afbraak van lignine. Het type houtafbraak is soortspecifiek. De meeste bruinrotters komen op naaldhout voor. In de beheerde Nederlandse bossen zijn de meeste soorten witrotters. In natuurlijke bossen met zwaar dood hout neemt het aantal bruinrotters toe. Veel polyporen (houtzwammen met een sporenvormend oppervlak dat uitmond in grote of kleine poriën) van het bruinrot type hebben namelijk een grote hoeveelheid kernhout nodig (Käärik, 1983). Voorbeelden van bruinrotters zijn: Zwavelzwam (*Laetiporus sulphureus*), Biefstukzwam (*Fistulina hepatica*) en Berkenzwam

(*Piptoporus betulinus*), terwijl Elfenbankje (*Trametes versicolor*), Tonderzwam (*Fomes fomentarius*) en Gewone zwavelkop (*Psilocybe fascicularis*) tot de witrotters behoren.



Foto 3. Hout dat door een bruinrotter is aangetast heeft een brokkelige structuur en een bruine kleur. (foto: M.T. Veerkamp)

Overige functies

Vele houtpaddenstoelen vormen een belangrijk substraat voor de larven van veel zeldzame en bedreigde insecten.

4.4 Verspreiding en vestiging van paddenstoelen

Dood hout vormt een tijdelijk substraat voor paddenstoelen, omdat het door diezelfde paddenstoelen langzamerhand helemaal verteerd wordt. Als het hout ongeschikt wordt voor een soort moet die zich van de oude groeiplaats kunnen verspreiden naar een nieuwe geschikte plek. Vervolgens moet de soort zich op die nieuwe plek gaan vestigen na kieming, en vorming van een mycelium dat voldoende competitief vermogen heeft om een plaats binnen de andere schimmels in te nemen. Om de cyclus te voltooien moet dat mycelium kunnen zorgen voor de vorming van vruchtlichamen. Elke fase in deze ontwikkeling heeft zijn knelpunten die voor een deel nog onbegrepen zijn.

Houtbewonende paddenstoelen zijn voor hun verspreiding bijna volledig afhankelijk van sporen die in vruchtlichamen gevormd worden. Een afname in vruchtlichamen betekent een afname in dispersiemogelijkheid. De sporen zijn klein en licht en worden makkelijk via de lucht verspreid. Voor enkele soorten waaronder de Grote stinkzwam (*Phallus impudicus*) is bekend dat insecten een rol spelen bij de regionale verspreiding (Rayner & Boddy, 1988). Op lokale schaal vindt ook vegetatieve verspreiding plaats via myceliumstrengen (strengen van schimmeldraden),

rhizomorfen (goed te zien bij Honingzwammen) en arthropoden (mijten en collembolen).

Sporen worden in grote hoeveelheden gevormd, alleen wel in een beperkte tijd. Paddenstoelen kunnen zich potentieel makkelijk over grote afstanden verspreiden. Dit blijkt bijvoorbeeld uit het voorkomen van specifieke brandplekpaddenstoelen, die wel zeer afhankelijk zijn van een heel tijdelijk en verspreid substraat. De meeste sporen vallen in de onmiddellijke nabijheid van de vruchtlichamen (Nordén & Larsson, 2000) en heel klein percentage komt verder. Voor veel soorten, inclusief bedreigde houtbewonende soorten, is een verspreiding van sporen over grote afstanden (300 km) aangetoond (bijvoorbeeld Hallenberg, 1995, Stendlid & Gustafsson, 2001). Wel laten experimenten met het opvangen van sporen in Zweden (Gustafsson, 2002 aangehaald in Heilmann-Clausen 2003) een zeer sterke daling van de sporenregen van zeldzame houtbewonende soorten zien langs de noord-zuidas van Zweden. Het noorden vertegenwoordigt een bosrijk gebied met tot in recente tijd weinig bosexploitatie en veel dood hout, terwijl in Zuid-Zweden de bossen meer fragmentair ontwikkeld zijn en een lange en intensieve geschiedenis van bosexploitatie kennen.

In overeenstemming met de potentiële sporenverspreiding over grote afstanden is bij algemeen voorkomende houtpaddenstoelen geen grote genetische differentiatie gevonden tussen verschillende populaties (Stendlid & Gustafsson, 2001). Er vindt voldoende uitwisseling van genen plaats. Populatiestudies van zeldzame soorten hebben aangetoond dat de verspreiding van deze soorten wel aan beperkingen onderhevig kan zijn. Zo is een beperkte genenuitwisseling tussen populaties van de zeldzame Grote raspzwam (*Steccherinum robustius*) over afstanden van 300-600 km in Zweden aangetoond (Nordén, 2000). In Zuid Zweden is bij kleine geïsoleerde populaties van Roze sparrenhoutzwam (*Fomitopsis rosea*), een zeldzame soort van oude bossen, een verminderde vitaliteit en een genetische reductie vastgesteld als gevolg van inteelt (Högborg & Stendlid, 1999; Stendlid & Gustafsson, 2001).

De volgende fase in de verspreiding van paddenstoelen betreft de vestiging op een geschikte locatie. Sporen bezitten geen mechanisme om een geschikte plek uit te zoeken, dus waar een spore terecht komt is puur een kwestie van toeval. Bovendien zijn er voor de meeste basidiomyceten twee sporen nodig voor het ontwikkelen van een diploid mycelium, dat vruchtlichamen kan vormen. Over de processen die bij de vestiging van zeldzame soorten een rol spelen is nog heel weinig bekend. De meeste houtpaddenstoelen inclusief zeldzame soorten kiemen onder laboratorium-omstandigheden heel makkelijk op agar en blijken een goed competitief vermogen te hebben. Waarschijnlijk komen de goede condities voor de vestiging van zeldzame soorten heel weinig voor (Heilmann-Clausen, 2003) hetgeen een verklaring kan vormen voor de zeldzaamheid en afname van veel houtbewonende soorten..

Als een soort zich heeft gevestigd op een locatie, kan die zich daar alleen duurzaam een plaats verwerven als er in ruimte en tijd voldoende, geschikt vestigingssubstraat aanwezig is. Voor de zeldzame soorten in Nederland is dit een van de belangrijkste beperkende factoren.

4.5 De ontwikkeling van een paddenstoelengemeenschap tijdens het proces van staande levende boom tot molm

Na het afsterven van de boom verloopt de afbraak van dood hout in verschillende stadia en kan in totaal tientallen jaren duren afhankelijk van de boomsoort, dikte van de boom en de locatie. Tijdens de afbraak treden grote veranderingen op in de paddenstoelengemeenschap.

Hieronder wordt in grote lijnen de ontwikkeling van de paddenstoelengemeenschap van verterende bomen besproken. De tekst is voor een groot deel ontleent aan Boddy (2001) en Heilmann-Clausen (2001, 2003) en geldt vooral voor loofbomen.

Oude levende bomen worden gekoloniseerd door parasieten of sneuvelen door windval. Pathogene schimmels zijn meestal kernhoutrotters of soorten die latent aanwezig zijn. Deze laatste noemen we 'latente invaders'. Kernhoutpaddenstoelen kunnen zich via wortels en wonden in levende bomen vestigen waar zij uitgebreide rot (bruinrot of witrot) in het kernhout van de staande boom veroorzaken. Veel soorten tasten niet alleen het dode kernhout aan, maar kunnen vandaar ook doordringen in het levende spinhout. Afhankelijk van de positie van de infectie spreken we van wortelrot, stamvoetrot en stamrot. De meeste kernhoutrotters zijn basidiomyceten waaronder veel polyporen (gaatjeszwammen). Vele soorten zijn boomspecifiek en zeldzaam en staan overal in Europa op rode lijsten. Ze staan bekend als stress-tolerante soorten omdat ze zich moeten ontwikkelen onder moeilijke chemische omstandigheden.

'Latente invaders' kunnen zich in het levende spinhout vestigen. Sommige kunnen als endofyt groeien in het levende spinhout andere zijn als latente propagulen (mycelium, sporen) in de levende cellen aanwezig. Ze worden pas geactiveerd op het moment dat het vochtgehalte van de bezette cel bijvoorbeeld na afsterven van de boom sterk afneemt. Binnen korte tijd na het afsterven van de boom kunnen ze massaal vruchtlichamen vormen, het gaat vaak om boomspecifieke soorten. De meeste 'latente invaders' behoren tot de ascomyceten (Roestbruine kogelzwam (*Hypoxylon fragiforme*), Stekelige korstkogelzwam (*Eutypa spinosa*, foto 4), maar ook enkele basidiomyceten behoren tot deze groep zoals Schorsbreker (*Vuillemania comedens*) en Eikenbloedzwam (*Stereum gausapatum*) (Boddy, 2001). De latente aanwezigheid van dergelijke soorten kan gezien worden als een strategie om snel mycelium te kunnen vormen na het afsterven van de boom.



Foto 4. Stekelige kogelkorstzwam (*Eutypa spinosa*) op beuk. (foto: Speulderbos, 2001; M.T. Veerkamp)

Na het afsterven van de boom kunnen paddenstoelen die kernhoutrot veroorzaken en vele 'latente invaders' nog jaren op het dode hout voortleven. Ze functioneren dan als primaire houtafbrekers. De meeste andere houtbewonende soorten kunnen zich pas in het dode hout vestigen na het afsterven van de boom. Op onbezette plekken vestigen zich weinig gespecialiseerde opportunisten, zoals Waaiertje (*Schizophyllum commune*), Donzige korstzwam (*Cylindrobasidium laeve*), Schorszwammen (*Peniophora* ssp), en zijn dus eveneens primaire verteerders. Kernhoutrotters, 'latente invaders' en opportunisten vertonen een optimum in de vroege verteringsstadia. De meeste soorten zullen zich echter een plaats moeten veroveren tussen de reeds aanwezige kernhoutfungi en 'latente invaders'. Deze secundaire verteerders kunnen als spore of als mycelium arriveren. In deze fase van de afbraak treffen we Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*), Grijze buisjeszwam (*Bjerkandera adusta*), Ruig elfenbankje (*Trametes hirsuta*, op plaatsen met droogtestress), Gele korstzwam (*Stereum hirsutum*) en Winterhoutzwam (*Polyporus brumalis*). Alle genoemde soorten zijn witrotters. De paddenstoelengemeenschap verandert van een open gemeenschapsstructuur met veel onbezet hout in de eerste afbraakfase naar een gesloten gemeenschapsstructuur, waarin soorten zich alleen kunnen vestigen als ze voldoende concurrentiekracht hebben om reeds gevestigde soorten te vervangen. Soorten proberen hun positie kost wat het kost te handhaven waarbij gebruik gemaakt wordt van chemische oorlogvoering, uitdroging, inkapseling en parasitisme. De secundaire verteerders worden op hun beurt vervangen door de zeer concurrentiekrachtige myceliumstreng-vormende basidiomyceten zoals Gewone zwavelkop (*Psilocybe fascicularis*), Breedplaatstreephoed (*Megacolhybia platyphylla*), Rechte koraalzwam (*Ramaria stricta*), Parelstuifzwam (*Lycoperdon perlatum*) en Peervormige stuifzwam (*L. pyriforme*), Grote stinkzwam (*Phallus impudicus*) en Kleine stinkzwam (*Mutinus caninus*). Koordvormende schimmels spelen een belangrijke rol in de herverdeling van voedingsstoffen in de bodem.

Tegelijk met het afbraakproces verandert ook de kwaliteit van het hout, het krijgt een meer open structuur, met gaten. In het laatste afbraakstadium, voordat het hout in molm is veranderd, verschijnen plaatjeszwammen uit de geslachten *mycena* (*Mycena*), franjehoed (*Psathyrella*) en hertenzwam (*Pluteus*). In dit stadium van de vertering zien we ook een optimum van met mossen geassocieerde paddenstoelen, terrestrische saprotrofe soorten en mycorrhizasoorten. Een aantal mycorrhizapaddenstoelen heeft zelf de beschikking over enzymen die hout kunnen verteren. Andere soorten kunnen nutriënten van de saprotrofe soorten opnemen en doorgeven aan de boom, waarmee de cyclus rond is.

Concluderend kunnen we stellen dat de soortensamenstelling in de latere afbraakstadia afhangt van de samenstelling in de vorige stadia, omdat fungi het substraat op een specifieke manier veranderen.

Bovenstaand schema en de gegeven voorbeelden van de soorten is gebaseerd op de afbraak van loofhout. Het principe geldt ook voor naaldbomen, alleen voor de aanwezigheid van latente soorten bij naaldbomen ontbreekt grotendeels het bewijs (Boddy, 2001).

4.6 Habitatfactoren van belang voor de soortensamenstelling en diversiteit van paddenstoelen op dood hout

De rijkdom van een bos(opstand) aan houtpaddenstoelen hangt naast de hoeveelheid dood hout af van vele andere factoren. Voor de aanwezigheid van soorten zijn allereerst kenmerken van het dode hout zelf van belang waaronder boomsoort, afbraakstadium, afmeting, houttype (staand, liggend, stam, tak, stobbe etc.) en doodsoorzaak (windworp, geïnfecteerd). Ook de milieucondities van de locatie, zoals microklimaat, bodemvocht en voedselrijkdom, zijn van invloed op de samenstelling van de houtzwammenflora. Van groot belang voor de soortensamenstelling zijn ook de boshistorie met name het huidige en voormalige beheer in verband met de continuïteit in ruimte en tijd van het aanwezige dode hout. Verder is de kwaliteit (in tijd en ruimte) van de regio van belang. In de subparagrafen 4.6.1 en 4.6.2 zullen de verschillende onderdelen uitgebreid belicht worden.

Behoud en verhogen van biodiversiteit mag niet enkel alleen gericht zijn op simpel soortenrijkdom. Strategieën ter bevordering van het soortenaantal op een locatie zijn vaak niet voldoende voor het behouden en verkrijgen van zeldzame soorten. De meer algemene soorten zullen zich wel handhaven ook als er weinig maatregelen worden genomen (Heilmann-Clausen & Christensen, 2005). In dit hoofdstuk wordt daarom naast soortenrijkdom ook aandacht besteed aan succesvolle situaties voor zeldzame soorten.

4.6.1 Soortendiversiteit in relatie met kenmerken van het dode hout

Betekenis van boomsoort

Op verschillende boomsoorten vindt men deels verschillende soorten houtpaddenstoelen. Veel houtpaddenstoelen vertonen een duidelijke voorkeur voor een bepaalde gastheer (Jahn, 1979, Ryvarden & Gilbertson, 1994, Keizer & Arnolds, 1990, Heilmann-Clausen, 2003). Dit is het gevolg van een verschil in chemische en structurele eigenschappen van het hout bijvoorbeeld pH, aanwezigheid antibiotica en houtmorfologie (Rayner & Boddy, 1988). Daarnaast spelen interacties tussen levende bomen en schimmels, die in staat zijn het levende spinhout van de gastheer binnen te dringen, een rol. Heilmann-Clausen (2003) laat zien dat zeven verschillende boomsoorten in een loofbos in Denemarken alle specifieke en selectieve soorten herbergen. Het grootste aantal soortspecifieke soorten is aangetroffen op zomereik en wordt in verband gebracht met het hoge tannine gehalte van deze boom. De hoge aantallen specifieke en selectieve soorten bij linde en beuk worden vooral aangetroffen bij de polyporen, die kernhoutrot veroorzaken, en pyrenomyceten, een groep paddenstoelen met veel endofyten. Dit wijst op interacties van soortspecifieke paddenstoelen met levende bomen.

Ordinaties van de houtbewonende soorten in Nederlandse bosreservaten tonen een duidelijke scheiding aan tussen de houtpaddenstoelen van echte naaldbosopstanden en van loofbossen (Veerkamp, 1992, 2005).

Bosbeheer dat gericht is op de ontwikkeling van gemengde opstanden met inheemse bomen waarborgt ook een grotere schimmeldiversiteit als van deze soorten tenminste ook dood hout aanwezig is.

Betekenis van afbraakstadium

In paragraaf 4.5 is reeds aangegeven dat bij verschillende afbraakstadia andere soorten betrokken zijn. Soorten van late successiestadia zijn afhankelijk van hun voorgangers. Soms zelfs heel direct. Niemelä e.a. (1995) vermelden een twintigtal soorten, waaronder vooral polyporen, die alleen maar kunnen voorkomen als op de boom daarvoor bepaalde voorgangers aanwezig waren.

Het afbraakstadium is de belangrijkste factor die de soortensamenstelling van dood hout bepaald (o.a. Ódor e.a., 2004, Veerkamp, 2003). Het optimum in soortenrijkdom wordt bereikt in intermediare tot late afbraakstadia en dit geldt zowel voor loofbomen als voor coniferen (Lange, 1992; Renvall, 1995; Heilmann-Clausen & Christensen, 2003, 2005). Het aantal niches neemt toe met de afbraak (Renvall, 1995). Sommige stukken van de stam verteren snel, terwijl andere delen nog weinig verteerd zijn. Hierdoor komen soorten kenmerkend voor verschillende afbraakstadia op één stam voor. Ook door de toegenomen activiteiten van de fauna stijgt het aantal niches.

Zeldzame soorten en soorten van de rode lijsten worden vooral gevonden op latere verteringsstadia en komen weinig voor op vers dood hout. Dit geldt voor beuken

(Heilmann-Claussen & Christensen, 2005), maar ook voor naalddhout (Renvall, 1995; Kruys et al, 1999; Sippola and Renvall, 1999).

Betekenis van afmeting (diameter, oppervlakte en volume)

Verteringsstadium en volume gelden als de belangrijkste variabelen voor soortenrijkdom en het voorkomen van bijzondere soorten zoals soorten van de rode lijst (Bader e.a., 1995; Renvall, 1995; Høiland & Bendiksen, 1996; Lindblad, 1998; Kruys e.a., 1999; Heilmann-Clausen & Christensen, 2003, 2005). Factoren als mosbedekking, bodemvocht en boomtype hebben slechts complementaire invloeden (Heilmann-Clausen & Christensen, 2005) .

Soortenaantallen per boom zijn sterk gecorreleerd met boomgrootte variabelen, zoals diameter, oppervlakte en volume (Bader e.a., 1995; Renvall, 1995, Heilmann-Clausen & Christensen, 2003, 2004). Het aantal soorten op een boom neemt toe met de grootte. Een niet verrassende conclusie omdat een grote boom eenvoudigweg meer ruimte heeft voor soorten. Het aantal kan oplopen tot tientallen soorten paddenstoelen per boom. Zo zijn op een dode beuk met een diameter van 73 cm op borsthoogte, bestaande uit een staand deel, een liggende deel en een kroon op de Veluwe bij Drie, tijdens drie bezoeken gedurende twee jaar, 44 soorten waargenomen (niet gepubliceerde gegevens Natman-onderzoek). Dikke bomen zijn waardevoller voor de diversiteit van paddenstoelen dan dunne bomen als individuele bomen worden vergeleken.

Nader onderzoek naar het belang van verschillende houtfracties voor de biodiversiteit laat zien dat de basis waarop je de soortenrijkdom vergelijkt van grote invloed is. Onderzoek m.b.v. 'rarefactie' curven (Kruys & Johnsson, 1999; Heilmann-Clausen & Christensen, 2004; Nordén e.a., 2004) gebaseerd op houtvolume tonen aan dat dunne bomen en takken per volume-eenheid meer soorten huisvesten dan dikke bomen en stammen. Curven gebaseerd op oppervlakten vertonen een lichte afname in soortendichtheid met toenemende grootte. Dit is het gevolg van twee factoren. Ten eerste: hout van kleine afmeting heeft een groter oppervlakte per volume eenheid en dus meer ruimte voor vruchtlichamen dan hout van dikke stammen. Ten tweede: een selectie dunne bomen bestaat uit meer afzonderlijke units dan een vergelijkbaar volume dik hout. Meer units betekent meer variatie in milieucondities (bodemomstandigheden, microklimaat) en meer kans op verschillende infecties.

Voor de aanwezigheid van bijzondere soorten zijn de onderzoeksresultaten naar het effect van dimensies van dood hout niet eenduidig. Onderzoeken in boreale bossen in Scandinavië wijzen op de cruciale rol van dikke stammen voor zeldzame soorten (Bader et al, 1995; Renvall, 1995; Høiland & Bendiksen, 1996; Kruys et al., 1999; Sippola & Renvall, 1999). Grotere stammen zouden meer stabiele microklimatologische omstandigheden leveren voor gespecialiseerde soorten (Bader e.a., 1995; Stokland & Kaserud, 2004). Een langzamere vertering van dikke stammen levert daarnaast langere vestings- en groeikansen voor zeldzame, gespecialiseerde soorten op (Renvall, 1995). Ook zouden dunnere stammen te weinig voedsel kunnen bevatten in vergelijking met dikke stammen (Stokland & Kaserud, 2004).

Heilmann-Claussen & Christensen (2004, 2005) vinden bij hun onderzoek naar beuken echter geen verschil in overall patroon in voorkomen over dikteklassen tussen soorten van de Deense rode lijst en de overige soorten. Wel vinden ze op stammen met een diameter van 20-50 cm minder rode-lijstsoorten dan op dikkere bomen en de meerderheid van de rode-lijstsoorten wordt gevonden op stammen dikker dan 70 cm. (NB: welke houtpaddenstoelen op rode lijsten staan verschilt per land. Veel houtsoorten van de Deense rode lijst komen bij ons niet voor, mede door het ontbreken van oud, (nagenoeg) ongestoord bos). Heilmann-Clausen & Christensen (2004) wijzen op het grote belang van oude dikke bomen in relatie met het voorkomen van specialistische paddenstoelen die kernrot veroorzaken. De infectiekans met deze soorten neemt toe met de tijd en sommige wondtypen met geassocieerde fungi blijken dan ook alleen voor te komen in oude of dikke bomen (Heilmann-Clausen & Christensen, 2004). Deze paddenstoelen openen verteringswegen die gespecialiseerde opvolgers bevoordelen. In beukenbossen in Denemarken is *Ischnoderma resinosum* (foto 5) zo'n soort. In Nederland is deze soort nog niet waargenomen. Voor veel saprotrofe soorten van de rode lijst is de dikte van de boom van ondergeschikte betekenis (en dit geldt ook voor Nederland) en de zeldzaamheid van deze soorten is niet zozeer een gevolg van het ontbreken van dikke bomen, maar van het ontbreken van alle typen groot dood hout in het huidige landschap.



Foto 5. *Ischnoderma resinosum* op een dode beukenzwam in Zuid-Zweden. (foto: 2004, M.T. Veerkamp)

Bomen met meer vorken hebben meer soorten en meer bijzondere soorten omdat ze een grotere cumulatieve stamlengte en een groter oppervlak hebben dan bomen zonder vorken (Heilmann-Clausen & Christensen, 2003).

Betekenis van doodsoorzaak (initiators van successiewegen)

Heilmann-Claussen & Christensen (2003, 2005) wijzen op het verband tussen het voorkomen van rode-lijstsoorten en het voorkomen van minder algemene primaire verteerders zoals Platte tonderzwam (*Ganoderma lipsiense*), *Ischnoderma resinosum* (foto 5)

en Houtknotszwam (*Xylaria polymorpha*). Ze vinden namelijk soorten van de rode lijst vaker op afgebroken beukenstammen vooral op stammen die net boven de wortels afgebroken zijn. Hetgeen indiceert dat tenminste een aantal soorten van late verteringsstadia van de rode lijst een voorkeur hebben voor hout dat is aangetast door niet algemeen voorkomende primaire verteerders (NB in Nederland komen Platte tonderzwam en Houtknotszwam wel algemeen voor). Zij wijzen op de rol van paddenstoelen die kernhoutrot veroorzaken en wel speciaal op soorten van stamvoetrot.

Eerder al vestigde Renvall (1995) de aandacht op verschillen in soortensamenstelling van coniferenstammen als gevolg van verschillende successiewegen die zijn geïnitieerd door één of meer primaire afbrekers. Bovenstaande betekent dat een grote diversiteit van primaire verteerders van belang is voor het verkrijgen en behouden van zeldzame soorten. Paddenstoelen die kernrot veroorzaken ontbreken nagenoeg in beheerde bossen waardoor deze bossen een beperkte waarde hebben voor de biodiversiteit van dood hout..

Betekenis van houtfractie (type)

De belangrijkste grote dood-houtfracties zijn staande dode stammen of stamdelen, stobben en liggende stammen en takken dikker dan 10 cm. De takken zijn per volume-eenheid het rijkst aan soorten, terwijl staande stammen het armst zijn. In de takfractie is het aantal verschillende habitats groter dan in de meer uniforme, liggende stammen. De condities binnen staande stammen zijn stressvoller doordat ze sterk uitdrogen tijdens een droge periode. Daarnaast komen staande stammen niet in verder verteerde stadia voor. Heilmann-Clausen en Christensen (2004) wijzen wel op het voorkomen van bijzondere schimmelgemeenschappen op gevallen staande stammen die reeds gedeeltelijk verteerd zijn, die verschillen van die van takken en liggende stammen. Ook Renvall (1995) vindt lage aantallen soorten op staande dode dennen, maar na het vallen verloopt de successie totaal anders dan op een stam die na windworp is omgegaan.

De soortensamenstelling van (kunstmatige) houtstobben van loofbomen zijn voor midden Europa uitgebreid beschreven door Kreisel (1961), Ricek (1967-1968), Jahn (1968), Runge (1975, 1980) en Andersson (1995). Ook op stobben worden verschillende fasen in de afbraak met kenmerkende soorten onderscheiden: startfase, optimale fase en eindfase. Er zijn zelfs paddenstoelengemeenschappen op beukenstobben beschreven waarbij het *Trametetum gibbosae* op beschaduwde plaatsen in het bos voorkomt en het *Trametetum hirsutae* op kaalslagen en open zonnige plaatsen.

Betekenis van mosbedekking

Heilmann-Claussen & Christensen (2005) vinden een positieve relatie tussen de mosbedekking van dood hout en het totale aantal soorten. Dit is geen oorzakelijk verband, maar een vochtig microklimaat zal zowel mosgroei als de groei en vestiging van schimmels bevorderen.

Betekenis van contact van het dode hout met de bodem

Meer contact van het dode hout met de bodem betekent meer kansen voor bodembewoners om het hout binnen te dringen. Daarnaast kan contact met de bodem beschouwd worden als een indirecte variabele voor een verschil in microklimaat. Stammen met een groot contact met de grond zijn goed gebufferd tegen fluctuaties in temperatuur en vocht vergeleken bij stammen die minder contact met de grond maken (Heilmann-Clausen & Christensen, 2003). Zie verder onder microklimaat.

Conclusies voor het bosbeheer in de praktijk

De diversiteit van houtpaddenstoelen in bossen kan flink verhoogd en beschermd worden door meer groot dood hout te laten liggen voor natuurlijke afbraak. Omdat hout ook een economische waarde vertegenwoordigt kan de diversiteit van dood-houtorganismen het beste in natuurbossen gewaarborgd worden. Plekken met groot dood hout in beheerde bossen kunnen echter als belangrijke 'stepping-stones' functioneren tussen bosreservaten.

De soortenrijkdom en soortensamenstelling van een stuk hout is afhankelijk van de grootte, de boomsoort en de fractie van de boom. Daarom zijn aanbevelingen voor beheer van biodiversiteit in de vorm van het aantal stuks dood hout alleen, niet toereikend genoeg. Er kan het beste dood hout van allerlei grootten en fracties en van meer boomsoorten aangeboden worden.

Naast dikke bomen (belangrijk voor bijzondere soorten) blijken ook takken en dunne bomen van betekenis te zijn voor de soortendiversiteit van houtpaddenstoelen. Takken en dunne stammen hebben zelfs een grotere dichtheid aan soorten per volume eenheid dan dikke stammen (Kruys & Johnsson, 1999; Norden e.a., 2004; Heilmann-Clausen & Christensen, 2004). Het achterlaten van dunnere bomen en takken in een beheerd bos voor een natuurlijke vertering lijkt een goedkope manier om de natuurwaarde van beheerde bossen flink op te krikken. Er zijn in verband hiermee echter enkele punten die aandacht vragen. (1) Kleinere dood-houtfracties verteren sneller en zijn daarom maar een kortere periode geschikt voor houtbewonende organismen. Dun hout leidt zodoende snel tot het doorbreken van de continuïteit van de aanwezigheid van alle verteringsstadia, hetgeen negatieve consequenties heeft voor soorten die lokaal een stabiel habitat in de tijd vereisen. Het achterlaten van kleine dimensies dood hout is in die zin dus onpraktisch. (2) Studies naar houtpaddenstoelen worden meestal in natuurbossen verricht en het is te verwachten dat fracties klein dood hout daar waardevoller zijn voor de biodiversiteit dan in beheerde bossen, waar de algemenere soorten overheersen. De waarde van klein dood hout in een omgeving met weinig natuurlijk bos zoals in Nederland het geval is, wordt daarom waarschijnlijk overschat. (3) Er zijn veel soorten die gebonden zijn aan bepaalde habitats en dat hoeft niet tot uitdrukking te komen bij studies waarbij alleen soortenaantallen worden vergeleken (Heilmann-Clausen & Christensen, 2004). (4) Indien alleen takken en dunne stammen van jonge bomen ter vertering worden aangeboden, krijgen soorten die kernhoutrot veroorzaken en de soorten van latere verteringsstadia die van deze initiators van dood hout afhankelijk zijn, geen kans.

De lokale paddenstoelendiversiteit kan misschien het meest efficiënt en goedkoop worden verhoogd door het achterlaten van dood hout met kleine afmetingen, maar met Heilmann-Clausen & Christensen (2004) ben ik van mening dat de biodiversiteit van beheerde bossen erbij gebaat is dat hele bomen, liefst met een grotere dimensie ter vertering worden aangeboden. Een hele boom, dus inclusief staande en liggende stammen en takken bevat een volledige natuurlijke range houthabitats en is daardoor belangrijker voor het in stand houden van alle functionele soortengroepen dan een gelijk volume aan klein dood hout.

Omdat een lange infectiegeschiedenis cruciaal is voor het vestigen van specialistische soorten die kernhoutrot veroorzaken, is het beter bomen van hoge leeftijd die op een natuurlijke manier zijn afgestorven voor vertering te selecteren dan gezonde bomen die kunstmatig of door windworp zijn geveld. In dit verband kan men denken aan het selecteren van enkele slecht groeiende en misvormde bomen, omdat deze bomen grote potenties hebben voor het vergroten en restaureren van de diversiteit van houtbewonende soorten, indien ze hun maximale leeftijd mogen bereiken en na hun dood volledig mogen verteren. Daarnaast kan men het beste bomen selecteren die door verschillende paddenstoelen, die kernhoutrot veroorzaken, zijn aangetast.

4.6.2 Soortendiversiteit in relatie met locatie en regio

Betekenis van het bostype en bodem

Onderzoek naar paddenstoelen in de Nederlandse bosreservaten laten een verschil in soortenrijkdom zien per bostype (Veerkamp, 2005). De naaldbossen op voedselarme bodem zijn het armst aan houtbewonende soorten (van 21 tot 59 soorten, gemiddeld 36,5) soorten, terwijl vochtige, voedselrijke bossen langs beken en rivieren het rijkst aan houtbewonende soorten zijn (van 76-109, gemiddeld 95,3). De verschillen per bostype zijn niet alleen het gevolg van verschillen in boomsoort, bodem en vochthuishouding, maar worden ook veroorzaakt door een verschillend beheer in het verleden, waardoor er in het ene bos meer dood hout aanwezig is dan in het andere.

Al eerder is ingegaan op de invloed van de boomsoort op de soortensamenstelling, maar ook de voedselrijkdom, in de betekenis van basenrijkdom, heeft veel invloed. Veel soorten uit de geslachten *mycena* (*Mycena*) en *hertenzwam* (*Pluteus*) hebben een voorkeur voor hout op (kalk)rijkere bodem.

Het Nat-Man Onderzoek in Nederland laat zien dat de samenstelling van de paddenstoelenflora van beukenstammen op de voedselarme, zandgronden van de Veluwe sterk verschilt van die in het rivierkleigebied (Veerkamp, 2003). Ook bekalkingsonderzoek in plots in Grove-dennenbos bij Harderwijk laat een duidelijke verschuiving in samenstelling van de houtpaddenstoelen zien (Veerkamp et al., 1997). Voor het handhaven of vergroten van de soortendiversiteit is het dus van belang dat er dood hout in verschillende bostypen op verschillende bodems blijft liggen.

Betekenis van stikstofdepositie

Er is weinig bekend over de invloed van de toegenomen stikstofdepositie op houtpaddenstoelen. Wel wordt de achteruitgang van veel specifieke soorten van naaldhout, die verdrongen worden door algemenere soorten die ook op loofhout groeien, toegeschreven aan verhoogde stikstofdeposities (Arnolds & Kuyper, 1996).

Betekenis van het microklimaat

Extreme klimatologische condities kunnen stressvolle omstandigheden scheppen voor de ontwikkeling van paddenstoelen. Te weinig water hindert metabolische processen en te veel water zorgt voor slechte aëratie en vormt daarmee een belemmering voor de houtafbraak. Een lage temperatuur verlaagt de metabolische activiteit, terwijl hogere temperaturen nadelig zijn voor enzymfuncties. Verschillende soorten hebben echter verschillende optima voor temperatuur en vocht. Er zijn soorten die actief blijven onder zeer natte omstandigheden en soorten van zeer droge omstandigheden (Rayner & Boddy, 1988). Zo blijken veel pyrenomyceten vergeleken bij basidiomyceten goed aangepast te zijn aan droge omstandigheden. Pyrenomyceten hebben dus een competitief voordeel in relatief droge regio's en omstandigheden.

De Vries en Kuyper (1988) vonden een grote variatie in soortenaantal op hout dat in verschillende bossen in Drenthe, met een verschillend microklimaat, was neergelegd. Lindblad (1998) en Heilmann-Clausen & Christensen (2003) vinden een positieve correlatie tussen soortenrijkdom en de mate van grondcontact (indirecte maat voor verschillend microklimaat) van respectievelijk sparrenhout en beuken. Heilmann-Clausen & Christensen (2003) vinden ook een positieve correlatie tussen de soortenrijkdom per boom en de afstand tot de bosrand. Bomen die het verst van de bosrand afliggen zijn het meest soortenrijk. Ook de vochtigheid van de bodem heeft bij hen invloed op de soortenrijkdom waarbij de intermediaire klassen het rijkst zijn, maar geen van de onderscheiden klassen is significant rijker dan de andere. Zij stellen dat microklimaat regimes meer invloed hebben op de structuur en de ontwikkeling van de paddenstoelengemeenschap dan op de soortenrijkdom. Alleen extreme microklimaatcondities hebben een negatief effect op de soortenrijkdom, maar deze kunnen wel positief uitwerken voor gespecialiseerde soorten aangepast aan microklimatologische stress (Heilmann-Clausen & Christensen, 2003).

Heilmann-Clausen & Christensen (2003) vinden geen effect van het microklimaat op de aanwezigheid van soorten van de rode lijst. (Natman)Onderzoek in Nederland op beukenstammen in een smal, droogtegevoelig beukenbos in het rivierkleigebied leverde weliswaar veel soorten van de rode lijst op vergeleken bij andere onderzoekslocaties, maar dit was eerder het gevolg van het voorkomen van groot dood beukenhout op kleibodems, iets wat in Nederland zeldzaam is. Opvallend was wel het lage soortenaantal per boom op deze locatie.

Betekenis van areaalgrenzen

Heilmann-Clausen & Christensen (2005) wijzen op een verlies aan specifieke soorten inclusief zeldzame geassocieerde specialisten ten gunste van algemeen voorkomende soorten in streken waar de beuk aan de rand van het areaal groeit. Maar dat zou ook

een gevolg kunnen zijn van een gebrek aan continuïteit aan dood beukenhout lokaal of regionaal.

Betekenis van hoeveelheid dood hout

In het algemeen kan gezegd worden hoe meer dood hout in een bosopstand aanwezig is des te meer soorten er kunnen voorkomen. Een grotere hoeveelheid dood hout betekent gewoonlijk meer verschillende dood-houtkwaliteiten en levert dus meer verschillende niches op. Daarnaast geeft een grotere hoeveelheid dood hout (ook zonder toevoeging van nieuwe niches) soorten de mogelijkheid om lokaal meer plekken te koloniseren, waardoor de soort (lokaal) minder snel zal verdwijnen en meer mogelijkheden heeft om zich vandaar uit regionaal te verspreiden. Een paddenstoelengemeenschap van houtpaddenstoelen kan zich het beste ontwikkelen als er continue nieuw hout bijkomt, omdat dood hout door vertering een eindig habitat is en soorten op tijd, dat wil zeggen als het verteringsstadium ongeschikt wordt, een nieuw geschikt substraat nodig hebben. Geschikt substraat moet zowel in de ruimte als in de tijd steeds beschikbaar zijn. Een dergelijke situatie kan alleen in een bosreservaat gewaarborgd worden.

Betekenis van de boshistorie (fragmentatie)

Het aantal groeiplaatsen voor houtbewonende soorten is in bijna heel Europa gedurende de laatste eeuwen drastisch afgenomen. Siitonen (2001) heeft het over een afname van groot dood hout op landschapsniveau van 90-98% in Scandinavië (inclusief Finland) en een daarbij behorend verlies aan soorten van 22-32%. Van de afname in Centraal en West Europa zijn geen cijfers bekend, maar dat zal het aandeel van Scandinavië zeker overtreffen. Veel houtbewonende soorten zijn dan ook zeldzaam en daarom goed vertegenwoordigd in nationale rode lijsten.

Het bosoppervlak in Nederland bereikt een historisch dieptepunt rond 1800, wanneer nog maar 4% van Nederland met bos bedekt is. Na 1800 neemt het bosoppervlak weer toe vooral door de aanplant van cultuurbossen. Momenteel bedraagt het bosoppervlak in Nederland ruim 10% van het landoppervlak en dat oppervlak neemt nog steeds toe. Toch blijft Nederland een van de bosarmste landen van Europa. Nagenoeg alle bossen in Nederland zijn sterk door de mens beïnvloed en jong. De laatste decennia zien we steeds meer interesse de diversiteit van de bossen te vergroten door het instellen van strikte bosreservaten (Broekmeyer & Vos, 1993) en het ontwikkelen van duurzaam, mede op natuurwaarde gericht, bosbeheer. Dit heeft tot gevolg dat het bomenbestand ouder en dikker wordt en er meer dood hout in het bos blijft liggen (Van den Bos, 2004).

Afname van dood hout in het Europese landschap leidt niet alleen tot afname van geschikt substraat voor houtbewonende soorten, maar ook tot fragmentatie van geschikte habitats. Dit speelt op lokale schaal, waar beheer verantwoordelijk is voor grote afstanden tussen grote dood-houtunits, maar ook op regionale schaal waarin bossen geïsoleerd in het landbouwgebied zijn komen te liggen. Zelfs op Europese schaal kan men van fragmentatie spreken, omdat de meest grote boscomplexen inclusief de dood-houtrijke bosreservaten in de berggebieden liggen of in andere streken die minder geschikt zijn voor de landbouw (Heilmann-Clausen, 2003).

Naast een afname in hoeveelheden dood hout en een fragmentatie van de locaties met dood hout zijn veel bossen ook van aard veranderd. Net als in Nederland zijn in veel delen van Europa naaldbossen ten nadele van loofbossen aangeplant en is de nadruk van het beheer op de productie van hout komen te liggen. Dit heeft geleid tot uniforme (qua soort en leeftijd) bossen zonder oude en beschadigde bomen. Dood hout in dergelijke bossen bestaat vooral uit stobben en takhout en in het gunstigste geval uit een enkele dunne stam. Een verandering in boomsoorten en doodhouttypen of verwonding van oudere bomen verandert niet alleen de hoeveelheid beschikbare habitats, maar beïnvloedt ook de competitieve balans tussen specialistische soorten enerzijds en generalisten of selectieve soorten voor het toegenomen habitat anderzijds. Niet selectieve soorten zullen eerder of in grotere aantallen arriveren waardoor selectieve soorten minder succesvol zijn (Heilmann-Clausen, 2003). Herstel van diversiteit door middel van veranderingen in beheer, bijvoorbeeld door het laten liggen van meer dood hout, zullen hierdoor vertraging oplopen.

Betekenis van bosexploitatie (verlies aan continuïteit)

Door bosexploitatie neemt niet alleen de hoeveelheid dood hout aanzienlijk af vergeleken bij een natuurlijk ontwikkeld bos, maar ook het type hout in een productiebos is van geheel andere aard. Hier zijn het vooral takhout en stompen die na dunning en kap zijn achtergebleven. Ook is het aandeel niet-geïnfecteerd hout in beheerde bossen veel groter. Bovendien zijn de verteringsstadia niet evenredig over het dode hout verdeeld, veelal ontbreken in beheerde bossen de latere verteringsstadia. Bij de soortensamenstelling zullen algemeen voorkomende ruderales opportunisten in het geëxploiteerde bos domineren.

Verschillende studies laten zien dat de turnover in de paddenstoelengemeenschap gedurende de afbraak aanzienlijk is. Veel soorten zijn min of meer gecorreleerd met een bepaald afbraakstadium. Een discontinue hoeveelheid hout in de tijd kan leiden tot het lokaal verdwijnen van bepaalde soorten en daardoor op de lange duur leiden tot een verandering in soortensamenstelling en diversiteit.

Het onttrekken van hout aan bossen leidt tot groot verlies aan diversiteit van houtbewonende soorten zoals veel studies in boreale bossen in Scandinavië hebben aangetoond (Bader et al, 1995; Sippola & Renvall, 1999; Sippola et al, 2001; Stokland, 2001; Penttillä et al 2004). Niet-beheerde, oude bossen blijken soortenrijker dan beheerde bossen, maar omdat de meeste studies op basis van plotvergelijkingen zijn uitgevoerd is moeilijk na te gaan of er meer aan de hand is dan dat er in oude bossen meer dood hout ligt of dat er een grotere variatie in typen dood hout aanwezig is (Heilmann-Claussen, 2005). Studies waarbij deze variabelen wel zijn meegenomen laten een minder duidelijk beeld zien. Lindblad (1998) en Sippola et al 2001 zagen een hogere soortendiversiteit op stammen van naaldbomen in 'old-growth forests' dan in nabijgelegen beheerde bossen. Maar Paltto (hazelaarbossen in oost Zweden, 2001) en Heilmann-Claussen & Christensen (beukenbossen in Denemarken, 2005) vonden daarentegen een afname in soortenrijkdom bij een toename van 'old-growth' kenmerken (d.w.z. een toename van de leeftijd en continuïteit van dood hout in alle

verteringsstadia). Høiland & Bendikssen (1996) vinden een tamelijk zwakke gradiënt in de veranderingen van de soortensamenstelling gerelateerd aan de intensiteit van de houtoogst in sparrenbossen. Sippola & Renvall (1999) vinden een andere paddenstoelengemeenschap op hout dat is achtergebleven na kap, dan op dood hout dat op natuurlijke wijze in naaldbossen aanwezig is. Een verklaring voor een vermindering van de soortendiversiteit in oudere, natuurlijke bossen wordt gezocht in het verlies van zwak competitieve niet-specialistische soorten ten gunste van sterk competitieve soorten met een nauwe nichespecialisme. Het is goed om er hier op te wijzen dat een afname van soorten niet automatisch tot een afname van bijzondere soorten leidt.

Soorten van de rode lijst zijn positief gecorreleerd met de continuïteit van dood hout (Heilmann-Clausen & Christensen, 2005). Studies in boreaal Scandinavië (Sittonen e.a., 2001; Stokland 2001; Stokland & Kaserud, 2004) geven aan dat onderbrekingen in de continuïteit van dood hout kritisch zijn voor soorten van de rode lijst ook al wordt de hoeveelheid dood hout daarna weer op het oude niveau gebracht.

Heilmann-Clausen & Christensen (2005) vinden een groot verschil per onderzoekslocatie in het voorkomen van soorten van de rode lijst, hetgeen ze verklaren met regionale verschillen in bosbeheersgeschiedenis. Ook binnen het Nat-Manonderzoek (Ódor e.a., 2004a) zijn er grote verschillen in diversiteit en voorkomen van bijzondere soorten binnen de deelnemende landen waargenomen. Vergeleken met de andere landen zijn er in Nederland relatief weinig soorten gevonden en ook weinig bijzondere soorten. De reden hiervan moet gezocht worden in de lage natuurlijkheid van het Nederlandse bos, waardoor bijvoorbeeld late afbraakstadia nagenoeg ontbreken.

Het is duidelijk dat de geschiedenis van het landschap en het bosbeheer een fundamentele invloed op de paddenstoelenflora van dood hout hebben. De relatie tussen biodiversiteitswaarde en boshistorie/beheer is echter moeilijk vast te stellen omdat je te maken hebt met een veelvoud aan continuïteitsrelaties, zowel in de ruimte als in de tijd.

Conclusies voor beheer

De soorten diversiteit in beheerde bossen kan lokaal makkelijk verhoogd worden door het vergroten van de hoeveelheid dood hout (zie ook 2.6.1). Binnen het boslandschap kunnen deze bossen dan een functie van 'stepping-stone' vervullen vooral voor algemeen voorkomende soorten in de regio. Van belang is dat er in op één locatie, maar in ieder geval binnen een regio continue dood hout in alle stadia aanwezig is. Omdat de meeste sporen in de buurt van de vruchtlichamen terechtkomen denk ik dat een concentratie van dood hout op één locatie beter is dan spreiding over grotere afstand. Maar er is geen onderzoek bekend dat dit kan bevestigen. Minder algemene soorten die bij toeval arriveren houdt je dan makkelijker vast.

Om de diversiteit in heel Nederland te vergroten zal het aantal locaties met veel dood hout moeten toenemen, en verspreid moeten worden over verschillende bostypen en bodems.

Succesvolle locaties voor houtzwammen in multifunctionele bossen liggen vermoedelijk op oude boslocaties, in de nabijheid van natuurreservaten met een soortenrijke houtzwammenflora en in de omgeving van parklandschappen met oude bomen.

Herstel van de biodiversiteit, zeker wat betreft een toename van zeldzame soorten (foto 6), zal enige tijd kosten onder meer door de overmaat van algemene soorten, die momenteel in het Nederlandse bos aanwezig is.



Foto 6. *Prachtmycena* (*Mycena crocata*), algemeen voorkomend op beukenhout in de ons omringende landen, maar door gebrek aan dood hout in voedselrijkere bossen nog zeer zeldzaam in Nederland. (foto: Zuid-Zweden, 2003; M.T. Veerkamp)

4.7 Paddenstoelen als indicatorsoorten

Om de habitatkwaliteit van bossen te meten worden vaak structuurelementen gebruikt zoals leeftijdverdeling van bomen en aard en hoeveelheid dood hout. Dit zijn echter indirecte meetinstrumenten en beschrijven eerder hoe het huis is gebouwd en niet of de bewoners erin betrokken zijn (Christensen e.a., 2004).

Gebieden die van grote betekenis zijn voor de diversiteit voor het ene organisme zijn dat niet per se ook voor andere organismen. Onderzoek in boreale bossen (Johnsson & Jonsell, 1999; Berglund & Johnsson, 2001; Saetersdal e.a., 2004) laten geen tot weinig correlaties zien in soortendiversiteit van vaatplanten, kevers, slakken, mossen,

lichenen, en houtbewonende soorten. Niet zo vreemd, omdat verschillende groepen organismen andere eisen stellen aan het habitat. Voor de diversiteit van houtbewonende soorten zijn vooral de hoeveelheid dood hout en de diversiteit van het hout van belang (op locatieniveau), terwijl bijvoorbeeld mossen meer gebaat zijn bij een stabiel vochtig microklimaat. Houtbewonende paddenstoelen hebben dus een beperkte betekenis als maat voor de diversiteit van andere groepen en omgekeerd. Dit pleit voor een multifunctionele soortenbenadering bij de evaluatie van het natuurbeheer.

In de praktijk blijken paddenstoelen goede bioindicatoren, soms zelfs betere dan hogere planten. Bekend is bijvoorbeeld de indicatiewaarde van graslandpaddenstoelen voor oude, schrale graslanden (Nitare, 1988; Arnolds, 1994). In Scandinavië wordt het voorkomen van indicatorsoorten ('signalarter') gebruikt bij het aanwijzen van natuureservaten (Nitare, 2000). Hierbij wordt niet alleen gebruik gemaakt van paddenstoelen, maar ook van mossen en lichenen.

Soorten van de rode lijst worden gebruikt voor het aanwijzen van belangrijke paddenstoelengebieden, de kroonjuwelen (Jalink, 1999). Wegens het grote aantal soorten op de rode lijst, de moeilijke herkenbaarheid en de korte fructificatieperiode van paddenstoelen leent een set goed herkenbare indicatorsoorten zich beter in het gebruik voor natuurbehoud en -beheer.

Veel onderzoek naar de kwalitatieve indicatiewaarde van houtpaddenstoelen is verricht in boreale bossen, deels als instrument in de strijd voor het behoud van maagdelijke fijnsparbossen (o.a. Høiland & Bendiksen, 1991; Karström, 1992). Topindicatoren voor ongereptheid (= continuïteit van dood hout) zijn *Junghunia collabens*, *Amylocystis lapponica* en *Skeletocutis odora*. *Fomitopsis rosea*, *Phellinus ferrugineofusca* en *Phlebia centrifuga* zijn iets minder zeldzaam, maar nog steeds gebonden aan oude bossen met veel dood hout (de genoemde soorten komen niet in Nederland voor). De indicatiewaarde voor de continuïteit van dood hout geldt alleen op regionale schaal omdat hun goede verspreidingsmogelijkheden ze diskwalificeren als indicator op zeer locale schaal (Heilmann-Clausen, 2003).

De laatste jaren is veel onderzoek uitgevoerd naar houtpaddenstoelen in beukenbossen met name in Denemarken (Heilmann-Clausen & Christensen, 2000; Heilmann-Clausen, 2001, 2003; Heilmann-Clausen & Christensen, 2003, 2004 en 2005) en in het kader van het Nat-Manproject in West en Centraal Europa (Ódor e.a. 2004a, 2004b). Dit onderzoek heeft geleid tot een lijst indicatorsoorten voor habitatkwaliteit of natuurwaarden (oude min of meer ongestoorde bossen) in Denemarken (Heilmann-Clausen & Christensen, 2000) en Europa (Christensen e.a., 2005). Deze lijst is intussen aangepast voor Groot-Britannië (Ainsworth, 2004, 2005) en voor Nederland en België (Walley & Veerkamp, 2005).

Voor Nederland en België is een lijst met kensoorten voor rijke houtzwammen-gemeenschappen op beuk opgesteld, die op plaatsen met weinig dood hout en/of oude bomen niet of nauwelijks voorkomen. Van een aantal soorten staat vast dat ze kenmerkend zijn voor natuurlijke bossen elders in Europa. Soorten met een

vermoedelijke indicatiewaarde die moeilijk waarneembaar of determineerbaar zijn, zijn voorlopig opgenomen als aandachtsoorten. De Europese indicatorsoorten die hier ontbreken, waarschijnlijk als gevolg van een lange geschiedenis van intensieve bosexploitatie, zijn als lang-termijn-doelsoorten opgenomen. De Nederlands-Belgische lijst bevat 21 kensoorten, 9 aandachtsoorten en 7 doelsoorten (tabel 1). Het betreft vooral climaxsoorten: zwakteparasieten van oude bomen (vooral kernhoutrotters) en soorten die groeien op groot, sterk verteerd hout. Veel soorten worden momenteel vooral buiten het bos op landgoederen en lanen gevonden. Stekelige korstkogelzwam (*Eutypa spinosa*, foto 4), een soort die grote zwarte plakken op stammen kan vormen, is niet zeldzaam en komt ook op plaatsen met minder dood hout voor, maar is vooral kwantitatief meer aanwezig in natuurbossen. De soort ontbreekt in de populaire paddenstoelenboekjes en wordt daardoor slecht herkend. De soort is aanwezig als endofyt in levende beuken en kan na het afsterven van de boom grote houtvolumes koloniseren. Door de vorming van zwamvlokplaten (pseudosclerotial plates) rond het gekoloniseerde hout en het droog houden van het hout schermde de soort zich af tegen concurrenten. Op de groeiplaatsen blijft het hout lang hard en droog en zijn daardoor slechte groeiplaatsen voor mosgroei. De soort is tijdens het verteringsproces zeer lang aanwezig. Onze beukenbossen zijn arm aan Europese indicatorsoorten door de intensieve bosexploitatie in de voorbije eeuwen.

Onderzoeken naar indicatorsoorten voor oude natuurlijke bossen van andere bostypen dan beukenbossen zijn schaars en fragmentarisch. *Aurantioporus croceus*, *Buglossoporus pulvinus* en *Piptoporus quercinus* zijn zwakteparasieten die alleen op zeer oude eiken groeien. De soorten komen niet in Nederland voor en zijn overal in Europa erg zeldzaam. Ook de Mozaïekzwam (*Xylobolus frustulatus*, foto 8) is een kenmerkende soort van oude eiken. De soort groeit saprotroof op kaal kernhout van stammen die al tientallen jaren in het bos liggen. De soort kan ook aangetroffen worden aan de onderzijde van onbeschorste takken van levende eiken en op blootliggend kernhout in holten van oude bomen (Krieglsteiner, 2000). De soort is circa 1890 door Oudemans verzameld in Amsterdam, maar wordt nu als uitgestorven beschouwd. Oud-bossoorten zijn goed vertegenwoordigd op rode lijsten.



Foto 7. Kammetjesstekelzwam (*Hericium coralloides*), indicatorsoort van oude natuurlijke beukenbossen in Europa. (Foto: zuid Zweden, 2003; M.T. Veerkamp)



Foto 8. Mozaïekzwam (*Xylobolus frustulatus*), een saprotrofe soort kenmerkend voor oude eikenbossen. (foto: Neuenburger Urwald, 1995; M.T. Veerkamp)

Tabel 1. Kensoorten, aandachtsoorten en doelsoorten van rijke houtzwamgemeenschappen op beuk in België en Nederland. * Europese indicatorsoort. Naar Walley & Veerkamp, 2005.

Soorten	Nederlandse naam	Ecologie
Kensoorten		
<i>Aurantioporus alborubescens</i> *	Beukenkaaszwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, alleen op beuk
<i>Camarops tubulina</i> *	-	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, op beuk en spar
<i>Ceriporiopsis gilvescens</i> *	Verkleurende poria	Saprofyt, op matig verteerd, groot dood loofhout
<i>Ceriporiopsis pannocincta</i> *	Gelatineuze poria	Saprofyt, op matig verteerd, groot dood loofhout
<i>Creolophus cirrhatus</i>	Gelobde pruikzwam	Saprofyt op groot rottend loofhout, vooral op beuk
<i>Eutypa spinosa</i>	Stekelige korstkogelzwam	Saprofyt, alleen op beuk
<i>Flammulaster limulatus</i> *	Gouden vloksteeltje	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Flammulaster muricatus</i> *	Franjevloksteeltje	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Ganoderma pfeifferi</i> *	Waslakzwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, alleen op beuk
<i>Hericium coraloides</i> *	Kammetjesstekelzwam	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Hericium aurinaceus</i> *	Pruikzwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, alleen op beuk
<i>Hohenbuebelia auriscalpium</i> *	Spatelharpoenzwam	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Inonotus cuticularis</i> *	Dunne weerschijnzwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, alleen op beuk
<i>Inonotus nodulosus</i>	Beukenweerschijnzwam	Saprofyt, vooral op beuk
<i>Lentinellus ursinus</i> *	Fluweelzaagplaat	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Ossicaulis lignatilis</i> *	Fraaie houttrechterzwam	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Phleogena faginea</i>	Beukenkorrelkopje	Saprofyt, op groot, weinig verteerd loofhout
<i>Pholiota aurivella</i>	Goudvliesbundelzwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, vooral op beuk
<i>Pluteus chrysophaeus</i>	Gele aderhertenzwam	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Pluteus umbrosus</i> *	Pronkhertenzwam	Saprofyt, op groot rottend loofhout
<i>Volvariella bombycina</i>	Zijdeachtige beurszwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter op loofbomen
Aandachtsoorten		
<i>Tyromyces fissilis</i>	Appelboomkaaszwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, op loofbomen
<i>Coprinus speliophilus</i>	Ivoorinktzwam	Saprofyt, in holle bomen
<i>Henningomyces candidus</i>	Wit gaffelhaarbuisje	Saprofyt, op groot rottend hout
<i>Hohenbuebelia mastrucata</i>	Bleke harpoenzwam	Saprofyt, op groot loofhout
<i>Inonotus obliquus</i>	Berkenweerschijnzwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, op loofbomen
<i>Nemania atropurpurea</i>	-	Saprofyt, op groot rottend hout, vooral op beuk
<i>Nemania chestersii</i>	Streepsporige korstkogelzwam	Saprofyt, op groot rottend hout, vooral beuk
<i>Parthenope pilatii</i>	-	Saprofyt, op groot rottend hout
<i>Pluteus insidiosus</i>	Zwaardvishertenzwam	Saprofyt, op groot rottend hout, vooral op beuk
Doelsoorten		
<i>Climacodon septentrionalis</i> *	-	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, vooral op beuk
<i>Dentipellis fragilis</i> *	Zachte stoppelbaardzwam	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, vooral op beuk
<i>Ischnoderma resinosum</i> *	-	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, alleen op beuk
<i>Lentinellus vulpinus</i> *	Rosse zaagplaat	Saprofyt, op groot rottend loofhout, vooral beuk
<i>Mycocacia nothofagi</i> *	-	Saprofyt, op rottend loofhout, vooral beuk
<i>Spongipellis delectans</i> *	-	Zwakteparasiet/saprofyt, kernhoutrotter, vooral op beuk
<i>Pholiota squarrosoides</i> *	-	Saprofyt, op groot dood loofhout, vooral beuk

4.8 Aanbevelingen voor het beheer

Aanbevelingen voor beheersingrepen ter verhoging van de totale diversiteit aan houtpaddenstoelen:

- Op dikke bomen groeien meer soorten dan op dunne bomen. Maar het selecteren van twee dunnere bomen in plaats van één dikke kan gunstiger zijn. Twee dunne bomen hebben een relatief groter oppervlak, daardoor meer infectiekansen en meer habitats.
- Dikkere bomen verteren langzamer en verteringsstadia zijn daardoor langer aanwezig.

- Hele bomen achterlaten ter vertering van liefst verschillende boomsoorten, inclusief takken en staande stamdelen, omdat ze alle op een andere manier bijdragen aan de biodiversiteit.
- Enkele bomen dik en oud laten worden zodat ze op een natuurlijke manier afsterven. Selecteren van slecht groeiende en misvormde exemplaren, zoals bomen met meer vorken hebben een voorkeur.
- Selecteren van bomen die aangetast zijn door liefst verschillende paddenstoelen die kernhoutrot veroorzaken, omdat dat de kans op zeldzame en rode-lijstsoorten in latere stadia vergroot.
- Bomen achterlaten in verschillende posities ten opzichte van luchtvochtigheid en temperatuur. Door een verschillende mate van stress, zijn andere soorten bij de afbraak betrokken.
- Indien gekozen wordt voor het kunstmatig afsterven van bomen ter verhoging van de biodiversiteit wordt aanbevolen om verschillende manieren te kiezen om zoveel mogelijk successiewegen, ieder deels met eigen soorten, te openen.
- Zorgen dat er constant dood hout in allerlei verteringsstadia aanwezig is, dus regelmatig een boom achterlaten is te verkiezen boven vier tegelijk in eenzelfde verteringsstadium.
- Waarschijnlijk is het beter diverse verteringsstadia op één locatie te hebben, dan verspreid in de regio, al is hiervoor geen aanwijzing in de literatuur te vinden.

Voorkeursplaatsen waar de beste resultaten verwacht worden voor het verhogen van de totale diversiteit van houtpaddenstoelen, inclusief zeldzame soorten.

- Intermediaire condities van het microklimaat geven de grootste soortenrijkdom. Dood hout kan dus het beste in een gesloten opstand geselecteerd worden. Het daarnaast selecteren van dood hout in extreme omstandigheden (zonnig en/of nat) kan wel de totale soortenrijkdom verhogen.
- In de regio waar zeldzame en/of indicatorsoorten aanwezig zijn
- In de omgeving van natuurbossen waar al langer tijd dood hout ligt of staat.
- In de omgeving van bossen met veel dood hout
- In de omgeving van landgoederen met oude bomen, niet alleen op de arme zandgronden op de Veluwe, maar ook op voedselrijke bodem.

4.9 Aanbevolen onderzoek

- Selecteren van indicatorsoorten voor andere typen dan beukenbossen.
- Inventarisatie indicatorsoorten in kansrijke gebieden
- Opsporen van gebieden met veel indicatorsoorten
- Evalueren van beheersingrepen, opdat meer inzicht in de restauratie van diversiteit gekregen wordt.

Literatuur

Ainsworth, M., 2004. Developing tools for assessing fungal interest in habitats I: beech woodland saprotrophs. English Nature Research Reports 597.

Ainsworth, M., 2005. Identifying important sites for beech deadwood fungi. *Field Mycology* 6: 41-61.

Andersson, H., 1995. Untersuchungen zur Pilzflora von Fagussylfatica-Stuben. *Z. Mykol.* 61: 233-244.

Arnolds, E., 1994. Paddenstoelen en graslandbeheer. In: Th.W. Kuyper (red.). *Paddenstoelen en natuurbeheer: wat kan de beheerder?* Wet. Meded. KNNV 212: 74-89.

Arnolds, E., Th.W. Kuyper & Noordeloos (red.), 1995. *Overzicht van de paddenstoelen in Nederland*. Nederlandse Mycologische Vereniging.

Arnolds, E. & Th.W. Kuyper, 1996. Bedreigde en kwetsbare paddenstoelen in Nederland. Basisrapport met voorstel voor de Rode Lijst. Rapport Nederlandse Mycologische Vereniging, Biologisch Station Wijster.

Arnolds, E.J.M. & G. van Ommering, 1996. Bedreigde en kwetsbare paddenstoelen in Nederland. Toelichting op de Rode Lijst. Rapport IKC Natuurbeheer nr. 24.

Bader, P., S. Jansson, B.G. Jonsson, 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biol. Conserv.* 72: 355-362.

Berglund, H. & B.G. Jonsson, 2001. Predictability of plant and fungal species richness of old-growth boreal forest islands. *Journal of Vegetation Science* 12: 857-866.

Boddy, L. 2001. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. *Ecological Bulletins* 49: 43-56.

Bos, H. van den, 2004. *Naar het bos van morgen, beheer van multifunctioneel bos*. Staatsbosbeheer, KNNV Uitgeverij, Utrecht.

Broekmeyer M.E.A. & W. Vos, 1993. Forest reserves in Europe: a review. In: M.E.A. Broekmeyer, W. Vos & H. Koop. *European Forest Reserves*. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop 6-8 May 1992, The Netherlands. Pudoc, Wageningen.

Christensen, M., J. Heilmann-Clausen, R. Walley & S. Adamcik, 2004. Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests. In M.

Marchetti (red.). Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe – From ideas to operationality. EFI Proceedings no 51.

Hallenberg, N., 1995. Dispersal abilities and distributional patterns in Aphyllophorales, with emphasis on corticioid fungi. Acta Universitatis Upsaliensis, Symbolae Botanicae Upsaliensis 30 (3): 95-100.

Heilmann-Clausen, J., 2001. A gradient analysis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. Mycol. Res. 105: 575-596.

Heilmann-Clausen, J., 2003. Wood-inhabiting fungi in deciduous forests – Diversity, Habitat Preferences and Conservation. PhD thesis, Royal Veterinary and Agricultural University, Frederiksberg, Denmark.

Heilmann-Clausen, J. & M. Christensen, 2000. Svampe på bøgestammer - indikatorer for værdifulde løvskovslokalteter. Svampe 42: 35-47.

Heilmann-Clausen, J. & M. Christensen, 2003. Fungal diversity on decaying beech logs – implications for sustainable forestry. Biodiversity and Conservation 12: 953-973.

Heilmann-Clausen, J. & M. Christensen, 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. Forest Ecology and Management 201: 105-117.

Heilmann-Clausen, J. & M. Christensen, 2005. Wood-inhabiting macrofungi in Danish beech-forests conflicting diversity pattern and their implications in a conservation perspective. Biological Conservation 122: 633-642.

Høiland, K. & E. Bendiksen, 1991. Problems concerning lignicolous fungi in boreal forests in Norway. In Arnolds, E., H. Kreisel (red.). Conservation of fungi in Europe. Proceedings of the second meeting of the ECCF, Vilm.

Høiland, K. & E. Bendiksen, 1996. Biodiversity of wood-inhabiting fungi in a boreal coniferous forest in Sør-Trøndelag County, Central Norway. Nordic Journal of Botany 16: 643-659.

Högberg, N. & J. Stendlid, 1999. Conservation genetics of *Fomitopsis rosea* – a wood decay fungus of the old-growth European taiga. Molecul. Ecol. 8: 703-710.

Ing, B. 1993. Towards a Red List of endangered European Macrofungi. In: D.N. Pegler, L. Boddy, B. Ing & P.M. Krik (eds.). Fungi of Europe: Investigation, recording, and conservation. Royal Botanic gardens, Kew, p. 231-237.

Jahn, H., 1968. Das Bisporetum antennatae, eine Pilzgesellschaft auf den Schnittflächen von Buchenholz. Westfälische Pilzbriefe 7: 41-47.

- Jahn, H., 1979. Pilze die an Holz wachsen. Buse, Herford.
- Jalink, L.M., 1999. Op zoek naar de mycologische kroonjuwelen van Nederland 1. De 200 meest waardevolle kilometerhokken. *Coolia* 42: 143-162.
- Jonsson, B.G. & M. Jonsell, 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8: 1417 – 1433.
- Keizer, P.J. & E. Arnolds, 1990. Mycocoenology of marshy forests and scrubs. 1. Host range of wood-decomposing Aphyllophorales and Heterobasidiomycetes. Wageningen Agricultural University Papers 90-6: 77-92.
- Karström, M., 1992. Steget före – en presentation. *Svensk Botanisk Tidskrift* 86: 103-114.
- Kreisel, H., 1961. Die Entwicklung der Mykozönose an Fagus-Stubben auf norddeutschen Kahlschlägen. *Feddes Repertorium*, Beiheft 139: 227-232.
- Krieglsteiner, G.J., 2000. Die Grosspilze Baden-Württembergs. Band 1: Allgemeiner Teil. Ständerpilze: Gallert-, Rinden-, Stachel-, und Porenpilze. Ulmer, Stuttgart.
- Kruys, N., C. Fries, B.G. Jonsson, T. Lämås & G. Stahl, 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forest. *Canadian Journal of forest Research* 29: 178-186.
- Kruys, N. & B.G. Jonsson, 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1295-1299.
- Käärik, A., 1983. Decomposition of wood. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 55: 43-50.
- Lange, M., 1992. Sequence of macromycetes on decaying beech logs. *Persoonia* 14: 449-456.
- Lindblad, I., 1998. Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. *Nordic Journal of Botany* 18: 243-255.
- Niemelä, T., P. Renvall & R. Penttälä, 1995. Interactions of fungi at late stages of wood decomposition. *Annales Botanici Fennici* 32: 141-152.
- Nitare, J., 1988. Jordtungor, en svampgrupp på tillbakegång i naturliga fodermaker. *Svensk bot. Tidskr.* 82: 341-368.
- Nitare, J. 2000. Signalarter, Idicatorer på skyddsvärd skog, flora över kryptogamer. Skogsstyrelsen Jönköping.

Nordén, B. & K.H. Larsson, 2000. Basidiospore dispersal in the old-growth forest fungus *Phlebia centrifuga* (*Basidiomycetes*). *Nordic Journal of Botany* 20: 215-219.

Nordén, B., M. Ryberg, F. Götmark, B. Olausson, 2004. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. *Biological Conservation* 117: 1-10.

Ódor, P., J. Heilmann-Clausen, M. Christensen, E. Aude, K. van Dort, A. Piltaver, I. Siller, M. Veerkamp, R. Walley, T. Standovár, A.F.M. van Hees, J. Kosac, N. Mantocec, H. Kraigher & T. Grebenc, 2004a. Diversity and composition of dead wood inhabiting fungal and bryophyte communities in semi-natural beech forests in Europe. *Nat-Man Project, Working Report* 32.

Ódor, P., A.F.M. van Hees, J. Heilmann-Clausen, M. Christensen, E. Aude, K.W. van Dort, A. Piltaver, I. Siller, M.T. Veerkamp, T. Grebenc, L. Kutnar, T. Standovár, J. Kosec, N. Mantocec & H. Kraigher, 2004b. Ecological succession of bryophytes, vascular plants and fungi on beech coarse woody debris in Europe. *Nat-Man Working Report* 50.

Penttillä, R., J. Siitonen & M. Kuusinen, 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biological conservation* 117: 271-283.

Rayner, A.D.M. & L. Boddy, 1988. *Fungal decomposition of wood: its biology and ecology*. Wiley & Sons, Chichester.

Renvall, P., 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1-51.

Ricek, E.W., 1967-1968. Untersuchungen über die Vegetation auf Baumstümpfen. *Jahrb. Oberöstr. Musealver.* 112: 185-252; 113:229-256.

Runge, A., 1975. Pilzsukzession auf Laubholzstümpfen. *Zeitschr. f. Pilzkunde* 41: 31-38.

Runge, A., 1980. Pilz-Assoziationen auf Holz in Mitteleuropa. *Zeitschr. f. Mykol.* 4: 95-102.

Ryvarden, L. & R.L. Gilbertson, 1994. *European Polypores, Vol. I-II. Synopsis Fungorum* 6-7, Fungiflora, Oslo, Norwegen.

Saetersdal, M., I. Gjerde, H.H. Blom, P.G. Ihlen, E.W. Myrseth, R. Pommeresche, J. Skartveit, T. Solhøy & O. Aas, 2004. Vascular plants as a surrogate species group in complementary site selection for bryophytes, macrolichens, spiders, carabids, staphylinids, snails, and wood living polypore fungi in a northern forest. *Biological Conservation* 115: 21-31.

- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forest as an example. *Ecological Bulletins* 49:11-41.
- Sippola, A.-L., & P. Renvall, 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management* 115: 183-201.
- Stendlid, J. & M. Gustafsson, 2001. Are rare wood decay fungi threatened by inability to spread?. *Ecological Bulletins* 49: 85-91.
- Stokland, J.N., 2001. The coarse woody debris profile: an archive of recent forest history and an important biodiversity indicator. *Ecological Bulletins* 49: 71-83.
- Stokland, J.N. & H. Kaserud, 2004. *Phellinus nigrolimitatus* - a wood decomposing fungus highly influenced by forestry. *For. Ecol. Manage.* 187: 333-343.
- Veerkamp, M.T., 1992. Paddenstoelen in bosreservaten. Hinkeloord Reports, Department of Forestry, Agricultural University Wageningen.
- Veerkamp, M.T., 2003. Het belang van groot dood beukenhout voor paddenstoelen. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 75 (5): 10-14.
- Veerkamp, M.T., 2005. De diversiteit van paddenstoelen in het Nederlandse bos. *Alterra-rapport* 1157, Wageningen.
- Veerkamp, M.T., B.W.L. de Vries & Th.W. Kuyper, 1997. Shifts in species composition of lignicolous macromycetes after application of lime in a pine forest. *Mycol. Res.* 101: 1251-1256.
- Vries, B.W.L. de en Th.W. Kuyper, 1988. Effects of vegetation type on decomposition rates of wood in Drenthe, The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 37: 307-312.
- Walley, R. & M.T. Veerkamp, 2005. Houtzwammen op beuk. Kensoorten voor soortenrijke bossen in België en Nederland. *Natuur.focus* 4(3): 82-88.

5 Dood hout, habitatdiversiteit en mossen

Rienk-Jan Bijlsma

5.1 Doel en uitgangspunten

Doel van het project is de beantwoording van praktijkvragen over de bijdrage van dood hout aan de biodiversiteit van het bos. In dit hoofdstuk staan de blad- en levermossen (kortweg mossen) centraal.

In §5.2 zal de diversiteit en ecologische indicatorwaarde van mossen ten opzichte van vaatplanten in algemene zin worden toegelicht en §5.3 gaat in op de meerwaarde van dood hout als habitat voor mossen ten opzichte van andere habitats in bossen en boslandschappen. Hieruit komt naar voren dat de betekenis van dood hout voor het (duurzaam) voorkomen van mossen in deze systemen vooral ligt in de wisselwerking tussen dood hout en andere habitats met een andere dynamiek. Dit perspectief is uitgangspunt voor een nadere (literatuur)studie van kenmerken van dood hout als habitat voor mossen in §5.4.

Een aanzet tot de koppeling van dynamische habitatkenmerken aan eigenschappen van mossoorten vindt plaats in §5.5 met als vragen:

- in welke mate bepalen kwaliteit, kwantiteit, diversiteit en ruimtelijke samenhang van dood hout momenteel de bryodiversiteit in bossen en boslandschappen in Nederland?
- voor welke soorten(groepen) van dood hout worden populatieprocessen (dispersie, vestiging) momenteel beperkt door onvoldoende habitatkwaliteit?

Literatuuronderzoek naar achtergronden en kenmerken van habitatdiversiteit, voor zover van belang voor mossen in relatie tot dood hout, is aangevuld met gegevens afkomstig uit het bosreservatenonderzoek. Ook is gebruik gemaakt van een database met puntgegevens (GPS-metingen) van mossoorten en habitats verzameld in bos- en heideterreinen op de Veluwe vanaf 2001 (R.J.Bijlsma, Duiven).

Wetenschappelijke en Nederlandse namen van mossoorten zijn naar Siebel et al. (2002).

5.2 Diversiteit en indicatorwaarde van mossen

5.2.1 Soortdiversiteit

De aanduiding mossen betreft drie afdelingen binnen het plantenrijk: Bladmossen (Bryophyta), Levermossen (Marchantiophyta) en Hauwmossen (Anthocerotophyta). De laatste groep komt niet voor op dood hout. In kader 1 wordt een aantal termen en

begrippen toegelicht die specifiek zijn voor mossen en in dit hoofdstuk vaak worden gebruikt.

Kader 1. Mossen: enkele termen en begrippen

asexuele (=vegetatieve) voortplanting: voortplanting door speciale orgaantjes (broedlichamen) op of fragmentatie van delen van de mosplant zonder tussenkomst van bevruchting; broedlichamen worden al naar gelang vorm en herkomst aangeduid als broedkorrel, -knop, -tak of -knol

corticool (=epifytisch)/corticolen: op schors van levende bomen groeiend

epixylisch/epixylen: op ontschorst dood hout groeiend (zie ook lignicool)

fertiel: met mannelijke en/of vrouwelijke geslachtsorganen

huizigheid: verdeling van mannelijke en vrouwelijke geslachtsorganen; bij eenhuizige soorten komen beide voor op dezelfde mosplant; bij tweehuizige soorten komen afzonderlijke mannelijke en vrouwelijke mosplanten voor

humicool/humicolen: op humeuze minerale bodem groeiend

lignicool/lignicolen: op dood hout groeiend, zowel op dode schors als ontschorst hout; zie ook epixylisch en sapro-lignicool

perianth: omhulsel van het bevruchte vrouwelijk geslachtsorgaan bij bebladerde levermossen; hieruit ontspringt het sporenkapsel

protonema: draadvormig beginstadium van de mosplant (voorkiem)

rizoïden: celdraden waarmee de mosplant in het substraat is verankerd; spelen niet of nauwelijks een rol bij de opname van water en voedingsstoffen

sapro-lignicool/sapro-lignicolen: op sterk verteerd rottend hout groeiend; onderscheid met humicool is niet altijd duidelijk

sexuele (=generatieve) voortplanting: vorming van sporen in een sporenkapsel op de mosplant na bevruchting uit een vrouwelijk geslachtsorgaan

sporenkapsel (=sporogoon): na bevruchting op de mosplant gevormd orgaan waarin sporen worden gevormd

steriel: zonder geslachtsorganen

Het totaal aantal mossoorten wordt geschat op 16-22,000, dit is 6-7% van het totaal aantal soorten vaatplanten (Wyatt, 1992). Hoewel mossen vaker een grotere verspreiding hebben dan vaatplanten, is de genetische differentiatie tussen populaties aanzienlijk (en niet minder dan in vaatplanten) wat wijst op geringe genetische uitwisseling (Wyatt, 1992). In Europa komen ca. 1700 soorten mossen voor. In Nederland zijn er ca. 580 aangetroffen. Hiervan zijn er 25 uitgestorven voor 1900 en ruim 30 minder dan 10 aaneengesloten jaren aanwezig geweest (incl. recent ontdekte

soorten). Er staan 245 soorten op de Rode Lijst, waarvan 15% valt in de categorieën Bedreigd of Ernstig bedreigd (Siebel & Bijlsma, 2004).

Tabel 1. Mossoorten met obligate associatie (O) en duidelijke voorkeur (V) voor dood hout in Nederland (naar inschatting van de auteur; zie §5.2.2 voor toelichting). Voorkomen in Nederland naar Dirkse et al. (1999) (*Nowellia curvifolia* gewijzigd). RL-categorie naar Siebel & Bijlsma (2004). Huisigheid (1- en 2-huisig) en frequentie van voorkomen van sporenkapsels (gen) en broedorganen voor vegetatieve voortplanting (veg) in Nederland: 0 (afwezig of niet uit Nederland bekend), + (zelden), ++ (regelmatig), +++ (meestal/ vaak aanwezig) naar Touw & Rubers (1989) en Gradstein & Van Melick (1996). Sporengrootte in μm naar Touw & Rubers (1989), Damsbalt (2002). * Priembladmos is in Nederland herontdekt nadat de rode lijst was opgesteld; Bergbuidelmos en Donker maanmos zijn recente aanwinsten voor de Nederlandse mosflora.

		obligaat/voorkeur	voorkomen NL	rode lijst	huisigheid	generatief	vegetatief	sporengrootte
Bladmossen								
<i>Aulacomnium androgynum</i>	Gewoon knopjesmos	V	a		2	+	+++	8-12
<i>Brachythecium salebrosum</i>	Glad dikkopmos	V	a		1	+++	0	14-20
<i>Callicladium baldanianum</i>	Stronkmos	V	zzz	BE-9	1	++	0	12-18
<i>Dicranodontium denudatum</i>	Priembladmos*	V	zzz		2	0	+++	10-15
<i>Dicranum flagellare</i>	Stobbegaffeltandmos	V	zz		2	0	+++	12-16
<i>Herzogiella seligeri</i>	Geklauwd pronkmos	V	a		1	+++	0	10-14
<i>Hypnum imponens</i>	Goudklauwtjesmos	V	zzz	EB-13	2	+	0	18-22
<i>Leptodictyum riparium</i>	Beekmos	V	a		1	+++	0	10-23
<i>Tetraphis pellucida</i>	Viertandmos	V	a		1	++	+++	10-14
<i>Timmia megapolitana</i>	Vloedschedemos	V	zzz	GE-1	1	++	0	16-18
Levermossen								
<i>Barbilophozia attenuata</i>	Steil tandmos	V	zz	KW-6	2	0	+++	10-14
<i>Calypogeia integristipula</i>	Langbladig buidelmos	V	z		1	+	++	10-13
<i>Calypogeia muelleriana</i>	Gaaf buidelmos	V	a		1	+	++	10-16
<i>Calypogeia neesiana</i>	Bergbuidelmos*	O	zzz		1	0	++	10-14
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Gewoon maanmos	V	a		1	+++	+	12-15
<i>Cephalozia catenulata</i>	Donker maanmos*	O	zzz		1	+++	+	9-12
<i>Cephalozia connivens</i>	Glanzend maanmos	V	a		1	+++	+	12-15
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	Echt maanmos	V	zzz	GE-1	2	+	+	8-12
<i>Lepidozia reptans</i>	Neptunusmos	V	a		1	++	0	13-15
<i>Lophocolea heterophylla</i>	Gedrongen kantmos	V	a		1	+++	+	8-11
<i>Odontoschisma denudatum</i>	Zanddubbeltjemos	V	z	KW-7	2	0	+++	8-11
<i>Nowellia curvifolia</i>	Krulbladmos	O	zz	GE-1	2	++	+	8-10
<i>Riccardia latifrons</i>	Breed moerasvorkje	O	zzz	EB-13	1	++	+	15-17

Op dood hout zijn vele tientallen mossoorten aan te treffen. Voor België worden in de literatuur 76 bladmossen en 41 levermossen opgegeven van dood hout (Staniaszek, 2005). Slechts een klein aantal Nederlandse mossoorten heeft een voorkeur voor dood hout (tabel 1), waaronder enkele uiterst zeldzame, zoals Vloedschedemos dat in 1992 is ontdekt op beslibte horizontale wilgenstammen en dood hout in de Sliedrechtse Biesbosch (Van der Pluijm, 1992). Het zeer zeldzame

Stronkmos bevindt zich in Nederland aan de W-rand van zijn areaal. Vier soorten levermossen hebben een strikte binding met dood hout, waarvan er drie recent zijn (her)ontdekt (Van Dort, 2002; Bijlsma, 2004). Het algemene Gewoon maanmos en Gaaf buidelmos en het zeldzamere Langbladig buidelmos worden in de Nederlandse literatuur vooral geassocieerd met humeuze steilkanten. Deze soorten zijn toch opgenomen in tabel 1 omdat daar waar betrekkelijk veel dood (naald)hout beschikbaar komt, zij een voorkeur te zien geven voor dit substraat (zie §5.2.2)

Het belang van dood hout voor mossen moet echter niet alleen worden afgeleid uit het aantal soorten met een voorkeur voor dood hout. Voor veel mossen is dood hout een gunstig habitat voor vestiging, seksuele reproductie en de opbouw of instandhouding van lokale populaties (zie §5.3).

5.2.2 Historisch perspectief

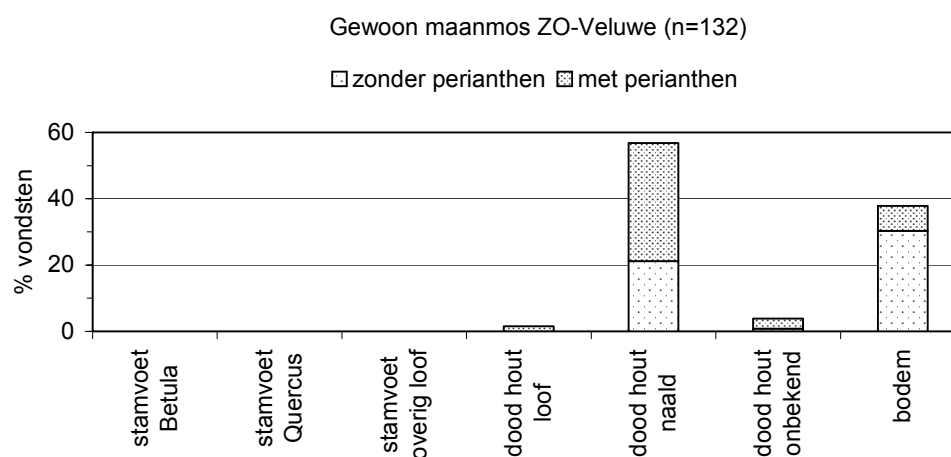
Organisch materiaal in de vorm van dood hout, strooisel, turf en plaggen is eeuwenlang verzameld als onderdeel van een (landbouw)economisch systeem. In eerste instantie werden strooisellagen benut ten dienste van de ‘organische strooisellandbouw’ maar het strooisel raakte geleidelijk aan op wat resulteerde in ‘minerale plaggenlandbouw’ waarbij via plaggen steeds minder organisch materiaal en steeds meer minerale bodem op de akkers werd gebracht (plaggendek). De periode waarin deze omslag plaatsvond, verschilt per regio afhankelijk van de bevolkingsdichtheid: 1350-1450 in de Kempen met de hoogste bevolkingsdichtheid, 1400-1600 in Midden-Nederland, 1500-1600 in Oost-Nederland en 1500-1700 in Noord-Nederland met de laagste bevolkingsdichtheid (Spek, 2004). Minerale plaggenlandbouw, de uitbreiding van de ‘paarse heide’, de afname van het bosareaal en de degradatie van het bos gingen hand in hand. Het is nauwelijks voorstelbaar dat soorten met een strikte voorkeur voor dood hout deze periode in Nederland hebben overleefd. Vanaf ca. 1850 is begonnen met herbebossing van gedegrademd bos en heide, vooral met Grove den. Met de komst van het Staatsbosbeheer en de Heidemij rond 1900 werd herbebossing van heiden en stuifzanden met (vooral) naaldhout een grootschalige activiteit en nam het areaal bos snel toe.

Aangenomen mag worden dat na 1900 dood hout in de vorm van hak- en zaagstobben van Grove den beschikbaar kwam, zeker na WO II. In deze periode is ook veel eikenhakhout omgevormd naar opgaand eikenbos. Beide ontwikkelingen hebben bijgedragen aan de natuurlijke vestiging en uitbreiding van diverse mossen, zoals de dood-houtsoorten Geklauwd pronkmos (*Herzogella seligeri*) (voor 1900 alleen bekend van Velsen, Oegstgeest en Leiden, nu algemeen) en Krulbladmos (*Nowellia curvifolia*) (eerste vondst in 1953; nu zeldzaam) en soorten van zowel levende (eiken)schors als dood hout, zoals Bros gaffeltandmos (*Dicranum tauricum*) (1950; nu algemeen), Eikengaffeltandmos (*D. fuscescens*) (1950; nog zeldzaam), Klein klauwtjesmos (*Hypnum pallescens*) (1958; nog zeer zeldzaam), Dwergplatmos (*Plagiothecium latebricola*) (1942; nu vrij zeldzaam), Kwastjesmos (*Platygyrium repens*) (1901/1936; nu vrij zeldzaam) en Boomfranjemoss (*Ptilidium pulcherrimum*) (1928; nu vrij zeldzaam en weer afnemend?) (Touw & Rubers, 1989; Gradstein & Van Melick, 1996). De obligate dood-houtsoort

Krulbladmos is in België in 1961 voor het eerst gevonden en kwam in 1998 al in 147 4x4 km-blokken voor, in toenemende mate ook op dood loofhout (Sotiaux, 1998).

Liggend en staand dood hout in het Nederlandse bos is pas betrekkelijk recent geaccepteerd door beleid en beheer. De stormen van 1972 en 1973 hebben hierbij als breekijzer gefungeerd. In 1983 verscheen het themanummer 'Dood hout in het bos' van het Nederlands Bosbouw tijdschrift en in 1984 kreeg dood hout een eigen plek in het Meerjarenplan Bosbouw.

De toename van dood hout in het Nederlandse bos en de afname van geschikt habitat op boswallen en humeuze steilkanten leidt (tenminste op de ZO-Veluwe) voor enkele soorten tot een opvallende verschuiving in habitat van humeuze bodem naar dood hout (Bijlsma, 2005), zoals voor Langbladig buidelmos (*Calyptogeia integristipula*), Gaaf buidelmos (*C. muelleriana*), Gewoon maanmos (*Cephalozia bicuspidata*), Echt maanmos (*C. lunulifolia*), Neptunusmos (*Lepidozia reptans*) en Zanddubbeltjemos (*Odontoschisma denudatum*), die hierom in tabel 1 zijn opgenomen ondanks het feit dat landelijk gezien een aantal van deze soorten (nog) meer op humeuze bodem dan dood hout voorkomt. De eenhuizige soorten in tabel 1 fructificeren aanzienlijk vaker op dood hout dan op alternatieve substraten wat mede aanleiding is geweest ze op te nemen met een voorkeur voor dood hout (fig. 1; zie ook §5.5.2).



Figuur 1. Gewoon maanmos (*Cephalozia bicuspidata*) is een karakteristieke soort van humeuze steilkanten en boswallen maar komt steeds vaker voor op dood liggend naaldbout. Op de ZO-Veluwe is dit al een belangrijker substraat dan humeuze bodem. Ook vormt dit levermos op dood hout vaker perianthen (wijzend op seksuele voortplanting) dan op de bodem (database R.J.Bijlsma, Duiven).

Het zeer zeldzame Getand trapmos (*Lophozia incisa*) is in Nederland alleen op veen en lemig zand gevonden (Gradstein & Van Melick, 1996), maar in Scandinavië ook vaak op dood hout (Damsholt, 2002). Dit is wellicht een voorbeeld van een dood-houtsoort waarvoor in Nederland terrestrische habitats lange tijd als refugia dienden maar die op de hogere zandgronden is uitgestorven voordat dood hout weer voldoende beschikbaar kwam. Het uit vochtige heideterreinen vrijwel verdwenen Goudklauwtjesmos (*Hypnum imponens*) is een vergelijkbaar geval, maar deze soort lijkt

zich recent te vestigen op dood hout en is hierom opgenomen in tabel 1. Het is in Noord-Amerika een typische dood-houtsoort (o.a. Touw & Rubers, 1989; Kimmerer, 1993). Gewoon trapmos (*Lophozia ventricosa* incl. *L. silvicola*; foto 9) is in oude heideterreinen een vrij algemeen levermos dat in het buitenland veel voorkomt op dood hout maar in Nederland opvallend weinig (zie ook §5.5.2).

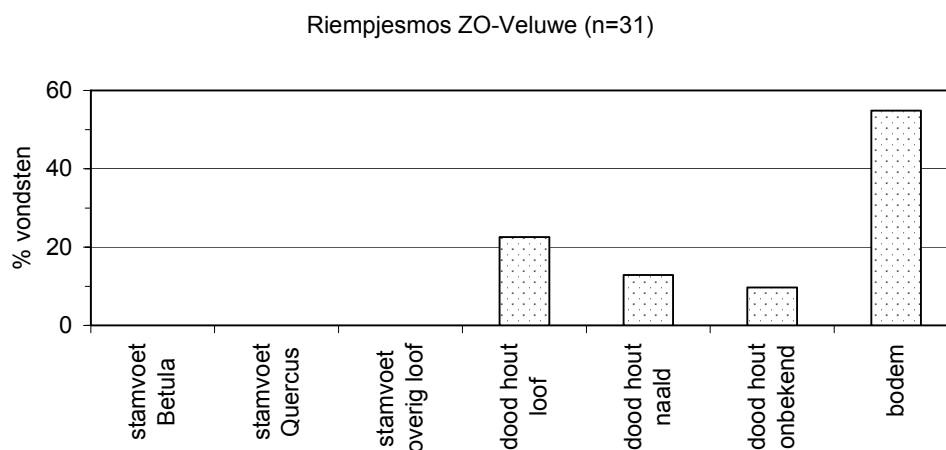
Niet alleen boswallen en (vochtige/venige) heideterreinen hebben waarschijnlijk als refugia (beter: alternatief substraat of habitat) gediend voor dood-houtmossen. Hakhout- en strubbenbossen in de heide hebben vrijwel zeker deze functie gehad voor soorten die ook op stamvoeten van berk grote populaties kunnen opbouwen (tenminste op de ZO-Veluwe) zoals Steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*) (zie fig. 5) en Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*; foto 5). Ook Kaal tandmos (*Barbilophozia kunzeana*), Zweepmos (*Bazzania trilobata*) en Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*) vertonen dit gedrag, maar worden hier niet tot de dood-houtsoorten gerekend vanwege hun voorkeur voor terrestrische standplaatsen.

Inmiddels is in veel bossen sprake van een snelle accumulatie van organisch materiaal (vooral humus, in mindere mate dood hout) en nutriënten (Kemmers & Mekkink, 2001) in combinatie met een sterk gestegen atmosferische depositie van stikstof. Enerzijds biedt dit nieuwe mogelijkheden voor humus- en dood-houtsoorten, anderzijds verdwijnt door lichtgebrek en strooiselaccumulatie habitat op huneuze steilkanten en boswallen (Bijlsma & Siebel, 2003) die mede als refugium voor een aantal dood-houtsoorten hebben gediend. Uit bemestingsproeven met ammonium-nitraat in Zweden blijkt dat vooral mossen van humus en dood hout positief reageren (Dirkse & Martakis, 1992), zoals IJl dikkopmos (*Brachythecium oedipodium*) die in Nederland bekend is sinds 1980, zich nadien heeft uitgebreid en nu niet zeldzaam is. Ook het op stamvoeten en dood hout algemene Krom platmos (*Plagiothecium laetum*), was voor 1950 uitgesproken schaars (Dirkse & Martakis, 1992).

Recent hebben enkele zeer zeldzame levermossen (Krulbladmos, *Nowellia curvifolia*, en Breed moerasvorkje, *Riccardia latifrons*) zich opvallend uitgebreid op dode liggende dennenstammen op de ZO-Veluwe. Breed moerasvorkje was in Nederland vooral bekend van moerasheide en veenmosrijk rietland (van voor 1975) en van twee vondsten op boomstompen op de Zuid-Veluwe (1844 en 1951) (Gradstein & Van Melick, 1996). In deze regio zijn recent op dood hout ook twee nieuwe levermossoorten voor Nederland ontdekt, Bergbuidelmos (*Calypogeia neesiana*) en Donker maanmos (*Cephalozia catenulata*) (Bijlsma, 2004).



Foto 1. Riempjesmos (*Rhytidiadelphus loreus*) vestigt zich vaak op dood hout en breidt zich vervolgens uit op de bosbodem. Bosreservaat Vijlenerbos (foto R.J. Bijlsma, april 2005).



Figuur 2. Riempjesmos (*Rhytidiadelphus loreus*) is een concurrentiekrachtig slaapmos van bosbodems van naaldbossen en open loofbossen. Het gebruikt dood hout steeds vaker voor vestiging. Nadat het hout is verteerd, breidt Riempjesmos zich verder uit op de bosbodem. Voor de bodemvondsten is niet meer na te gaan welke percentage oorspronkelijk afkomstig is van dood hout (database R.J. Bijlsma, Duiven).

Voor een aantal karakteristieke bosbodemmossen, vooral slaapmossen, wordt steeds duidelijker dat dood hout een belangrijk substraat is voor vestiging. Nadat het hout is vergaan, breiden dergelijke soorten zich verder uit op de bosbodem. Dit proces is beschreven voor stekelvarensoorten (*Dryopteris*) in voedselarme bossen (De Waal et al., 2001), waarbij bleek dat de vochtlevering door dood hout van doorslaggevend belang is voor succesvolle vestiging. Dit zou ook een rol kunnen spelen bij de vestiging van mossen. De vestiging op dood hout wordt bovendien niet gehinderd door de accumulatie van bladstrooisel. Het vrij zeldzame Riempjesmos

(*Rhytidiadelphus loreus*) is een goed voorbeeld (foto 1; fig. 2). Rambo & Muir (1998b) geven deze soort op als indicator voor dood hout in verteringsstadium 3 (uit 5) in *Tsuga-Pseudotsuga*-bossen in de Cascade Range, Oregon.

5.2.3 Ecofysiologie

De ecologische plaats en indicatorwaarde van mossen verschillen sterk ten opzichte van die van vaatplanten als gevolg van een afwijkende water- en nutriënten-huishouding.

Vaatplanten hebben wortels en een uitgebreid intern watertransportsysteem dat de watervoorziening van de bladeren (en daarmee van o.a. het fotosyntheseprocess) garandeert, ook bij verminderde waterbeschikbaarheid. Veel soorten vaatplanten zijn aangepast aan droge condities ('droogtetolerant'), zowel morfologisch en fysiologisch, of ontsnappen aan langdurige perioden van droogte door deze te overleven als zaad. Droogtetolerante vaatplanten kunnen dus normaal functioneren bij een structureel geringe waterbeschikbaarheid.

Mossen zijn kleine, laagblijvende organismen zonder wortels en (vrijwel) zonder intern watertransportsysteem. De hoeveelheid extern capillair water (tussen blaadjes, stengelvilt e.d.), afkomstig uit een vochtig tot nat substraat of van dauw of regen, is bij de meeste mossen aanzienlijk groter dan de hoeveelheid intern water en fysiologisch essentieel. Zodra de luchtvochtigheid buiten de moscel maar enigszins daalt onder de 99-100%, bv. tot 90%, kan de cel geen turgor meer handhaven: de waterpotentiaal daalt snel (binnen enkele minuten) en alle metabolische processen komen stil te liggen. Een bladcel van een vaatplant zou in zo'n geval afsterven maar een moscel functioneert weer normaal (binnen een uur) zodra extern capillair water weer aanwezig is. Mossen zijn hiermee niet 'droogtetolerant' maar 'verdrogings-tolerant' (Proctor, 2000a,b).

Mossoorten (vaak op niveau van genus/familie) verschillen echter sterk in de mate waarin ze verdroging overleven. Soorten van open, zonnige plaatsen zijn (dankzij aanpassingen in morfologie en groeivorm) aanzienlijk minder gevoelig voor verdroging dan bos- en graslandsoorten. Clausen (1964) onderzocht verdrogingstolerantie van levermossen waaronder diverse dood-houtsoorten. Wimpermoss (*Blepharostoma trichophyllum*) overleefde 12 uur bij een relatieve luchtvochtigheid (RH) van 63% niet en Getand trapmos (*Lophozia incisa*) evenmin bij 12 uur met RH=84%. Epifyten zijn relatief meer verdrogingstolerant: Helmroestmos (*Frullania dilatata*) overleeft 12 uur met RH=12%. Verdrogingstolerantie neemt af bij hogere temperatuur: Steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*) vertoont bij 20 °C en RH>30% geen sterfte, maar bij 35 °C moet RH>80%. Een temperatuur van 45 °C wordt alleen getolereerd door soorten met een hoge verdrogingstolerantie. Bij epifyten gaan dit samen met kouderesistentie. Zo overleeft Flesjesroestmos (*Frullania tamarisci*) -40 °C voor 26-26 uur en veel epifyten overleven 4-5 dagen in ijs van -10 °C. De dood-houtsoorten Glanzend maanmos (*Cephalozia connivens*) en Getand trapmos sterven geheel af na 2 dagen in ijs van -10 °C.

Een consequentie van het belang van extern capillair water voor het functioneren van mossen is dat (structuur)kenmerken van de standplaats (vochtlevering, beschutting, expositie e.d.) een duidelijke invloed hebben op de soortensamenstelling en de abundantie van mossen (zie §5.4.5).

Mossen hebben blaadjes zonder cuticula en huidmondjes en zijn meestal één cellaag dik. De opname van nutriënten vindt plaats over het hele oppervlak van de groene plant. Deze nutriënten zijn afkomstig uit neerslag en doorval (K, Ca, N e.d. uit kronendak) (Rieley et al., 1979; Rambo & Muir, 1998a; Weibull, 2001) en mineraliserend organisch materiaal. Soorten verschillen in efficiëntie waarmee ze nutriënten in neerslag/doorval en organisch materiaal kunnen benutten (Bates, 2000). Ook de chemische eigenschappen van het substraat zijn belangrijk, vooral in de vestigingsfase wat o.a. aanleiding geeft tot soorten met een duidelijke voorkeur voor zure of basenhoudende standplaatsen. Dit verschil is gecorreleerd met de kation-uitwisselcapaciteit (CEC): soorten van zure standplaatsen hebben een lage CEC wat de opname van een overmaat van toxische aluminiumionen voorkomt (Büscher et al., 1990; Bates, 2000). Het obligate dood-houtmos *Buxbaumia viridis* blijkt zich alleen te vestigen op hout met een constant hoge vochtigheid (ongeacht pH) of, bij lagere vochtigheid, op hout met relatief hoge pH en/of fosfaatbeschikbaarheid. De eerste situatie kan zich voordoen op zeer beschutte plaatsen in naaldbos (zuur naalddhout), de laatste op door doorval aangerijkt hout onder loofbomen (Wiklund, 2003).

Mossen zijn evenals vaatplanten autotroof en dus afhankelijk van licht (Rincon, 1993). De metabolische activiteit van bodemmosses complementeert de fenologie van de vegetatie: in herfst, late winter en voorjaar vindt een sterke toename plaats in biomassa bij een hoge luchtvochtigheid en lage temperaturen. Lengtegroei vindt vooral plaats in de herfst (Rincon & Grime, 1989).

5.2.4 Macroklimaat

De meeste mossen met een voorkeur voor dood hout zijn te vinden op zuur, nutriëntenarm rottend hout in terreinen met een hoog neerslagoverschot en in bossen met een constant hoge relatieve luchtvochtigheid (zie §5.4.5). Veruit het meeste onderzoek aan dood-houtmosses is dan ook verricht in boreale en montane bossen op basenarme bodem en met een groot aandeel naaldbomen, vooral spar. Hier komen, in vergelijking met Nederland, veel meer soorten voor met een voorkeur voor dood hout, met veel soorten levermosses (Paton, 1999; Damsholt, 2002; foto 2).

De opvallende uitbreiding van mossen van bosbodems en dood hout (en dood hout en schors) in de 20^{ste} eeuw in Nederland (zie §5.2.2) betreft vooral soorten met een noordelijke (boreaal-gematigd en gematigd sensu Hill & Preston, 1998) verspreiding (Barkman, 1983), waaronder soorten die niet in Groot-Brittannië voorkomen (IJl dikkopmos; *Brachythecium oedipodium*, Grof snavelmos; *Eurhynchium angustirete*; Klein klauwtjesmos, *Hypnum pallescens*) of er nog steeds zeldzaam zijn (Geklauwd pronkmos, *Herzogiella seligeri*; Kwastjesmos, *Platygyrium repens*; Boommos, *Pylaisia polyantha*)

(Hill et al., 1994). De in Nederland uitbreidende levermossen Krulbladmos (*Nowellia curvifolia*) en Breed moerasvorkje (*Riccardia latifrons*) op dood hout en Bleek boomvorkje (*Metzgeria furcata*) en Gewoon schijfjesmos (*Radula complanata*) op schors zijn boreaal-gematigde soorten. Ook de uitbreiding van de boreaal-montane mossen Eikengaffeltandmos (*Dicranum fuscescens*) en Boomfranjemos (*Ptilidium pulcherrimum*) na 1950 is opvallend in het licht van klimaatverandering waarbij de aandacht vooral uitgaat naar atlantisch-mediterrane soorten (Frahm & Klaus, 2001; Van Tooren, 2004).



Foto 2. In Europa komt de grootste rijkdom aan dood-houtmossen, waaronder opvallend veel levermossen, voor in de door naaldboomsoorten gedomineerde montane en boreale gebieden. Hier het levermos *Mylia taylorii* (niet in Nederland) en het bladmos Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) op een dode liggende sparrenstam in het Tatra-gebergte, Slowakije (foto R.J. Bijlsma)

De toename van boreaal-gematigde soorten van humus en dood hout (en dood hout en schors) in de 20^{ste} eeuw in Nederland moet worden gezien als een reactie op de ontwikkeling van grotere boscomplexen op zure bodem met een flink aandeel naalddhout en geschikt substraat (schors van opgaande eik en beuk, dood (naald)hout, humus) en een beschut microklimaat (hoge luchtvochtigheid).

Door Dahl (1998) wordt de aanduiding ‘atlantisch’ gereserveerd voor vaatplanten en ‘oceanisch’ voor mossen en korstmossen. Atlantische vaatplanten hebben een verspreidingspatroon dat sterk correleert met wintertemperaturen. De verspreiding van oceanische mossen correleert echter met vochtigheidsfactoren zoals de hoeveelheid neerslag (zowel regen als sneeuw) en neerslagfrequentie. Hill & Dominguez Lozano (in Hill et al., 1994) wijzen er wel op dat de neerslagvariabele ‘regendagen’ (aantal dagen met tenminste 1 mm neerslag) statistisch gezien niet is te onderscheiden van lineaire combinaties van temperatuurvariabelen en gemiddelde jaarlijkse neerslag en zonneshijnduur. Forman (1964) heeft experimenteel onderzoek aan de dood-houtsoort Viertandmos (*Tetraphis pellucida*) in Noord-Amerika met succes opgeschaald tot areaalniveau: de verspreiding van Viertandmos wordt beschreven

door een combinatie van de variabelen gemiddelde maandelijkse minimum- en maximumtemperatuur en luchtvochtigheid als vertaling van de in experimenteel onderzoek gevonden variabelen dag- en nachttemperatuur en relatieve luchtvochtigheid.

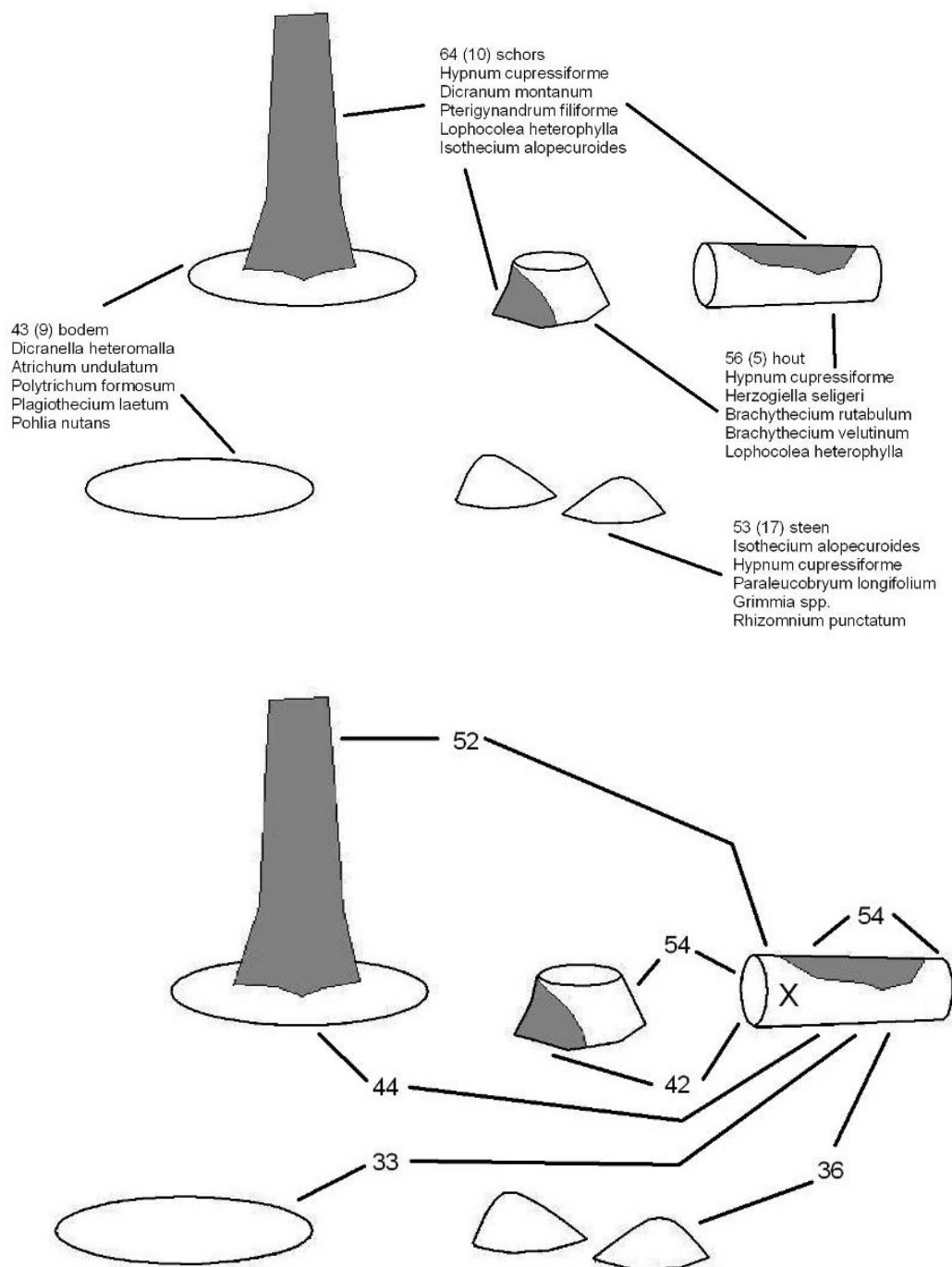
5.3 Habitatdiversiteit en dood hout

5.3.1 Terreinkenmerken

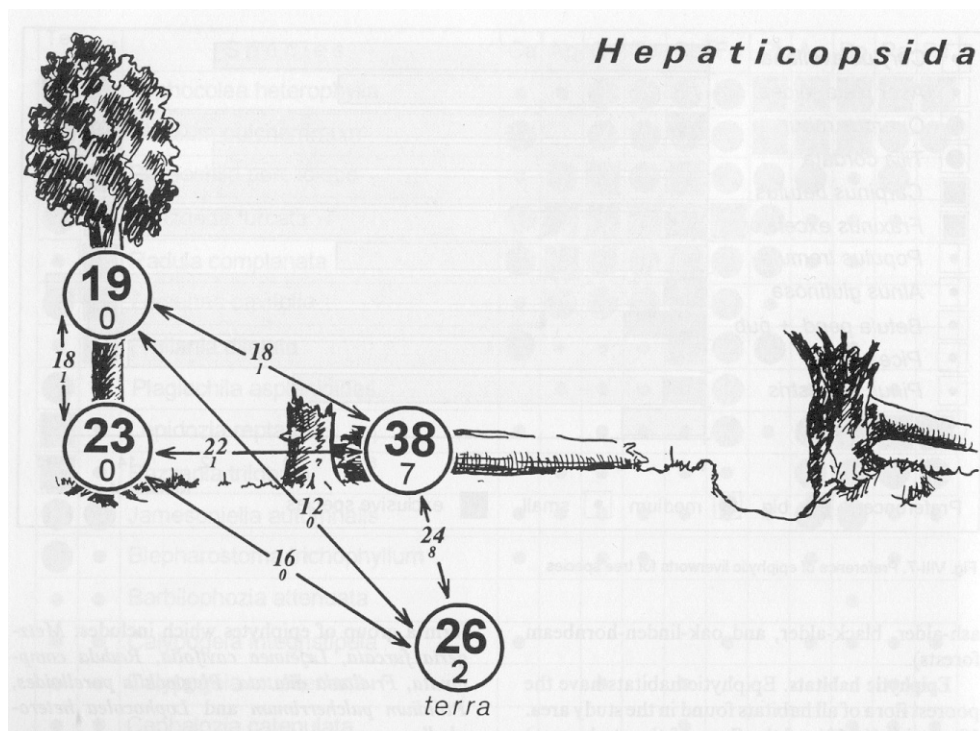
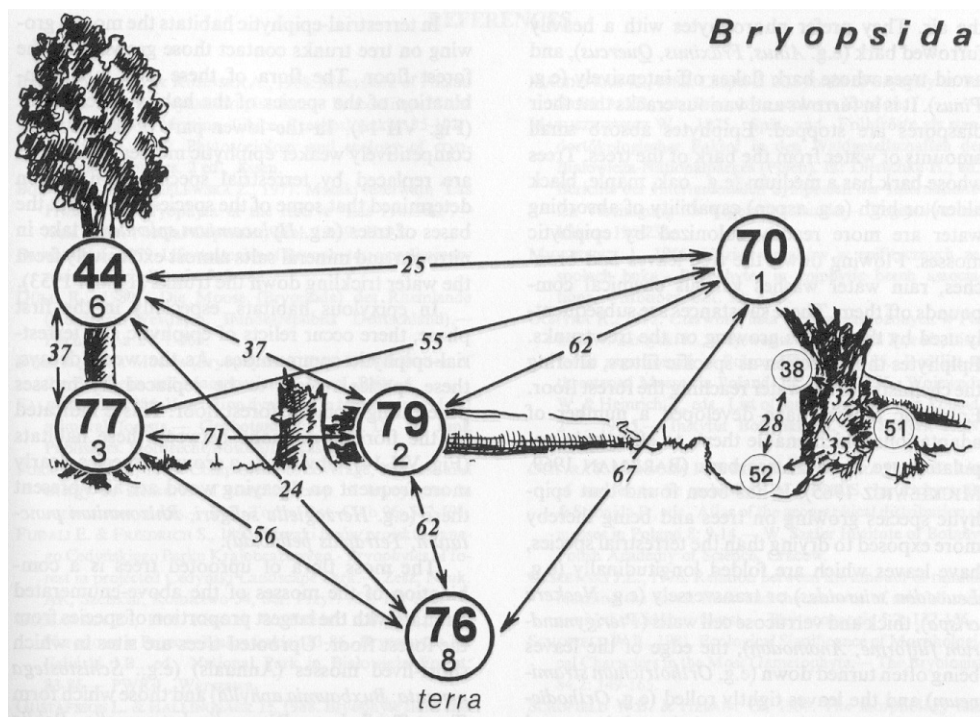
Uit veel studies blijkt dat de bryodiversiteit in een gebied wordt bepaald door terreinkenmerken op verschillende schaalniveaus (o.a. Rambo & Muir, 1998; Berg et al., 2002; Pharo & Beattie, 2002; Mills & MacDonald, 2005; Gignac & Dale, 2005): macroschaal (klimaat, fysiografie, historisch landgebruik e.d.), mesoschaal (reliëf, aandelen loof/naaldhout, diversiteit van substraten zoals rotsblokken, wortelkluiten, dood hout e.d.) en microschaal (ruwheid van schors, verteringsstadia van dood hout e.d.). Verschillen in soortenrijkdom en –samenstelling worden vaak voor een belangrijk deel verklaard door variabelen op macro- en mesoschaal ('site effects'), ook met betrekking tot mossen op dood hout (o.a. Odor & Van Hees, 2004). In een analyse van het voorkomen van karakteristieke mossen van oude, half-natuurlijke bossen in Zuid-Zweden, vinden Gustafsson et al. (1992) als belangrijkste variabelen de aanwezigheid van (slecht toegankelijke) hellingen met loofbos (positief effect), het percentage opstandsgrens naar open terrein (negatief effect) en de gemiddelde diameter van oude bomen (positief effect).

De soortendiversiteit van mossen in een terrein neemt toe naarmate het aantal geschikte habitats toeneemt. Voor een studiegebied in de US Pacific Northwest blijken late verteringsstadia van liggend dood hout de grootste bijdrage aan de bryodiversiteit te leveren: 83% van de levermossen en 55% van de bladmossen (van in totaal 29 levermossen en 58 bladmossen). Echter, slechts 30% van de soorten is selectief gebonden aan één type substraat: 10 op dood hout, 4 op humeuze bodem, 4 op loofbomen, 3 op rotsblokken en 6 op minerale bodem (Rambo, 2001). Dit patroon doet zich ook elders algemeen voor.

Barkman (1983) onderscheidt epixylen of lignicolen (soorten die alleen of vrijwel alleen op dood hout voorkomen) en epifyten of corticolen (op schors van levende bomen en struiken). Meer uitgebreide indelingen (o.a. Söderström, 1988b, Dierssen, 2001) onderscheiden naast corticolen, vroege en late lignicolen (epixylen in strikte zin resp. sapro-lignicolen) op weinig resp. sterk verteerd dood hout en humicole soorten op humeuze bodem. Deze aanduidingen omvatten duidelijk verschillende (micro)habitats (zie tabel 2).



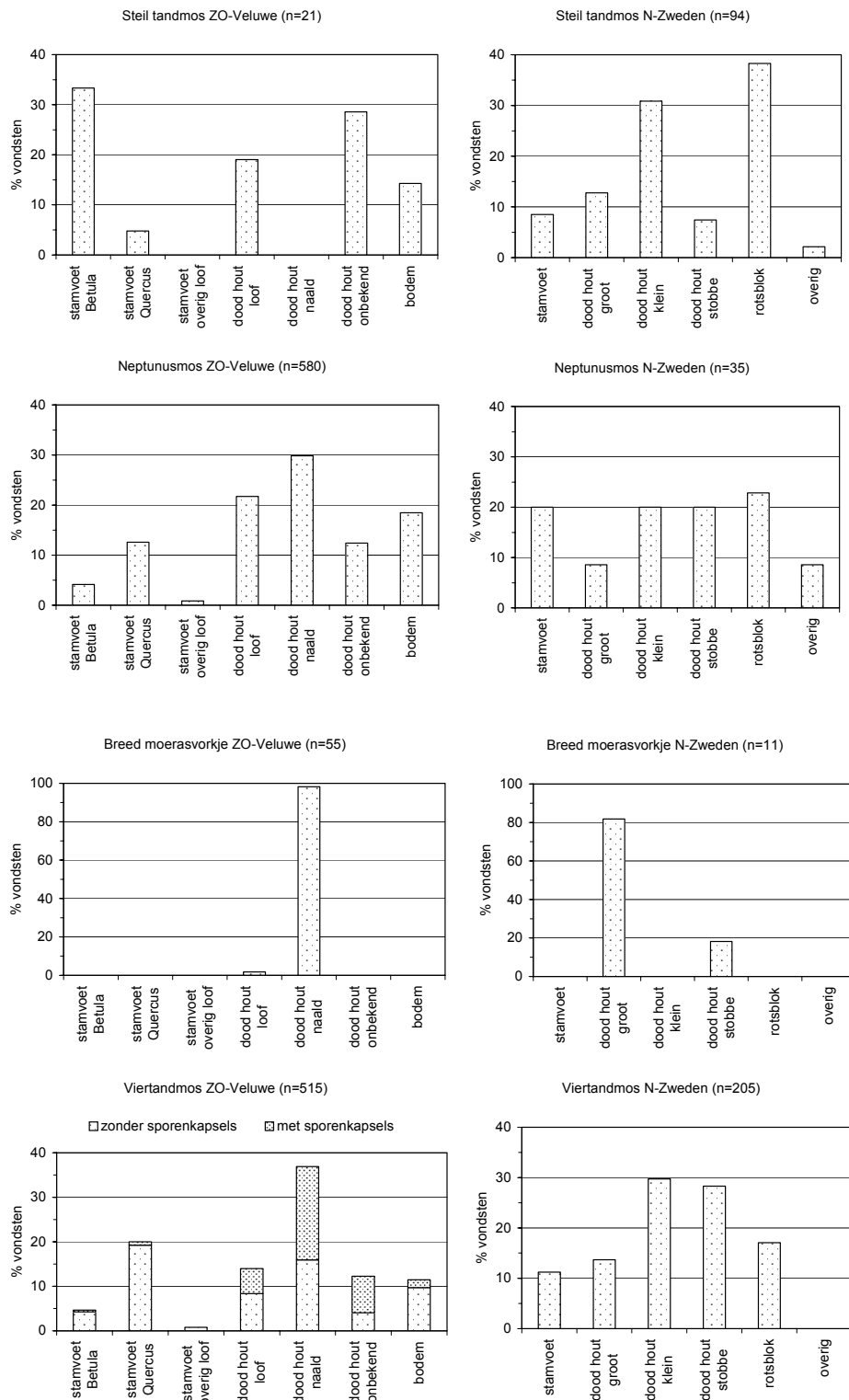
Figuur 3. Soortdiversiteit en –verwantschap in mosflora op diverse substraten in proefvlakken in beukenbossen in Midden-Europa (naar Schumacher, 2000, Tab. 10, 11 en Abb. 19). Boven: Totaal aantal soorten en (tussen haakjes) uniek aantal soorten (met top 5 in voorkomen) voor de substraten schors (grijs), hout, bodem en steen. Onder: Verwantschap (volgens Jaccard-index: $100 \times \text{gemeenschappelijke soorten} / \text{alle soorten}$) tussen enerzijds dood liggend stambout (met X) en anderzijds de substraten schors (boom, stam, stobbe), hout (stobbe), bodem (rond boomvoet en verder verwijderd) en stenen.



Figuur 4. Soortsdiversiteit en -verwantschap in mosflora op diverse substraten in bosgemeenschappen in het Nationaal Park Bialowieża (Polen) Boven: Bladmossen (uit Zarnowiec, 1995). Onder: Levermossen (uit Klama, 1995). In cirkels: totaal en exclusief aantal soorten. In pijlen: aantal gemeenschappelijke soorten.

Tabel 2. Indeling van substraten die als (micro)habitat voor houtmossen dienen (vergelijk ook figuur 3 en 4) met voorbeeldsoorten en grove indeling van soortgroepen en bryosociologische aanduiding (syntaxon) volgens Siebel & Van Dort (1999) aangevuld met het Nowellion volgens Marstaller (1986).

habitat/substraat	typische soort	soortgroep	syntaxon
- zwak zure tot basische schors van levende loofbomen - zure schors van levende loofbomen	- Trompetkroesmos (<i>Ulotia crispa</i>) - Bossig gaffeltandmos (<i>Dicranum montanum</i>)	corticolen	<i>Orthotrichetalia</i> <i>Dicrano-Hypnion filiformis</i>
stamvoeten van loofbomen op arme en rijke bodem	Knikkend palmpjesmos (<i>Isoetecium myosuroides</i>)	corticolen	<i>Isoetecion myosuroides</i> <i>Bryo-Brachythecion</i>
weinig tot matig verteerd, ontschorst dood (naald)hout	Krulbladmos (<i>Nowellia curvifolia</i>)	epixylen	<i>Nowellion curvifoliae</i>
- sterk verteerd, ontschorst dood hout - amorfe humus op ruwe, zure schors van levende loofbomen - verterende schors van dood (loof)hout	- Viertandmos (<i>Tetraphis pellucida</i>) - Steil tandmos (<i>Barbilophozia attenuata</i>) - Glad dikkopmos (<i>Brachythecium salebrosum</i>)	sapro-lignicolen	<i>Tetraphidion pellucidae</i> <i>Bryo-Brachythecion</i>
bosbodem met ectorganisch humus-profiel	Ijl dikkopmos (<i>Brachythecium oedipodium</i>)	humicolen	
humeuze minerale bodem met endorganisch humusprofiel	Pronkmos (<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>)	humicolen	<i>Dicranellion heteromallae</i>



Figuur 5. Substraatspectra van de dood-houtsoorten *Steil tandmos* (*Barbilophozia attenuata*), *Neptunusmos* (*Lepidozja reptans*), *Breed moerasvorkje* (*Riccardia latifrons*) en *Viertandmos* (*Tetraphis pellucida*) op de ZO-Veluwe (database R.J.Bijlsma, Duiven) en in een studiegebied in N-Zweden (naar Söderström, 1993, table 1; levende en dode *Picea*; dood hout groot: >10 cm max diameter; dood hout klein: <10 cm diameter).

Ten aanzien van humicolen is het van belang onderscheid te maken tussen humeuze minerale bodem (endorganisch humusprofiel met goed ontwikkelde Ah-horizont; zie Van Delft, 2004) en ectorganische humusprofielen (strooiselhorizonten; zie Van Delft, 2004). Gewoon maanmos (*Cephalozia bicuspidata*) en IJl dikkopmos (*Brachythecium oedipodium*) zijn voorbeelden van dood-houtsoorten die op de bodem op endorganische resp. ectorganische humusprofielen voorkomen.

Soorten van verterende schors van dode bomen of amorfe humus die accumuleert op rotsblokken en –wanden en op ruwe schors van levende bomen kunnen het beste tot de sapro-lignicolen worden gerekend.

Op beschut liggend, weinig verteerd dood hout op zure bodems kunnen epixyle levermosjes profiteren van de afwezigheid van snelgroeïende concurrenten. Naarmate het hout verder verteert, nemen op beschutte plaatsen zowel de vocht- als nutriëntenbeschikbaarheid toe (Wiklund, 2003) ten gunste van topkapselmossen gevolgd door slaapmossen of concurrentiekrachtige topkapselmossen (Barkman, 1958: 212). Op de nutriëntenrijke schors van dode, liggende loofbomen en op dood hout op basenrijke bodem domineren al in een vroeg stadium van vertering snelgroeïende slaapmossen die ook op de bosbodem (F-laag) of op stamvoeten voorkomen. Ook vaatplanten kunnen zich hier snel vestigen op dood hout. Onder periodiek of structureel droge condities verteert het hout veel minder snel en zullen zich op het ontschorste hout soorten vestigen die vaak als corticool (epifyt) domineren op loofbomen met zure schors.

Er is een uitgebreide bryosociologische literatuur die patronen in soortensamenstelling van de mosflora van dood en levend hout en humeuze bodem beschrijven als mosgemeenschappen (associaties) (o.a. Barkman, 1958; Philippi, 1965; Von Hübschmann, 1986; Marstaller, 1986; Bardat, 1993; Siebel & Van Dort, 1999; Dierssen, 2001). In grote lijnen corresponderen deze gemeenschappen met de indeling in corticolen, epixylen, sapro-lignicolen en humicolen (zie tabel 2). Het hiërarchisch classificatiesysteem dat door deze auteurs wordt gebruikt (klasse, orde, verbond, associatie), ontnemt echter het zicht op ecologische relaties tussen enerzijds soorten en anderzijds habitateisen waaraan kan worden voldaan door verschillende combinaties van substraten en microklimatologische condities. Een voorbeeld is het *Bryo-Brachythecion* met door slaapmossen gedomineerde mosgemeenschappen op enerzijds stamvoeten van bomen op rijke bodem en anderzijds op de schors van dood loofhout op zowel rijke als arme bodem. Deze voor veel mossoorten ecologische realiteit is moeilijk te plaatsen in een hiërarchisch classificatiesysteem: Lecoïnte (1975), de auteur van het verbond, plaatst dit in de nieuwe klasse *Hypnetea uncinatii* met gemeenschappen van dood hout en stamvoeten, Marstaller (1986) in de klasse *Lepidozietea reptantis* met dood-houtgemeenschappen en gemeenschappen van zure schors en zuur gesteente, Siebel & Van Dort (1999) in de klasse *Neckeretea* met door slaapmossen gedomineerde gemeenschappen van beschutte rots-, muur- en boomvoeten en Dierssen (2001) in de klasse *Cladonio-Lepidozietea reptantis*, als Marstaller maar zonder de gemeenschappen van zure schors en boomvoeten.

5.4 Dood hout als habitat

Dood hout komt in soorten, maten en condities. In deze paragraaf wordt de rol van boomsoort, type, diameter/volume, verteringsstadium en microklimaat samengevat.

5.4.1 Boomsoort

Er is opvallend weinig aandacht voor de betekenis van boomsoort voor mossen in relatie tot dood hout. Wel bekend is dat de mosflora van dood hout van loofbomen aanzienlijk verschilt in samenstelling van die van naaldbomen (Andersson & Hytteborn, 1991; Mills & MacDonald, 2005), maar binnen deze groepen lijken zich geen of alleen subtiele verschillen voor te doen in soortenrijkdom en –samenstelling. Heilmann-Clausen et al. (2005) vinden in het Draved Skov in Denemarken geen significante verschillen in het gemiddeld aantal soorten mossen per stam liggend dood hout tussen de loofboomsoorten *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus* en *Tilia*. Mills & MacDonald (2005) vinden geen verschillen in soortensamenstelling op dood hout binnen de groepen loof- en naaldboomsoorten in Alberta (*Populus*-soorten vs. *Abies*, *Picea* en *Pinus*).

In de Nederlandse situatie zijn naaldbomen zeer arm aan epifytische blad- en levermossen. Ook de rottende schors is arm aan soorten en pas op het ontschorste naaldhout kan zich een rijke mosflora ontwikkelen. Liggend dood hout van loofbomen heeft vaak al een epifytische mosflora afhankelijk van de boomsoort waarbij oude *Quercus*- en *Betula*-stammen op voedselarme bodem de meest acidofytische mosflora dragen (Barkman, 1958: 139 e.v.). Op de rottende schors breiden de slaapmossen (met name Gewoon klauwtjesmos, *Hypnum cupressiforme*) zich uit en deze krijgen gezelschap van soorten die profiteren van de relatief nutriëntenrijke schors (verbond *Bryo-Brachythecion*; tabel 2). Op voedselarme bodems is rottende schors van dode liggende loofbomen dan ook een karakteristiek habitat voor ‘rijke soorten’, zoals Glad dikkopmos (*Brachythecium salebrosum*) en Geplooid snavelmos (*Eurhynchium striatum*). Het ontschorste loofhout is daarentegen doorgaans zeer arm aan soorten (o.a. Doignon, 1952). De achtergrond van deze contrasten tussen 1) de mosflora’s op levende en dode schors van loofboomsoorten, met name eik en berk en 2) mosflora’s op ontschorst hout van loof- versus naaldbomen, is niet precies bekend. Waarom komen epixylische levermosjes vooral voor op ontschorst naaldhout?

Het is niet uitgesloten dat het beeld van genoemde contrasten nog wijzigt naarmate er meer en zwaarder dood hout van een grotere verscheidenheid in het bos blijft liggen. Bossen met zwaar liggend dood eikenhout zijn er in Nederland vrijwel niet. In het Neuenburger Urwald boven Bremen komen op zware ontschorste eikenstammen de epixylische levermosjes Zanddubbeltjesmos (*Odontoschisma denudatum*) en Krulbladmos (*Nowellia curvifolia*) voor die in Nederland vrijwel uitsluitend op dood naaldhout worden gevonden. Andersson & Hytteborn (1991) vonden op liggende dode stammen van Ratelpopulier (*Populus tremula*) in Fiby Urskog bij Uppsala de meeste soorten epixylische levermossen (zoals *Anastrophyllum bellerianum*, *Lophozia*

ascendens en Krulbladmos, *Nowellia curvifolia*) in vergelijking met dood hout van *Picea*, *Pinus* en *Betula*.

Ongetwijfeld spelen fysisch-chemische en anatomische kenmerken van het dode hout (resultierend in verschillen in pH, buffer capaciteit, watercapaciteit e.d.; Rayner & Boddy, 1988) een rol, maar hoe deze samenhangen met vestigingscondities van mossen is onvoldoende onderzocht (zie echter §5.4.4). Smith (1982: 206) refereert aan experimenten waarbij de groei van mossen op agar met schorsextracten van verschillende boomsoorten (en afkomstig van verschillende hoogtes op de stam) is onderzocht. Dat fysisch-chemische kenmerken een overheersende rol spelen bij het structureren van epifytische mosgemeenschappen blijkt uit onderzoek van Palmer (1986). Hij onderzocht het voorkomen van gemeenschappelijke epifytische mossen in bossen zonder gemeenschappelijke boomsoorten (in de analyse) en vindt desondanks overeenkomstig (multivariaat) geordende mosgemeenschappen.

Een sterk onderbelicht aspect van het effect van boomsoort op de samenstelling van mosgemeenschappen is de chemische samenstelling van doorval. Weibull (2001) concludeert dat variatie in de samenstelling van mosgemeenschappen op granietblokken van 0.5-2 m doorsnede goeddeels wordt verklaard door de boomsoort boven de rotsblokken. *Picea* geeft acidofytische, *Ulmus*, *Fraxinus* en *Acer* basifytische en *Quercus* en *Betula* intermediare mosvegetaties. Wiklund (2002) concludeert dat de vestiging van *Buxbaumia viridis* op dood hout afhankelijk is van de samenstelling van het kronendak: onder loofbomen zijn pH en fosfaatstatus van het dode hout hoger dan onder naalddhout wat de vestiging ten goede komt.

5.4.2 Type

Voor dood-houtmosses zijn liggend dood hout en stobben het belangrijkste substraat. Staand dood hout is voor korstmossen een specifieke standplaats, o.a. voor calicioide soorten op ontschorst hout (Moen & Jonsson, 2003).

Veel bryosociologisch onderzoek aan mosvegetaties op dood hout in Midden-Europa betreft vooral zaagstobben (Philippi, 1965; Marstaller, 1986; Cornelissen & Karssemeijer, 1987; Schumacher, 2000). Waarschijnlijk hebben stobben (ook wel: stompen) al in de eerste helft van de 20^{ste} eeuw de natuurlijke uitbreiding en vestiging van dood-houtmossen in Nederland mogelijk gemaakt (zie §5.2.2) en ook nu nog dragen ze sterk bij aan de bryodiversiteit in bossen, met name in betrekkelijk jonge eiken- en beukenbossen en in plantagebossen van naalddhout (Cornelissen & Karssemeijer, 1987). In spaartelgenbos (omgevormd eikenhakhout) vormen stobben vaak het enige dood-houtsubstraat van betekenis o.a. voor Neptunusmos (*Lepidozia reptans*). In 20^{ste} eeuwse beukenbossen is nog nauwelijks sprake van natuurlijke sterfte en windworp. Uitgebroken beukentakken liggen meestal in de schaduw van de boomkroon en worden nauwelijks door mossen gekoloniseerd; zaagstobben van beuk liggen in (kleine) open plekken en vormen oases voor dood-houtmossen.

Stobben in plantagebossen behoren meestal tot hetzelfde verteringsstadium. Uit een vergelijking van de mosflora's van dood hout in beheerde en niet-beheerde sparrenbossen in Midden-Zweden blijkt dat in het beheerde bos in dit gebied dood hout vooral voorkomt als stobben in een laat verteringsstadium. Hier heeft Viertandmos (*Tetraphis pellucida*) een significant hogere bedekking dan in het niet-beheerde bos waar juist epixylische levermosjes (*Anastrophyllum bellerianum*, *Lophozia ascendens* en Gedrongen kantmos, *Lophocolea heterophylla*) werden aangetroffen dankzij de aanwezigheid van liggend dood hout in intermediaire verteringsstadia (Söderström, 1988b). Kimmerer (1993) vindt in de Adirondack mountains (New York) een significant hogere gemiddelde bedekking van de dood-houtsoorten Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*) en Goudklauwtjesmos (*Hypnum imponens*) op liggend dood naaldhout in vergelijking met stobben. Het concurrentiegevoelige Viertandmos (*Tetraphis pellucida*) heeft een hogere bedekking op stobben, mogelijk als gevolg van het significant grotere aantal door verstoringen ontstane gaten (gaps) in de moslaag op stobben in vergelijking met liggend dood hout (Kimmerer, 1993). Mills & MacDonald (2005) vinden geen verschillen in samenstelling van de mosflora's van stobben en liggend dood hout binnen loof- en naaldhout. Gustafsson et al. (2004) merken op dat veel vondsten van de (in Zweden) rode-lijstsoort *Buxbaumia viridis* afkomstig zijn van stobben in oude productiebossen. In Zweden is het voorkomen van de neofyt Geelsteeltje (*Orthodontium lineare*) in plantagebossen van den en spar gecorreleerd met het aantal stobben (en in minder mate stamvoeten), maar niet met liggend dood hout; de reden is onbekend (Hedenäs et al., 1989a).

Er is weinig bekend over eventuele verschillen in vestigingsmilieu tussen liggend dood hout als gevolg van windworp versus natuurlijke sterfte (op stam). Windworp gaat gepaard met aanzienlijke veranderingen in het microklimaat (licht, neerslag, luchtvochtigheid). Stammen die uiteindelijk omvallen na jarenlang als dood staand hout in het bos aanwezig te zijn geweest, komen voor mossen beschikbaar als ontschorst, uitgeloozd en vaak door spechten bewerkt hout in een meer beschut bosklimaat. Een groot verschil is uiteraard de wortelkruit en –kuil na windworp, een belangrijk substraat voor mossen en vaatplanten.

Liggend dood hout in contact met de bosbodem is rijker aan epixylische mossen dan stammen die (deels) los komen van de grond (b.v. rustend op takresten) dankzij een constantere vochtvoorziening vanuit de bodem (Heilmann-Clausen & Christensen, 2003). Söderström (1989) noemt 7 soorten levermossen die niet werden aangetroffen op dode sparrenstammen die meer dan maximaal 55 cm boven de grond los kwamen, waaronder de in Nederland voorkomende soorten Langbladig buidelmos (*Calypogeia integristipula*), Neptunusmos (*Lepidozia reptans*), Gedrongen kantmos (*Lophocolea heterophylla*) en Breed moerasvorkje (*Riccardia latifrons*).

5.4.3 Diameter/volume

Voor dood hout met grotere diameters ('CWD: coarse woody debris') worden vaker meer mossoorten en meer epixylische specialisten opgegeven. Andersson & Hytteborn (1991) vonden dat het gemiddeld aantal epixylen per liggende dode stam

significant (kwadratisch) toeneemt met toenemende diameter: van 0.5 naar 4.5 soorten voor diameters van 7.5 naar 45 cm; 13 van de 16 epixylen werd gevonden op stammen in de grootste diameterklasse >40 cm maar de meeste soorten kwamen ook wel op kleine diameters voor. Söderström (1988a) vond in Midden-Zweden epixylen gewoonlijk op sparrenstammen met intermediaire diameter (ca. 10-20 cm), maar *Anastrophyllum hellerianum* vooral op stammen dikker dan 40 cm. Op sparrenstammen in Noord-Zweden ontbraken 7 soorten epixylische levermossen op stammen dunner dan 20 cm diameter, waaronder de ook in Nederland voorkomende soorten Steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*), Neptunusmos (*Lepidozia reptans*), Getand trapmos (*Lophozia incisa*), Breed moerasvorkje (*Riccardia latifrons*) en Viertandmos (*Tetraphis pellucida*).

Kruys et al. (1999) vinden in N-Zweden een sterke voorkeur van rode-lijstsoorten van mossen, korstmossen en fungi voor grotere diameters dood (sparren)hout in intermediaire en late verteringsstadia. De enige aangetroffen rode-lijstmossen zijn *Anastrophyllum hellerianum* en *Lophozia ascendens* op dood hout met gemiddelde diameters van 13.6 resp. 17.9 cm: bepaald geen zwaar dood hout! Odor & Van Hees (2004) vinden voor vrijwel alle soorten mossen op dood hout in Hongaarse beukenbossen stamvolume als (zeer) significante predictor in logistische regressies, maar de goodness-of-fit van de modellen kan op grond van hun tabellen niet goed worden beoordeeld.

De bijzondere betekenis van liggend dood hout met grote diameters wordt door enkele studies genuanceerd en gerelativeerd. Uit een simulatiestudie van Kruys & Jonsson (1999) op grond van 1257 op mossen, korstmossen en fungi geïnventariseerde sparrenstammen in N-Zweden blijkt dat bij kleine totale volumes dood hout (ca. 1-4 m³ha⁻¹) de soortenrijkdom op dood hout rechtevenredig toeneemt met het aandeel dun dood hout ('fine woody debris' met diameter 5-9 cm) en bij grotere totale houtvolumes (ca. 32-64 m³ha⁻¹) met het aandeel dik dood hout ('coarse woody debris', met diameter ≥ 10 cm). Bij kleine totale volumes is dus een groot aantal kleine stammetjes gunstiger voor de totale soortenrijkdom dan enkele dikke stammen. Laaka-Lindberg et al. (2005) analyseerden het voorkomen van de epixylische levermosjes *Anastrophyllum hellerianum*, *Lophozia longiflora* en Gewoon trapmos (*L. ventricosa* incl. *silvicola*) op sparrenstammen in een proefvlak in Z-Finland en vonden weliswaar verschillen in voorkeur met betrekking tot type, stamdiameter en percentage ontschorsing maar stellen ook dat het bereik van voorkomen van alle soorten zeer breed is en sterk overlapt. Dit opportunisme kan volgens deze auteurs worden gezien als een algemeen geldige strategie van soorten die afhankelijk zijn van tijdelijk beschikbare, 'patchy' substraten. De mate waarin deze soorten gebruik (kunnen) maken van substraten van verschillende grootte, toestand en ruimtelijke verdeling wordt vooral bepaald door de regeneratieve strategie (vegetatieve en/of generatieve dispersiecapaciteit; zie §5.5.2). Een illustratie van het opportunistisch gedrag van epixylen is dat in het studiegebied van Laaka-Lindberg et al. 37% van de voorkomens van *Anastrophyllum* liggend dood hout betreft met diameters <5 cm; Söderström (1988a) vond dat deze soort in N-Zweden als enige een sterke voorkeur heeft voor zware liggende sparrenstammen met diameters >40 cm. Heilmann-Clausen et al. (2005) vonden in een studie van 72 dode stammen verdeeld over 7

soorten loofbomen in Draved Skov (Denemarken) geen ondersteuning voor de hypothese dat zwaar dood hout (tot 75 cm diameter) van groot belang is voor de soorten diversiteit van mossen en paddenstoelen, maar in hun steekproef ontbraken diameters <20 cm, 'fine woody debris' en naaldhoutsoorten.

Een voor mossen belangrijk verschil tussen dun en dik dood hout is dat de zijanten van dikke liggende stammen een habitat vormen dat niet of moeilijk door slaapmosses (afkomstig van de bosbodem) wordt gekoloniseerd (Söderström, 1988a). De stamzijanten van dik dood hout (vanaf ca. 30 cm diameter) vormen vanaf de bosbodem nissen met een beschut microklimaat die lange tijd door epixylen kunnen worden benut, ook in late verteringsstadia (Rambo & Muir, 1998b).

5.4.4 Verteringsstadium

In de loop van de vertering van het dode hout veranderen diverse fysisch-chemische kenmerken in meer of mindere mate (o.a. Wiklund, 2003; Christensen & Vesterdal, 2003; Van Hees, 2003).

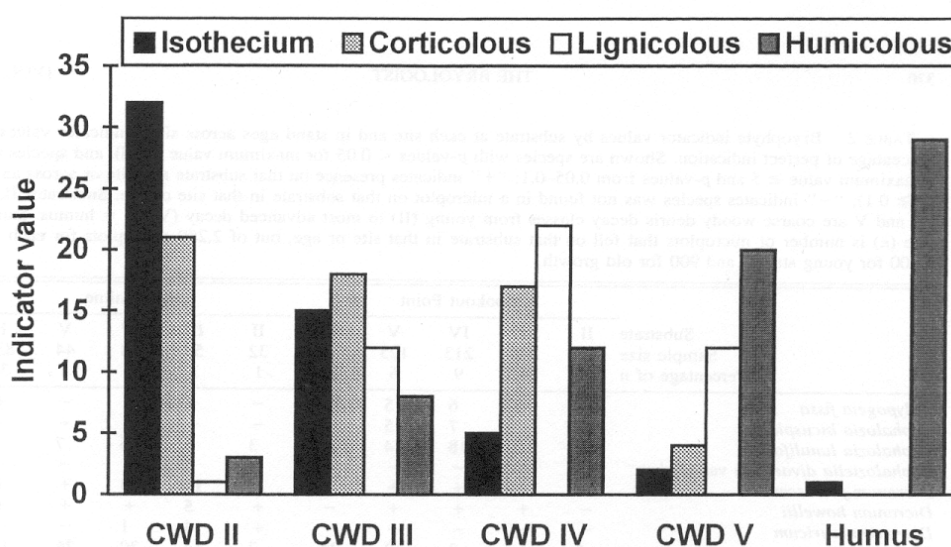
Vochtgehalte in verterend hout is zeer variabel en sterk afhankelijk van droge of natte periodes (Wiklund, 2003), gemiddeld 40-60% met enigszins hogere waarden voor latere verteringsstadia (o.a. Van Hees, 2003). Na een natte periode is het vochtgehalte van de late verteringsstadia wel significant hoger dan van de vroege stadia en vaak hoger dan 200% (Wiklund, 2003).

De pH (meestal gemeten in suspensie van gemalen houtmonsters) is bij beuk ca. 0.5 eenheid hoger in het jongste verteringsstadium (met >50% schorsbedekking) ten opzichte van de latere stadia (Van Hees, 2003; Christensen & Vesterdal, 2003); voor de latere verteringsstadia is er geen verschil in pH tussen stammen in bos op zand en klei: ca. 4.8 (Van Hees, 2003). Ook Philippi (1966) vond geen verschil in pH van dood hout van naald- en loofsoorten met de *Nowellia*-gemeenschap afkomstig van kalkarme en kalkrijke standplaatsen. Voor de pH en het totaal en uitwisselbaar Ca van levende schors is wel een sterke afhankelijk met de standplaats bekend (o.a. Gustafsson & Eriksson, 1995). Geklauwd pronkmos (*Herzogella seligeri*) heeft op de arme bodems van de ZO-Veluwe een duidelijke voorkeur voor dood loofhout (47%; 27% op dood naaldhout; n=113; database R.J.Bijlsma, Duiven). Pas op rijkere bodem komt deze soort zeer vitaal en concurrentiekrachtig voor op dode stammen en voeten van levende bomen. Wiklund (2003) vond geen trendmatige (significante) verschillen in pH in relatie tot vertering bij Fijnspar, Berk, Ratelpopulier en Grove den. Ook de verschillen tussen de soorten zijn gering (maar statistisch niet bewerkt).

Het N-gehalte (% massa van droge stof) neemt tijdens de vertering van het dode hout duidelijk toe, gemiddeld van ca. 0.3 tot 0.9% voor Fijnspar, Berk en Ratelpopulier (Wiklund, 2003) en van ca. 0.2 tot 0.7% voor Grove den en Beuk (Wiklund, 2003; Christensen & Vesterdal, 2003; Van Hees, 2003). Het P-gehalte is een grootte-orde kleiner dan %N en tamelijk variabel rond 0.04% ongeacht boomsoort en met een tendens van toename tijdens het verteringsproces (Wiklund,

2003; Van Hees, 2003). Zowel C/N- als C/P-ratio nemen duidelijk af met verteringsstadium (Christensen & Vesterdal, 2003).

De successie van de mosvegetatie op dood hout is in grote lijnen afhankelijk van het verteringsstadium zoals samengevat door Barkman (1958: 212). Op ontschorst, liggend dood hout gaat de ontwikkeling van kleine, sterk aangehechte epixylische levermosjes naar robuuste, terrestrische slaapmossen. Aan deze successie gaat nog een stadium vooraf op verterende schors(resten). Van de vele studies nadien hebben Cornelissen & Karssemeijer (1987) in detail de relatie tussen mosflora en verteringsstadium uitgewerkt voor sparrenstompen in de Ardennen. Zij gebruiken een 5-delige schaal voor het coderen van het verteringsstadium met 2 corticole stadia, 2 epixylische stadia en een terrestrisch-humicool stadium. Naast verteringsstadium wordt vaak ook de ruwheid (Cornelissen & Karssemeijer, 1987) of textuur (o.a. Söderström, 1988a, 1989) van het verterende hout gecodeerd.



Figuur 6. Indicatorwaarden voor Knikkend palmpjesmos (*Isothecium myosuroides*) en drie ecologische groepen mossen voor 4 verteringsstadia van dood hout (CWD II-V) en humeuze bodem in de Cascade Range, Oregon (uit Rambo & Muir, 1998b, figure 1). De indicatorwaarde is maximaal (100%) als alle individuen (bedekking) van een soort (of ecologische groep) in één stadium voorkomen en als de soort op alle stammen van dat stadium voorkomt.

Een gedetailleerde statistische analyse van mosindicatorgroepen voor verteringsstadia van dood hout is uitgevoerd door Rambo & Muir (1998b) in een door *Tsuga* en *Pseudotsuga* gedomineerd studiegebied in de Cascade Range, Oregon. Zij onderscheiden 5 verteringsstadia en gebruiken de index IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997) voor het karakteriseren van indicatorsoorten en -groepen. Figuur 6 geeft een overzicht van de indicatorwaarden per ecologische groep verdeeld over de verteringsstadia. Uit deze figuur blijkt dat er naast duidelijke trends in relatie tot vertering ook sprake is van een breed ecologisch bereik en een grote overlap in voorkomen van soorten en ecologische groepen zoals ook al geconstateerd in relatie tot stamdiameter (§5.4.3). Deze conclusie wordt ook ondersteund door diverse andere studies (o.a. Söderström, 1989; Crites & Dale, 1998).

Over de achtergrond van voorkeur van soorten en groeivormen in relatie tot het verteringsstadium van dood hout is weinig bekend maar zal met vochtgehalte en pH te maken hebben. Philippi (1966) onderzocht sporenkieming en protonemagroei van diverse humicole en sapro-lignicole mossoorten in relatie tot pH. Hij vond pH(H₂O)-waarden van 4,9-5,5 voor humicole standplaatsen (*Calypogeietum fissae* en *Nardietum scalaris*), 4,2-4,3 voor weinig verteerd dood hout van *Abies* en *Picea* (*Nowellia*-gemeenschap, *Ptilidio-Hypnetum pallescentis*) en 3,9-4,3 voor sapro-lignicole standplaatsen (*Tetraphidetum pellucidae*, *Calypogeietum neesiana*). Voor het pH-optimum voor protonemagroei kunnen binnen de epixylische soorten twee groepen worden onderscheiden met een optimum 1) onder pH=6,5 (Krulbladmos, *Nowellia curvifolia*; Echt maanmos, *Cephalozia lunulifolia*, Houtbuidelmos, *Calypogeia suecica*) en 2) voor pH=7-8 (Geklauwd pronkmos, *Herzogella seligeri*; Gedrongen kantmos, *Lophocolea heterophylla*; *Buxbaumia viridis*; *Riccardia palmata*) met Wimpertjesmos (*Blepharostoma trichophyllum*) en Boomfranjemos (*Ptilidium pulcherrimum*) intermediair. Voor de tweede groep ligt het pH-optimum voor protonemagroei dus ruim boven de gemiddelde waarde van het natuurlijke substraat. Hegewald (1984) heeft voor zes soorten *Dicranaceae* pH(H₂O)-optima voor protonemagroei bepaald, o.a. voor de dood-houtsoorten Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*; pH=3,5-5), Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*; pH=3,5-6) en Priembladmos (*Dicranodontium denudatum*; pH=3,5-7,5).

Dat een aanzienlijke groep dood-houtmossen voor protonemagroei een pH-optimum heeft dat hoger ligt dan de pH van het natuurlijke substraat geeft een nog groter gewicht aan de mogelijke betekenis van doorval voor de vestiging van mossen op dood hout (zie §5.4.1).

5.4.5 Microklimaat

Het doorslaggevend belang van het microklimaat voor het optreden van mossen in het algemeen en van epifyten en dood-houtsoorten in het bijzonder volgt uit eco-fysiologische overwegingen (zie §5.2.3) en is een onbetwist ervaringsfeit. Heilmann-Clausen et al. (2005) zien hierin een opvallend verschil met paddenstoelen van dood hout waarvoor zij geen duidelijk effect vinden van microklimaatvariabelen op de soortendiversiteit.

Het microklimaat kan niet worden losgezien van terreinkenmerken op meso- en macroschaal (zie §5.3.1). Voor een gegeven terrein is beschutting dan wel blootstelling aan wind is wellicht de belangrijkste factor die de relatieve luchtvochtigheid en daarmee het voorkomen van mossen beïnvloed. Reliëf, bosstructuur (b.v. uniforme dunning) en afstand tot een bosrand worden dan ook vaak als significante variabelen opgegeven in relatie tot het voorkomen van karakteristieke dood-houtsoorten (o.a. Söderström, 1988b, Andersson & Hytteborn, 1991, Mills & MacDonald, 2005, Heilmann-Clausen et al., 2005). Ten aanzien van de gevoeligheid voor randeffecten lijkt er een verschil te zijn tussen de respons van epixylische (lever)mossen en (calicioide) korstmossen. Moen & Jonsson (2003) vinden in N-Zweden dat geïsoleerde sparrenbosjes (in een natuurlijk veenlandschap) voor lever-

mossen eenzelfde (ongeschikt) habitat vormen als bosranden van grotere boscomplexen ongeacht de vorm van de bosjes. Er zou hier sprake zijn van randeffecten tot >50 m van de bosrand. Voor de korstmossen kan de kern van ronde geïsoleerde bosjes wel geschikt habitat vormen vergelijkbaar met de kern van grotere boscomplexen. Zij benadrukken wel dat randeffecten complex zijn en dat er sprake is van soortspecifieke responsies. Ook Gignac & Dale (2005) vinden in W-Canada significant negatieve randeffecten op het voorkomen van mossen in tegenstelling tot korstmossen. Zij maten een trendmatige afname van temperatuur en lichtintensiteit tot 15 m vanuit de rand van bosfragmenten (met vnl. *Populus tremuloides* en *Picea*-soorten).

Over het effect van gaten in het kronendak ('gaps') op het voorkomen van verdrogingsgevoelige mossen wordt verschillend gedacht, vaak in samenhang met de waardering van beheerde versus niet-beheerde bossen als leefgebied voor mossen (zie ook §5.5.3). Andersson & Hytteborn (1991) noemen een hogere neerslag en instraling en een grotere variatie in relatieve luchtvochtigheid en temperatuur als kenmerken voor gaps ten opzichte van gesloten bos. In gaps zou derhalve geen sprake zijn van een stabiele hoge relatieve luchtvochtigheid. Söderström (1988b) vindt dat bosbouwkundige dunningen leiden tot grotere gaten in het kronendak waardoor de bodem makkelijker uitdroogt. Rambo & Muir (1998a) wijzen juist op licht als beperkende factor (in de door *Tsuga* gedomineerde bossen in hun studiegebied) en dus het belang van gaps. Mijn ervaring ten aanzien van het voorkomen van droogtegevoelige en 'noordelijke' mossoorten op de ZO-Veluwe komt overeen met die van bovengenoemde auteurs maar wijkt in interpretatie af. Uniform bosbouwkundig gedund ouder naaldbos, met name dennenbos, kan inderdaad worden beschouwd als een woestijn voor droogtegevoelige mossen, vooral als reliëf ontbreekt. Bovendien wordt het zwaardere dode hout na een dunning meestal integraal afgevoerd. Echter, grotere gaten in het kronendak van min of meer gesloten plantagebossen van (douglas)spar zijn soms rijk aan noordelijke soorten (waaronder veenmossen en varens zoals Gebogen driehoeksvaren) en, wanneer dood hout aanwezig is, karakteristieke dood-houtmossen. Het gaat hierbij zonder uitzondering om de zuidrand van de open plek waar een zgn. 'open-schaduwklimaat' heerst (Stoutjesdijk, 1974; Barkman & Stoutjesdijk, 1987; Siebel, 1993): directe straling van de zon bereikt ook zomers de bosbodem niet en de dag- en nachttemperaturen liggen vaak lager dan die van de omgeving. Bovendien is er niet alleen sprake van een hogere neerslag (minder door boomkronen ingevangen regen), maar ook van een geringe verdamping en een hoge condensatie (dauw, rijp). In spontaan gevestigde naaldbossen (zoals in het Nationaal Park Veluwezoom) komen weinig scherp-begrensde gaten in het kronendak voor maar geeft ruimtelijke variatie in stamdichtheid en leeftijd aanleiding tot meer en minder open schaduw en het optreden van karakteristieke dood-houtsoorten (zoals Echt maanmos, *Cephalozia lunulifolia*, en Krulbladmos, *Nowellia curvifolia*) ondanks het feit dat hier nog weinig dood hout met grotere stamdiameters aanwezig is (foto 3). De opvallende concentratie van bijzondere epixylische levermoesjes in het Nationaal Park Veluwezoom (voorbeeld in fig. 7) betreft vooral voormalig eikenhakhout dat eind 19^{de} en begin 20^{ste} eeuw is doorplant met Grove den. De dode dennenstammen liggen in een windluw bos waarin toch voldoende (diffuus) licht de bosbodem bereikt (foto 4).

Kwantitatieve microklimatologische gegevens ontbreken echter en nader onderzoek ten aanzien van het stralingsklimaat in relatie tot ruimtelijke variatie in bosstructuur is zeer gewenst.



Foto 3. Spontaan gevestigd dennenbos met kleine open plek met o.a. Krulbladmos (*Nowellia curvifolia*) en Glanzend maanmos (*Cephalozia connivens*) op dood dennenhout. Nationaal Park Veluwezoom (Grote Emmer). (foto R.J. Bijlsma, april 2004)



Foto 4. Met dennen doorplant voormalig eikenbakhout met o.a. Breed moerasvorkje (*Riccardia incurvata*) en Krulbladmos (*Nowellia curvifolia*) op dood dennenhout, naast relictsoorten van boswallen en stamvoeten van eiken- en berkenbakhout die zijn overgestapt op dood hout zoals Neptunusmos (*Lepidozia reptans*) en Gaaf buidelmos (*Calypogeia muelleriana*). Nationaal Park Veluwezoom (Essop). (foto R.J. Bijlsma, april 2004)

In Nederland zijn de ZO-Veluwe en het plateau van Vaals rijk aan karakteristieke dood-houtsoorten: beide zijn relatief hoog gelegen en hebben een jaarlijks neerslagoverschot van meer dan 320 mm. Het ligt in de verwachting dat ook de door grond- en/of oppervlaktewater beïnvloede grotere boscomplexen elders in principe rijk zijn (of kunnen worden) aan dood-houtsoorten vooral in gebieden met een hoog neerslagoverschot zoals in Midden- en NW-Drenthe en op de Utrechtse Heuvelrug (>280 mm) (Heijboer & Nellestijn, 2002). Hier is nog geen systematisch onderzoek naar het voorkomen van dood-houtmossen uitgevoerd.

Enkele auteurs (o.a. Lesica et al., 1991; Rambo & Muir, 1998a; Rambo, 2001) stellen dat zwaar dood hout in bossen bijdraagt aan een stabiele relatieve luchtvochtigheid, waarbij Franklin et al. (1981) (in)direct als referentie wordt opgevoerd. In deze publicatie wordt alleen nadrukkelijk ingegaan op de betekenis van zwaar dood hout in relatie tot het afdammen van stroompjes en beken ("stepped stream profiles") waardoor de berging en afvoer van water in het stroomgebied sterk wijzigt wat ongetwijfeld zeer ten goede komt aan de relatieve luchtvochtigheid.

5.5 Soortstrategieën en beheer

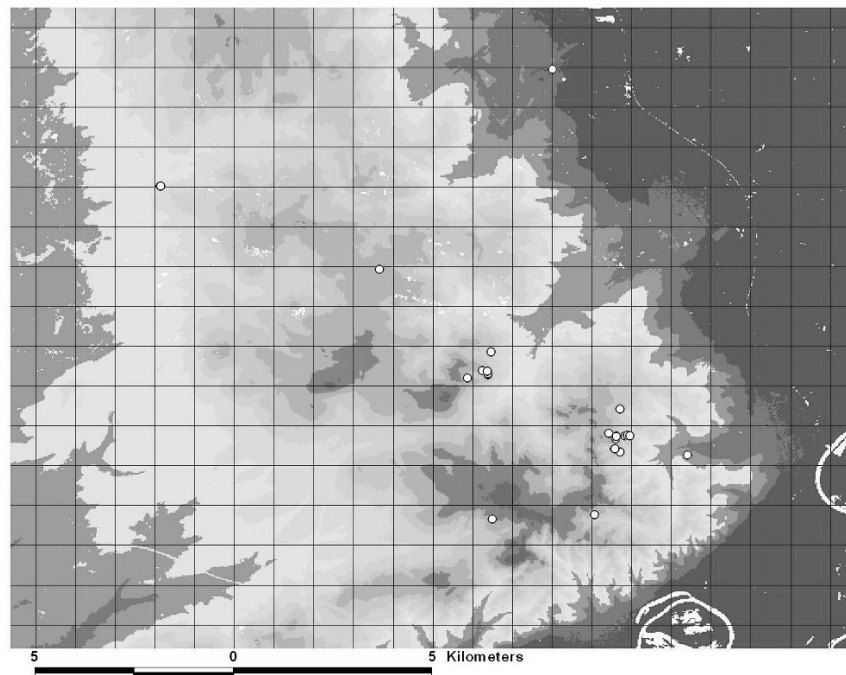
Voor het beantwoorden van vragen ten aanzien van de geschiktheid van het Nederlandse bos(landschap) voor mossen met een voorkeur voor dood hout is het nodig kenmerken van soorten in verband te brengen met substraat- en terreindynamiek. Hoe en op grond van welke eigenschappen zijn soorten in staat veranderingen in hun leefgebied te volgen of te benutten? In deze paragraaf staat deze vraag naar de dynamische koppeling tussen soorten en een veranderende omgeving centraal (Hengeveld & Walter, 1999), toegespitst op dood-houtsoorten.

5.5.1 Zeldzaamheid en life-history strategieën

Inzicht in de achtergrond van zeldzaamheid van soorten is een goed startpunt voor onderzoek naar soortstrategieën in relatie tot hun omgeving. Longton (1992) en Laaka-Lindberg et al. (2000) (zie ook Longton & Hedderson, 2000) analyseerden de mate van zeldzaamheid in de Britse mosflora in relatie tot regeneratieve kenmerken en vonden dat 1) van de soorten die (frequent of zelden) sporenkapsels vormen, relatief meer eenhuizige dan tweehuizige soorten zeldzaam zijn, 2) soorten die geen sporenkapsels vormen aanzienlijk zeldzamer zijn dan soorten die dat frequent of zelden wel doen, 3) relatief meer tweehuizige dan eenhuizige soorten geen sporenkapsels vormen en 4) de vorming van broedlichamen voor vegetatieve verspreiding niet is geassocieerd met huizigheid of zeldzaamheid maar soorten die sporenkapsels noch broedlichamen vormen vrijwel zeker zeldzaam zijn. Deze patronen zouden volgens Longton c.s. het gevolg kunnen zijn van een kleiner of (b.v. door klimaatverandering) voor vestiging ongeschikt wordend leefgebied waardoor tweehuizige soorten minder frequent kapsels vormen (doordat mannelijke en vrouwelijke planten minder vaak in elkaars nabijheid voorkomen) en bij eenhuizige soorten

zelfbevruchting toeneemt wat in beide gevallen resulteert in de afname van genetische recombinatie en een verminderd adaptatievermogen.

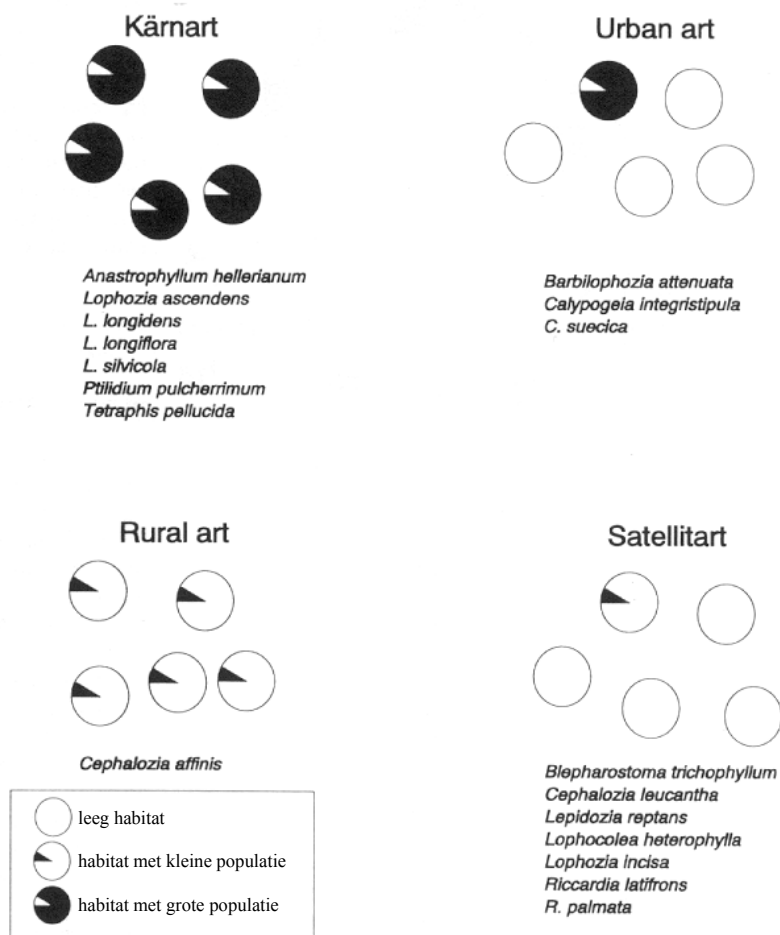
In tabel 1 zijn de kenmerken huizigheid, en de mate waarin sporenkapsels (bladmossen) of perianthen (levermossen) en vegetatieve broedlichamen worden gevormd weergegeven alsook de sporengrootte. Dit laatste kenmerken wordt door During (1979, 1992) (zie ook Longton, 1997) gebruikt voor het onderscheiden van de levensstrategie 'pendelsoort' ('shuttle species') met sporen $>20\mu\text{m}$, kenmerkend voor regelmatig (voorspelbaar) verstoorde standplaatsen, ten opzichte van soorten met kleinere sporen, waartoe 'kolonisten' met een korte en 'blijvers' ('perennial stayers') met een langere levensduur worden gerekend. Alle soorten met een (volgens tabel 1) voorkeur voor dood hout moeten volgens dit schema voornamelijk tot de kolonisten worden gerekend. Het verschil tussen kort- en langlevend is echter onbevredigend en de soorten die zelden (in Nederland nooit) sporenkapsels of perianthen vormen (zoals Stobbegaffeltandmos, Steil tandmos en Zanddubbeltjesmos) hebben dankzij droogtetolerante broedlichamen (zie §5.5.2) meer het karakter van pendelsoorten dan van kolonisten (zoals al opgemerkt door Longton, 1997). Deze en ongetwijfeld tal van andere mossoorten kunnen tenminste vele decennia op een zeer bepaalde plek vitaal aanwezig zijn in verschillende microhabitats zonder zich uit te breiden, ondanks de aanwezigheid van geschikt habitat in de directe en wijdere omgeving. Het zijn in dit opzicht zeker geen kolonisten zoals Krulbladmos (*Nowellia curvifolia*) of Breed moerasvorkje (*Riccardia latifrons*) die zich blijkbaar over grote afstanden verspreiden en op de ZO-Veluwe zijn aan te treffen als recente, geïsoleerde vestigingen (fig. 7).



Figuur 7. Verspreiding van Krulbladmos (*Nowellia curvifolia*) op de ZO-Veluwe (database R.J.Bijlsma, Duiven) met hoogtelijnen en km-bokraster. Een typische kolonist die zich over grote afstanden vestigt op dood hout van voornamelijk Grove den en wellicht alleen in het Nationaal Park Veluwezoom metapopulaties heeft (Imbos, Essop).

Van veel soorten is onbekend op welke wijze zij zich daadwerkelijk over grotere afstanden verspreiden. Dat hierbij ook broedlichamen (aanzienlijk) groter dan 20 µm effectief kunnen zijn, blijkt uit de zeer snelle recente uitbreiding van de epifytische mossen Knikkersterretje (*Syntrichia papillosa*) en Broedkroesmos (*Ulota phyllantha*) (Van Melick, 2004). Ook is weinig bekend van historische vestigingscondities en van verschillen in dispersiecapaciteit van soorten tussen regio's in verschillende delen van het areaal.

Door diverse auteurs wordt benadrukt dat dood hout een tijdelijk en gefragmenteerd substraat is dat in alle verteringsstadia min of meer continu aanwezig moet zijn in een gebied om een duurzame (meta)populatie van dood-houtmossen te kunnen garanderen: locale extinctie moet worden gecompenseerd door (her)kolonisatie anders sterft een soort uit. Deze visie veronderstelt (ten onrechte: zie hieronder) dat dispersie de belangrijkste beperkende factor is ten aanzien van het optreden van dood-houtmossen (o.a. Rambo & Muir, 1998a).



Figuur 8. Het CURS-model uitgaande van kern- en satellietsoorten uitgewerkt voor dood-houtsoorten in N-Zweden (uit Söderström & Jonsson, 1992; legenda vertaald). Zie tekst. Steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*) en Langbladig buidelmos (*Calypogeia integristipula*) gedragen zich ook op de ZO-Veluwe als 'urban species'; Gedrongen kantmos (*Lophocolea heterophylla*) is hier echter een zeer algemene 'core species'. NB *Cephalozia affinis* wordt meestal als synoniem van Echt maanmos (*C. lunulifolia*) beschouwd.

Het metapopulatieconcept is met name uitgewerkt door Söderström c.s. (Söderström, 1989; Söderström & Jonsson, 1992; Herben & Söderström, 1992; Söderström & Herben, 1997), uitgaande van de 'core-satellite species' hypothese van Hanski (1982, 1999). Hierbij zijn lokale abundantie en regionale frequentie de belangrijkste parameters. Kernsoorten ('core species') zijn abundant in de meeste geschikte locaties; satellietsoorten ('satellite species') zijn schaars in slechts enkele van de geschikte locaties. De andere twee mogelijkheden zijn dat een soort abundant voorkomt in slechts enkele van de geschikte locaties ('urban species') of schaars in bijna alle geschikte locaties ('rural species'). Deze vier mogelijkheden vormen samen het CURS-model (fig. 8).

Herben & Söderström (1992) onderzochten het gedrag van een metapopulatiemodel geparametriseerd voor de dood-houtsoorten Geelsteeltje (*Orthodontium lineare*) en Boomfranjemos (*Ptilidium pulcherrimum*). Het model laat zien dat de afstand tussen geschikte plekken ('patches') in relatie tot de dispersiecapaciteit van de betreffende soort het meeste effect heeft op de duurzaamheid van de metapopulatie. Een weinig realistische aanname hierbij is dat een plek ('patch') een beperkte levensduur heeft (en lokale extinctie dus onvermijdelijk is), maar daarna weer beschikbaar komt als vestigingsmilieu. Een onjuiste aanname is verder dat de dood-houtsoorten uitsluitend voorkomen in habitat met een beperkte (korte) levensduur. De meeste van deze soorten komen ook voor op substraten met een aanzienlijk geringere turnover zoals stamvoeten en rotsblokken (zie §5.3.1). Dit geldt (in Nederland) ook voor Boomfranjemos en Geelsteeltje. Deze vorm van risicospreiding moet dus als strategie worden aangemerkt, waarbij een soort zich ten aanzien van verschillende substraten tegelijkertijd als 'blijver', 'kolonist' en 'pendelsoort' (sensu Dunning) gedraagt.

Metapopulatiedynamica veronderstelt dispersie als meest beperkende factor (zie ook Söderström & Herben, 1997). Diverse auteurs stellen of vermoeden dat dit zelden het geval zal zijn voor (dood-hout)mossen en dat habitatbeschikbaarheid veelal beperkend is (o.a. Söderström & Jonsson, 1992; Laaka-Lindberg et al., 2000; Hedenäs et al., 2003; Pharo et al., 2004). Het is echter niet eenvoudig beide factoren te scheiden, ook niet in systemen waarbij sprake is van één substraat, zoals bij epifyten (Heegaard, 2000; Hedenäs et al., 2003). Ten aanzien van de mossoortensamenstelling op wortelkluiten in de Adirondack Mountains, New York, heeft Kimmerer (2005) wel een sterke dispersielimitatie aangetoond. De kluiten worden in korte tijd gekoloniseerd door een zeer klein aantal soorten uit de beschikbare pool van soorten.

De Nederlandse situatie laat zien dat juist de strikt aan dood hout gebonden epixylische levermossen zich over grote afstanden kunnen vestigen en hier geleidelijk (over een periode van decennia) een areaal kunnen opbouwen (fig. 6; zie ook §5.2.2). In hoeverre er sprake is van dispersielimitatie is dus een kwestie van tijdschaal. Volgens Hedenäs et al. (1989b) wordt de kolonisatiesnelheid van de dood-houtneofiet Geelsteeltje (*Orthodontium lineare*) in Z-Zweden beperkt door dispersie (incl. vestiging). Deze soort, afkomstig van het zuidelijk halfrond, breidt zich sinds het begin van de 20^{ste} eeuw invasief uit in NW-Europa. Ook hier is dispersielimitatie dus relatief.



Figuur 9. De verspreiding van de dood-houtsoort Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*) in het zeer oude Mantingerbos (Drenthe) (database R.J.Bijlsma, Duiven). Deze soort is waarschijnlijk sterk dispersielimiteerd.



Foto 5. Voormalige berkenhakhoutstoof met geheel door het zeldzame Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*) begroeide stamvoeten. Nationaal Park Veluwezoom (Zijpenberg). Ook deze vindplaats is klein (doorsnede van ca. 50 m) met populaties op dode eikenstammetjes en stamvoeten van berk (foto R.J. Bijlsma, augustus 2005).

Voor een klein aantal dood-houtmossen in Nederland is dispersie wellicht de meest beperkende factor en wel voor de tweehuizige soorten die hier geen sporenkapsels/perianthen vormen (vergelijk tabel 1) en ook elders in NW-Europa zich zelden generatief vermeerderen. Van deze soorten produceren Steil tandmos

(*Barbilophozia attenuata*) en Zanddubbeltjesmos (*Odontoschisma denudatum*) weliswaar rijkelijk broedkorrels (van ca. 20x25 µm), maar op de huidige vindplaatsen op de ZO-Veluwe lijkt geen sprake van uitbreiding op geschikt substraat. Priembladmos (*Dicranodontium denudatum*) verspreidt zich lokaal door loslatende blaadjes en is niet zeldzaam in het uitgestrekte oude bosgebied op het vuursteeneluvium bij Vaals/Vijlen. Op de ZO-Veluwe komen twee geïsoleerde vindplaatsen voor waarvan niet bekend is of het refugia zijn of recente vestigingen over grote afstand; beide liggen wel in oude bosgroeiplaatsen. Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*) is het beste voorbeeld van een dispersiegeïmiteerde soort in Nederland. Vegetatieve vermeerdering vindt plaats door door dunne broedtakjes ('flagellen'). Ook deze soort is niet zeldzaam op het vuursteeneluvium maar elders in Nederland gaat het bijna altijd om vindplaatsen met een doorsnede van enkele tientallen meters ondanks de aanwezigheid van geschikt substraat (ontschorst dood hout, stamvoeten van Ruwe berk en eik; foto 5). Figuur 9 geeft de verspreiding in het Mantingerbos, één van de oudste bosgroeiplaatsen in Nederland waar bovendien vanaf ca. 1970 dood hout is blijven liggen en geschikt habitat volop aanwezig lijkt te zijn.

Van deze mogelijk door dispersie gelimiteerde soorten is niet bekend onder welke omstandigheden ze zich ooit hebben gevestigd en of de huidige vindplaatsen als refugia moeten worden beschouwd. Het zeer zeldzame Zweepmos (*Bazzania trilobata*) dat ook op dood hout voorkomt, is ook zo'n geval. Wellicht gaat het hierbij om een 'extinction debt' (Tilman et al., 1994; Jonsson et al., 2005) waarbij restpopulaties zich nog wel langdurig kunnen handhaven maar van uitbreiding geen sprake meer is. Het kan ook zijn dat deze soorten altijd diffuus aanwezig zijn geweest als gevolg van suboptimale (b.v. klimatologische) condities.

5.5.2 Reproductie en vestiging

Grime (2001) maakt voor vaatplanten onderscheid tussen strategieën van de gevestigde plant ('established phase') en regeneratieve strategieën. Het belang van deze tweedeling is dat, hoewel er duidelijke patronen zijn in samenhang van beide strategieën, veel soorten één of meer regeneratieve strategieën te zien geven wat resulteert in verschillend ruimtelijk gedrag tussen en binnen soorten. Dit geldt ook voor mossen. De indeling van levenstrategieën voor mossen volgens During (1979) richt zich in hoge mate op regeneratieve kenmerken.

In Midden-Zweden onderzocht Söderström (1993) van 17 levermosjes het optreden van perianthen op verschillende substraten en concludeert dat de meeste soorten bij voorkeur of zelfs uitsluitend op dood hout kapselen. Zo werd Echt maanmos (*Cephalozia lunulifolia*) uitsluitend kapselend aangetroffen op dood hout ondanks meer vondsten op rotsblokken en humeuze bodem dan op dood hout. Ook op de ZO-Veluwe worden sporenkapsels of perianthen bij een aantal dood-houtsoorten met een breed substratspectrum vooral gevormd op dood hout, zoals voor Gewoon maanmos (*Cephalozia bicuspidata*; fig. 1), Neptunusmos (*Lepidozia reptans*) en Viertandmos (*Tetraphis pellucida*; fig. 5).

Söderström (1989) vond in een studiegebied in N-Zweden dat dood-houtsoorten die zowel lokaal als regionaal frequent voorkomen ('core species') vaak sporenkapsels vormen, waaronder Boomfranjos (*Ptilidium pulcherrimum*), Gewoon trapmos (*Lophozia ventricosa* incl. *L. silvicola*) en Viertandmos (*Tetraphis pellucida*). De laatste twee vormen ook broedkorrels voor asexuele voortplanting. Regionaal schaarse maar lokaal frequent voorkomende soorten ('urban species') bleken zich voornamelijk vegetatief te verspreiden, zoals Steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*), Langbladig buidelmos (*Cahypogeia integristipula*), en Houtbuidelmos (*C. suecica*).

De N-Zweedse kernsoorten Boomfranjos en Gewoon trapmos gedragen zich in Nederland niet als dood-houtsoorten. Boomfranjos is tweehuizig, vormt geen broedkorrels en heeft grote sporen (25-27µm). In Nederland is dit vrij zeldzame epifytische levermos in 1928 voor het eerst gevonden en breidt zich sinds 1940 gestaag uit, waarbij (tot ca. 1995) twee keer sporenkapsels zijn aangetroffen (Gradstein & Van Melick, 1996). Boomfranjos heeft in Nederland dus in ca. 50 jaar een groot areaal opgebouwd via lange-afstandverspreiding met zware sporen. Of zich in Nederland een duurzame, reproducerende (meta)populatie ophoudt, is niet bekend. Het is waarschijnlijk nergens een kernsoort zoals in N-Zweden, waar sporenkapsels frequent voorkomen en ook dood hout als substraat dient. Gewoon trapmos is eveneens tweehuizig, maar heeft aanzienlijk kleinere sporen (11-15 µm) en produceert volop broedkorrels van 20-25 µm; perianthen zijn slechts enkele malen in Nederland gevonden. Het is een vrij algemeen levermos in de wat oudere heide-terreinen. Het schaars voorkomen van perianthen in Nederland zou kunnen wijzen op het ontbreken van geschikt habitat voor reproductie. In Z-Finland kent Gewoon trapmos een breed spectrum van substraten (stobben, liggend dood hout, humeus zand, rotsen), maar seksuele reproductie komt alleen voor op dood hout (diameter >5cm) in late verteringsstadia (Laaka-Lindberg, 2000, 2005).

Laaka-Lindberg et al. (2005) beschouwt asexuele reproductie op frequent voorkomende suboptimale substraten als een strategie om een optimaal substraat voor seksuele reproductie (zwaar dood hout) stapsgewijs te bereiken. Deze intrigerende hypothese werpt een nieuw licht op het voorkomen van Gewoon trapmos in de Nederlandse heidevelden die wellicht als suboptimaal substraat moeten worden aangemerkt ten opzichte van dood hout¹. Eenzelfde hypothese geldt wellicht voor het tweehuizige Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*) (en zie verder §5.2.2 ten aanzien van diverse soorten van voorheen humeuze bodem in tabel 1). Het in Nederland opvallend schaars voorkomen van Gewoon trapmos op dood hout heeft waarschijnlijk te maken met de schaarste van spontane heide- en stuifzand-bebossingen. Na de aanleg van dennenplantages in heideterreinen en stuifzanden zal door toenemende strooiselaccumulatie de terrestrische standplaats sterk zijn verslechterd waarna de soort uit het bos is verdwenen. De komst van dood hout in deze bossen kwam te laat om de terrestrische standplaats te compenseren: er is sprake van een 'substraatbreuk'. In spontane heide- en stuifzandbebossingen verdwijnt de heide zeer geleidelijk, gelijktijdig met het geleidelijk beschikbaar komen van dood hout. Gewoon trapmos maakt hier dankbaar gebruik van (foto's 6-8).

¹ Het is wel zeer de vraag of en zo ja hoe een evenwichtige sex-ratio gehandhaafd kan worden bij (her)kolonisatie van grotere oppervlakten suboptimaal substraat middels (asexuele) broedkorrels.

Gespecialiseerde broedkorrels voor asexuele voortplanting komen bij 46% van de Britse levermossen voor en bij 18% van de bladmossoorten (Laaka-Lindberg et al., 2000). Een stengeltje Gewoon trapmos kan 1000-7000 broedkorrels produceren (foto 9), wat met een stengeldichtheid van 22-29 cm⁻² en een gemiddelde koloniegrootte van 18 cm² neerkomt op een productie van 400,000 tot 6,800,000 broedkorrels per kolonie in één groeiseizoen (Laaka-Lindberg, 1999). Volgens Cleavitt (2002) (referentie naar Longton & Schuster, 1983) zouden levermossen zich niet vegetatief kunnen vermeerderen door fragmentatie van de mosplant, wat bij bladmossen wel algemeen het geval is zoals via bladtoppen, blaadjes of takscheuten maar ook door stengelfragmenten en –toppen (Heinken & Zippel, 2004). Cleavitt stelt dat de mosplant van soorten die sterk zijn aangewezen op asexuele reproductie voor lange-afstandverspreiding, meer droogtetolerant is dan van soorten die in dit opzicht afhankelijk zijn van sporen. Ook dit is een interessante hypothese in het licht van het voorkomen van sapro-lignicole blad- en levermossen in heideterreinen en/of open loofbossen (vnl. met eik en berk), waaronder mossen die zich als relictsoorten gedragen, zoals Steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*), Zweepmos (*Bazzania trilobata*) en Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*) (Bijlsma, 2002) en die in Nederland nooit fertiel zijn gevonden.

Ten aanzien van vestiging en soortinteracties van dood-houtmossen is weinig bekend. Kimmerer (1993, 1994) onderzocht in de Adirondack Mountains, New York, interacties tussen Viertandmos (*Tetraphis pellucida*), een soort die zich zowel door sporen als broedkorrels voortplant, en Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*), die zich voornamelijk vegetatief verspreidt met broedtakjes ('flagellen'). Bij lage dichtheid van de scheuten (onder suboptimale condities) vormt het eenhuizige Viertandmos alleen broedkorrels; bij hogere scheutdichtheid gaan mannelijke scheuten domineren en worden sporenkapsels gevormd. Bij hoge scheutdichtheid sterven kolonies sneller af (incl. jonge kapsels) dan bij lage dichtheid. Deze verhoogde mortaliteit in seksuele kolonies werd ook gevonden door Pohjama & Laaka-Lindberg (2003) bij het epixylisch levermosje *Anastrophyllum hellerianum*. Viertandmos en Stobbegaffeltandmos zijn weinig concurrentiekrachtig en worden in het studiegebied van Kimmerer overgroeid door robuustere mossen als Zweepmos (*Bazzania trilobata*), Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) en Goudklauwtjesmos (*Hypnum imponens*). Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*) overgroeit Viertandmos wel maar Stobbegaffeltandmos niet. Viertandmos handhaaft zich goed door gebruik te maken van frequent verstoorde microhabitats op dood hout, ook als deze zich voordoen op enige afstand. De lokale verspreiding van Stobbegaffeltandmos beperkt zich tot ruimtelijk geaggregeerde substraten. Broedtakken kiemen aanzienlijk sneller dan de broedkorrels van Viertandmos, maar vestiging treedt alleen op in verstoorde microhabitats in de directe omgeving van de moederkolonie. Dit verschil in gedrag geldt ook voor de Nederlandse situatie.



Foto's 6-8. Gewoon trapmos (*Lophozia ventricosa*) kan in spontane stuifzandbebossingen het verdwijnen van terrestrische groeiplaatsen compenseren met groeiplaatsen op dood dennenhout. Bij als plantages aangelegd bos in beide en stuifzand is daarentegen sprake van een 'substraatbreuk': het levermosje verdwijnt van de bodem (heideachtige vegetatie) voordat dood hout beschikbaar komt. Planken Wambuis (Mosselse Zand), spontaan jong dennenbos op stuifzand, met groeiplaatsen van Gewoon trapmos op dood dennenhout (foto's R.J. Bijlsma, oktober 2005).

In het algemeen spelen eenzijdige interacties tussen soorten in mosgemeenschappen geen grote rol (During & Lloret, 2001). In hoeverre de in dit opzicht afwijkende resultaten van Kimmerer typisch zijn voor dood-houtgemeenschappen is niet bekend. McAlister (1995) vond geen significante interacties bij kweekproeven met drie mossoorten afkomstig van dood hout in het Duke Forest, North Carolina.

5.5.3 Beheer en boshistorie

Er zijn betrekkelijk veel studies verricht naar verschillen in samenstelling van de mosflora van beheerde versus niet-beheerde (natuurlijke en half-natuurlijke) bossen, enerzijds om de bruikbaarheid van indicatorsoorten en –groepen (zoals rode-lijstsoorten) te toetsen, anderzijds om effecten van beheeringrepen op de biodiversiteit te kunnen evalueren. Dood hout speelt hierbij altijd een grote rol. Naast beheerd versus niet-beheerd ('natural', 'virgin') is er onderzoek verricht naar jong versus oud ('ancient') en aaneengesloten versus gefragmenteerd bos.

In een studie naar het voorkomen van epixylische mossen en korstmossen in een natuurlijke en beheerde opstand (met vnl. fijnspar) in NO-Zweden vond Söderström (1988b) 9 en 22 soorten met een duidelijke voorkeur voor het niet-beheerde resp. beheerde bos en 4 indifferente soorten. De typische mossen van het onbeheerde bos zijn alle dood-houtsoorten waaronder 1 korstmos, 2 bladmossen en 6 levermossen waarvan alleen Gedrongen kantmos (*Lophocolea heterophylla*), Boomfranjemos (*Ptilidium pulcherrimum*) en Gewoon trapmos (*Lophozia ventricosa/silvicola*) in Nederland voorkomen. Van de 22 soorten van het beheerde bos zijn er 12 korstmos en 10 bladmos. Er is geen verschil in de totale hoeveelheid dood hout tussen beide opstanden, maar in het beheerde bos vormen zaagstobben in een laat verteringsstadium het belangrijkste type dood hout. Söderström schrijft de verschillen in mosflora toe aan het ontbreken van verteringsstadia van dood hout en de openheid (hogere instraling, geringere luchtvochtigheid) van het beheerde bos. Epixylische levermossen zijn het meest gevoelig voor uitdroging. Ook Gustafsson & Hallingbäck (1988) noemen de groep van zeldzame levermossen op zwaar liggend dood hout als belangrijkste verschil tussen beheerd en niet-beheerd ('virgin') bos met o.a. Getand trapmos (*Lophozia incisa*) en Zanddubbeltjesmos (*Odontoschisma denudatum*). In een studie naar het voorkomen van dood-houtsoorten in beheerde sparrenbossen in N-Zweden vonden Kruys et al. (1999) 13 epixylische levermossen waaronder alle 6 soorten die in het studiegebied van Söderström alleen voorkwamen in de niet-beheerde opstand. Gustafsson et al. (2004) vergeleken 'key habitats' en productiebossen (hoger dan 15m) in Zweden en vonden praktisch geen verschillen in cumulatieve soortenrijkdom van indicator- en rode-lijstsoorten van mossen en korstmossen waaronder epixylische levermossen.

Het onderscheid beheerd versus niet-beheerd (natuurlijk) zonder meer is dus weinig zinvol vanuit een biodiversiteitsperspectief. Gustafsson et al. (2004) stellen dat de biodiversiteitswaarde van oude productiebossen waar selectief wordt gekapt (in tegenstelling tot kaalkap), wordt onderschat. Andersson & Hytteborn (1991) pleiten ervoor de kwaliteit van een systeem voor organismen met speciale eisen aan hun

omgeving (substraat, microklimaat e.d.) als uitgangspunt te nemen voor het beheer (in plaats van natuurlijkheid). Ook zij noemen 'epixylische specialisten' als indicatorgroep die gevoelig is voor uitdroging. Jonsson et al. (2005) gaan nog verder en wijzen op de noodzaak van soortspecifieke beheerdoelstellingen (doelsoorten of soortengroepen op een bepaald ruimtelijk schaalniveau).

Qua uitkomst vergelijkbare studies betreffen verschillen in mosflora tussen jong en oud bos (o.a. Lesica et al., 1991; Laaka, 1992; Rambo & Muir, 1998a). Ook hier worden epixylische mossen van zwaar dood hout naar voren geschoven als indicatorgroep. Het concept oud-bossoort ('ancient woodland indicator', 'continuity indicator') wordt echter ten aanzien van soorten met een potentiële grote dispersiecapaciteit terecht bekritiseerd (Norden & Appelqvist, 2001; Rolstad et al., 2002). Ohlson et al. (1997) concludeerden in een studie van vaatplanten, blad- en levermosses, korstmossen en fungi in boreale moerasbossen dat zowel de hoge biodiversiteit als de aanwezigheid van 'continuïteitsindicatoren' in deze bossen sterk afhankelijk zijn van de factor dood hout incl. wortelkuilen en -kluiken. Zij stellen dat onderzoek naar de dispersie-ecologie van de betreffende indicatoren nodig is voor ze als zodanig kunnen worden gebruikt.

Al deze studies hebben als gemeenschappelijke boodschap dat verstoringsregimes (waaronder beheermaatregelen) die aanleiding geven tot meer heterogene leefgebieden (habitatdiversiteit, microklimatologische condities), tevens aanleiding geven tot een verhoogde bryologische diversiteit waarbij de aanwezigheid van aan dood hout gerelateerde habitats een sleutelfactor is (o.a. Ross-Davis & Frego, 2002; Humphrey et al., 2002). In de meer intensief beheerde bossen spelen mosgemeenschappen in niet-beheerde (of aan beheer ontsnapte) refugia een belangrijke rol bij de regeneratie van het bos (Fenton & al., 2003; Fenton & Frego, 2005). In Nederland spelen bosrelicten die zijn opgenomen in jongere heide- en stuifzandbebossingen eenzelfde belangrijke rol (foto 4).

Een aspect dat in de literatuur weinig aandacht krijgt maar voor tenminste de Nederlandse situatie van belang is, betreft de mate en uitgestrektheid van spontane ontwikkeling van bos in voormalige heide- en stuifzandgebieden. In §5.4.5 is aangegeven dat er in spontane stuifzandbebossingen met Grove den een continue variatie in microklimaat ontstaat met een flink aandeel open-schaduw door verschillen in dichtheid en leeftijd van bomen. Deze ruimtelijke variatie op stuifzand is vooral het gevolg van geomorfologische verschillen tussen landduinen, uitgestoven laagten en overstoven plateaus (Bijlsma et al., 2005) en wordt versterkt door begrazing door grote herbivoren. In §5.5.2 is het begrip 'substraatbreuk' geïntroduceerd in relatie tot het compenseren van terrestrische groeiplaatsen met groeiplaatsen op dood hout: bij spontane ontwikkeling zullen beide standplaatsen geruime tijd naast elkaar voorkomen waardoor humi-saprolignicole soorten kunnen overstappen van bodem op dood hout voordat door voortschrijdende strooiselaccumulatie terrestrische groeiplaatsen verdwijnen. Dit aspect lijkt karakteristiek te zijn voor mossen.



Foto 9. Geheel met het levermos Gewoon trapmos (*Lophozia ventricosa*) overgroeid dood dennenhout in een spontane stuifzandbebossing. De lichte (gele) puntjes zijn bolletjes van broedkorrels voor asexuele voortplanting die zich op de punten van de tweetoppige blaadjes bevinden. Per stengeltje kunnen 1000-7000 broedkorrels worden geproduceerd (zie §5.5.2). Planken Wambuis (Mosselse Zand) (foto R.J. Bijlsma).

5.6 Conclusies

De Nederlandse situatie met betrekking tot dood-houtmossen is interessant en leerzaam. Het areaal bos is overwegend jong met een groot aandeel naalddhout op voedselarme bodem, aangelegd na 1850 en met name na 1900. Dood hout in de vorm van stobben (stompen) en tot opgaand bos omgevormd hakhout waren waarschijnlijk in eerste instantie verantwoordelijk voor vestiging en/of een gestage uitbreiding van ca. 10 bosgebonden mossen die vooral vanaf 1950. Het merendeel van deze soorten is afkomstig uit de boreaal-gematigde zone.

Een betrekkelijk kleine groep mossen (23 soorten) heeft een duidelijke voorkeur voor dood hout, waaronder vier levermossen met een strikte binding. Van deze vier soorten zijn er twee recent in Nederland ontdekt (Bergbuidelmos, Donker maanmos), één is in 1953 voor het eerst in Nederland gevonden en breidt zich uit, met name op de Veluwe (Krulbladmos) en één is lange tijd zeer zeldzaam geweest maar blijkt sinds 2000 op diverse plaatsen op de ZO-Veluwe voor te komen op dode dennenstammen (Breed moerasvorkje). De overige dood-houtsoorten hebben een breder substraatspectrum en komen ook voor op humeuze boswallen en/of stamvoeten. Het zwaartepunt van verspreiding van deze soorten ligt op de hogere zandgronden en in het heuvelland. Ontschorst liggend dood naalddhout is het rijkst aan dood-houtmossen, maar ook eik en berk en in mindere mate beuk zijn belangrijke boomsoorten.

Van alle voor mossen relevante substraten in een boslandschap (boomstam en –voet, dood hout, wortelkruit, bosbodem, stenen/rotsblokken) is dood hout qua turnover en voorkomen het meest dynamische en qua microhabitats heterogene. Het is niet alleen habitat voor een klein aantal min of meer karakteristieke mossoorten, maar het levert ook een vergroot en dynamisch leefgebied voor een groot aantal mossen die ook op andere niet of weinig-dynamische substraten kunnen voorkomen. De mosflora van elk van de substraten afzonderlijk heeft een grote verwantschap met die van dood hout. Dood hout fungeert als het ware als ‘habitatschotsen’ voor soorten die (optimaal) voorkomen op bomen, bodem en stenen/rotsen. De betekenis van dood hout als substraat voor mossen wordt belangrijker naarmate alternatieve substraten ontbreken of wegvallen. In het weinig geaccidenteerde Nederlandse bos zonder rotsblokken en rotsen is de betekenis van dood hout voor mossen dan ook in principe groot.

De meeste dood-houtmosses hebben een breder substraatspectrum dan alleen dood hout. Dit kan worden gezien als strategie van deze groep mossen waaronder veel soorten die zich (ook) asexueel, dus vooral lokaal, kunnen verspreiden en dankzij een breder substraatspectrum (tijdelijke) schaarste aan dood hout kunnen compenseren. Zeer waarschijnlijk heeft een aantal dood-houtmosses in Nederland op deze wijze lange tijd kunnen voorkomen in suboptimale habitats zoals beschaduwde boswallen en steilkanten en vochtige/venige heideterreinen. Inderdaad treedt vanuit deze refugia nu herkolonisatie op van dood hout met name van Grove den (zoals opvallend door Gaaf buidelmos, Neptunusmos, Gewoon maanmos en Viertandmos), maar het is nog onvoldoende bekend in hoeverre (ernstig) bedreigde en kwetsbare soorten als Goudklauwtjesmos, Zanddubbeltjesmos en Getand trapmos kunnen profiteren van het toegenomen aanbod dood hout.

Voor de eenhuizige (en sommige tweehuizige) dood-houtmosses met een breder substraatspectrum is dood hout belangrijk als optimaal habitat waar seksuele reproductie plaatsvindt en dus als uitvalsbasis voor lange-afstandverspreiding.

Voor veel bosbodemmosses is dood hout een bij uitstek geschikt substraat voor vestiging, vooral in bossen op arme bodem. Dood hout fungeert hier als vochtleverancier en voorkomt dat de mossen worden bedekt door accumulerend bladstrooisel. In het ouder wordende bos met meer accumulerend strooisel zal dood hout steeds belangrijker worden als vestigingsmilieu en leefgebied voor mossen die nu (nog) als bosbodemmosses worden aangemerkt.

Dood hout van Grove den is momenteel veruit het belangrijkste substraat voor dood-houtmosses, met name levermosses. Het is niet bekend in hoeverre dood hout van Grove den (dat pas na ca. 1900 als substraat beschikbaar kwam) het vrijwel ontbreken van zwaarder dood eikenhout in het Nederlandse bos compenseert. Vooralsnog moet dit wel worden aangenomen. Bij de vaak beheersmatig gewenste omvorming van naaldbos naar inheems loofbos moet rekening worden gehouden met het feit dat naaldhout een sleutelrol speelt bij de herkolonisatie van het jonge Nederlandse bos door karakteristieke bosmosses zolang dood hout van inheemse loofboomsoorten onvoldoende beschikbaar is. Een sleutelrol, omdat veel voorheen

suboptimale leefgebieden voor dood-houtmossen (boswallen, steilkanten, vochtige heide) in snel tempo ongeschikt worden als groeiplaats als gevolg van atmosferische depositie en toenemende beschaduwning en humusaccumulatie. Het begrip ‘substraatbreuk’ wordt hier geïntroduceerd voor situaties waarbij het suboptimale habitat sneller verdwijnt dan dood hout verschijnt waardoor humicole en saprolignicole soorten niet tijdig kunnen overstappen op dood hout. Dit aspect lijkt karakteristiek te zijn voor mossen.

De geschiktheid van dood hout als habitat voor dood-houtmossen wordt vooral bepaald door de boomsoort (zie boven) en het microklimaat. Een beschutte (windluwe) en permanent luchtvochtige standplaats is het meest kansrijk. Dit doet zich met name voor in grotere boscomplexen. In tegenstelling tot heterotrofe dood-houtsoorten zoals paddenstoelen, zijn mossen afhankelijk van licht: in door schaduwboomsoorten gedomineerde plantagebossen (b.v. van beuk of douglasspar) komen nauwelijks mossen voor. Vooral het voorkomen van ‘open schaduw’ (weinig directe instraling maar relatief veel diffuus licht door een afgeschermd zuidelijke hemelkoepel) is van belang. Ruimtelijke heterogeniteit in dichtheid en leeftijd van bomen (bezien op mesoschaal: beheereenheid, boslandschap) met o.a. open-schaduwhabitats als gevolg, lijkt de beste garantie op het duurzaam voorkomen van dood-houtsoorten. Nader onderzoek is zeer gewenst.

In hoeverre het macroklimaat, met name regionale verschillen in neerslagoverschot, beperkend is ten aanzien van de vestiging en uitbreiding van strikte dood-houtmossen is niet goed bekend. De spectaculaire ontwikkeling van de mosflora op dood hout op de ZO-Veluwe lijkt hierop te wijzen (meer dan 320 mm neerslagoverschot), maar het is goed denkbaar dat ook de iets drogere regio’s worden gekoloniseerd zodra zich voldoende grote populaties in de optimale gebieden duurzaam hebben gevestigd.

Een enkele, gunstig gelegen stam kan voldoende zijn voor vestiging van de strikte dood-houtsoorten Krulbladmos of Breed moerasvorkje, maar in veel bossen ligt nog steeds zo weinig dood hout dat zelfs incidentele vestiging van karakteristieke dood-houtmossen niet optreedt. Of er een voor locale uitbreiding van dood-houtmossen optimale kwantiteit dood hout en optimale verdelingen van grootte- en verteringsklassen bestaan, is onbekend. Grotere stamdiameters (>20 cm) zijn bijzonder gunstig, maar ook dunner dood hout (5-10 cm), met name van eik, is belangrijk. Takhout en toppen die vaak achterblijven in het bos na dunning zijn voor dood-houtmossen niet interessant. Naar verwachting kan dood hout van naaldhoutexoten (lariks, douglasspar, fijnspar) een grote bijdrage leveren aan de soortenrijkdom van dood-houtmossen. Gezien de schaarste van dood hout van exoten, is deze verwachting bij veel beheerders onbekend.

Dood-houtmossen met een strikte binding lijken het minst dispersiegelimiteerd: zij kunnen zich over grote afstand vestigen (zoals Krulbladmos en Breed moerasvorkje). Beheermaatregelen gericht op het versneld beschikbaar komen van dood hout zouden zich met betrekking tot dood-houtmossen in eerste instantie kunnen richten op en rond refugia van soorten op boswallen en in bosrelictten en vochtige heide.

Hier bevindt zich een aantal dispersiegelimiteerde soorten waarvan de terrestrische groeiplaatsen steeds meer worden bedreigd door beschaduwing en strooisel-accumulatie. In sterke mate geldt dit voor de tweehuizige levermossen, in mindere mate ook voor de eenhuizige. Ten aanzien van dispersie en dispersiecapaciteit van dood-houtsoorten staan nog veel (fundamentele) vragen open. Zo is b.v. niet bekend in hoeverre Zanddubbeltjesmos en Stobbegaffeltandmos, beide tweehuizige soorten die in Nederland nog nooit fertiel zijn gevonden, zich over grote afstanden kunnen verspreiden met broedkorrels.

Literatuur

Andersson, L.I. & H. Hytteborn, 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121-130.

Barkman, J.J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum, Assen.

Barkman, J.J., 1983. De betekenis van dood hout voor mossen en korstmossen. *Nederlands Bosbouwtijdschrift* 55: 65-70.

Barkman, J.J. & Ph. Stoutjesdijk, 1987. Microklimaat, vegetatie en fauna. Pudoc, Wageningen.

Bardat, J., 1993. Analyse phyto-ecologique de quelques groupements bryophytiques humicoles et saprolignicoles forestiers de Haute-Normandie. *Cryptogamie, Bryologie Lichénologie* 14: 109-178.

Bates, J.W., 2000 Mineral nutrition, substratum ecology and pollution. In A.J. Shaw & B. Goffinet (eds.), *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge; 248-311

Bijlsma, R.J., 2002. Bosrelicten op de Veluwe. Een historisch-ecologische beschrijving. Alterra-rapport 647, Wageningen.

Bijlsma, R.J., 2004. *Calypogeia neesiana* en *Cephalozia catenulata*: nieuwe levermosjes op dood hout. *Buxbaumiella* 67: 57-59.

Bijlsma, R.J., 2005. Natuurlijkheid en biodiversiteit: een verstoorde relatie. *Vakblad Natuur Bos Landschap* 2(2): 7-11.

Bijlsma, R.J. & H.N. Siebel, 2003. Spontane ontwikkeling van bos: gevolgen voor flora en vegetatie. *Vakblad Natuurbeheer* 4: 55-58.

Bijlsma, R.J., A.P.P.M. Clerkx & R.W. de Waal, 2005. Diversiteit uit zand. De ontwikkeling van bosstructuur, vegetatie, bodem en humusvorm in bosreservaten op stuifzand. Alterra-rapport 1223, Wageningen.

Büscher, P., N. Koedam & D. van Speybroeck, 1990. Cation-exchange properties and adaptation to soil acidity in bryophytes. *New Phytologist* 115: 177-186.

Christensen, M. & L. Vesterdal, 2003. Physical and chemical properties of decaying beech wood in two Danish forest reserves. Nat-Man Working Report 24 (www.flec.kvl.dk/natman)

Clausen, E., 1964. The tolerance of hepatics to desiccation and temperature. *Bryologist* 67: 411-422.

Cleavitt, N.L., 2002. Stress tolerance of rare and common moss species in relation to their occupied environments and asexual dispersal potential. *Journal of Ecology* 90: 785-795.

Cornelissen, J.H.C. & G.J. Karssemeijer, 1987. Bryophyte vegetation on spruce stumps in the Hautes-Fagnes, Belgium, with special reference to wood decay. *Phytocoenologia* 15: 485-504.

Crites, S. & M.R.T. Dale, 1998. Diversity and abundance of bryophytes, lichens and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany* 76: 641-651.

Dahl, E., 1998. The phytogeography of northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge University Press, Cambridge

Damsholt, K., 2002. Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts. Nord.Bryol.Soc., Lund.

Dierssen, K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. J.Cramer, Berlin.

Dirkse, G. M. & G.F.P. Martakis, 1992. Effects of fertilizer on bryophytes in Swedish experiments on forest fertilization. *Biological Conservation* 59: 155-161.

Doignon, P., 1952. Evolution du peuplement muscinal des chablis pourissants dans les réserves biologiques du Massif de Fontainebleau. *Revue Bryol. Lichénol.* 21: 244-253.

Dort, K.W. van, 2002. *Riccardia latifrons* (Lindb.) Lindb. nog steeds in Nederland. *Buxbaumiella* 60: 17-20.

Dufrêne, M. & P. Légendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.

- During, H.J., 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- During, H.J., 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In J.W. Bates & A.M. Farmer (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford; 1-31.
- During, H.J. & F. Lloret, 2001. The species-pool hypothesis from a bryological perspective. *Folia Geobotanica* 36: 63-70.
- Fenton, N.J., K.A. Frego & M.R. Sims, 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* 81: 714-731.
- Fenton, N.J. & K.A. Frego, 2005. Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological Conservation* 122: 417-430.
- Forman, R.T.T., 1964. Growth under controlled conditions to explain the hierarchical distributions of a moss, *Tetraphis pellucida*. *Ecological Monographs* 34: 1-25.
- Frahm, J.-P. & D. Klaus, 2001. Bryophytes as indicators of recent climate fluctuations in Central Europe. *Lindbergia* 26: 97-104.
- Franklin, J.F. et al., 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. USDA Forest Service General Technical Report PNW-118.
- Gignac, L.D. & M.R.T. Dale, 2005. Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of western Canada. *Bryologist* 108: 50-66.
- Gradstein, S.R. & H.M.H. van Melick, 1996. *De Nederlandse levermossen & hawmossen*. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Grime, J.P., 2001. *Plant strategies and vegetation processes*. 2nd ed. Wiley, Chichester.
- Gustafsson, L. & T. Hallingbäck, 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. *Biological Conservation* 44: 283-300.
- Gustafsson, L. & I. Eriksson, 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus remula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of Applied Ecology* 32: 412-424.
- Gustafsson, L., A. Fiskesjö, T. Hallingbäck, T. Ingelög & B. Pettersson, 1992. Semi-natural deciduous broadleaved woods in southern Sweden - habitat factors of importance to some bryophyte species. *Biological Conservation* 59: 175-181.

- Gustafsson, L., K. Hylander & C. Jacobson, 2004. Uncommon bryophytes in Swedish forests- key habitats and production forests compared. *Forest Ecology and Management* 194: 11-22.
- Hanski, I., 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38, 210-221.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Hedenäs, L., T. Herben, H. Rydin & L. Söderström, 1989a. Ecology of the invading moss species *Orthodontium lineare* in Sweden: substrate preference and interactions with other species. *Journal of Bryology* 15: 565-581.
- Hedenäs, L., T. Herben, H. Rydin & L. Söderström, 1989b. Ecology of the invading moss species *Orthodontium lineare* in Sweden: spatial distribution and population structure. *Holarctic Ecology* 12: 163-172.
- Hedenäs, H., V.O. Bolyukh & B.G. Jonsson, 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science* 14: 233-242.
- Heegaard, E., 2000. Patch dynamics and/or the species-environmental relationship in conservation bryology. *Lindbergia* 25: 85-88.
- Hees, A. van. 2003. Decay and physical-chemical characteristics of dead beech wood in the Netherlands. Nat-Man Working Report 45 (www.flec.kvl.dk/natman)
- Hegewald, E., 1984. Die pH-abhängige Regeneration bei *Dicranaceae*. *Herzogia* 6: 355-367.
- Heilmann-Clausen, J. & M. Christensen, 2003. Fungal diversity on decaying beech logs – implications for sustainable forestry. *Biodiversity and Conservation* 12: 953-973.
- Heilmann-Clausen, J., E. Aude & M. Christensen, 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood - does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation* 14: 2061-2078.
- Heinken, T. & E. Zippel, 2004. Natural re-colonization of experimental gaps by terricolous bryophytes in central European pine forests. *Nova Hedwigia* 79: 329-351.
- Heijboer, D. & J. Nellestijn, 2002. *Klimaatatlas van Nederland. De normaalperiode 1971-2000*. Elmar, Rijswijk.
- Hengeveld, R. & G.H. Walter, 1999. The two ecological paradigms. *Acta Biotheoretica* 47: 141-170.

- Herben, T. & L. Söderström. 1992. Which habitat parameters are most important for the persistence of a bryophyte species on patchy, temporary substrates? *Biological Conservation* 59: 121-126.
- Hill, M.O. & C.D. Preston, 1998. The geographical relationships of British and Irish bryophytes. *Journal of Bryology* 20: 127-226.
- Hill, M. O., C. D. Preston & A. J. E. Smith, 1994. Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland. Volume 3. Mosses (Diplolepidae). Harley Books, Colchester.
- Hübschmann, A. von, 1986. Prodrum der Moosgesellschaften Zentraleuropas. *Bryophytorum Bibliotheca* 32. J.Cramer, Berlin.
- Humphrey, J.W., S. Davey, A.J. Peace, R. Ferris & K. Harding, 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* 107: 165-180.
- Jonsson, B.G., N. Kruys & T. Ranius, 2005. Ecology of species living on dead wood - lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39: 289-309
- Kemmers, R. & P. Mekking, 2001. Humus een bron van rijkdom. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 73: 17-22.
- Kimmerer, R.W., 1993. Disturbance and dominance in *Tetraphis pellucida*: A model of disturbance frequency and reproductive mode. *Bryologist* 96: 73-79.
- Kimmerer, R.W., 1994. Ecological consequences of sexual versus asexual reproduction in *Dicranum flagellare* and *Tetraphis pellucida*. *Bryologist* 97: 20-35.
- Kimmerer, R.W., 2005. Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental treefall mounds in northern hardwood forests. *Bryologist* 103: 391-401.
- Klama, H., 1995. Hepaticopsida. In J.B. Falinski & W. Mulenko (eds.), *Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park. General problems and taxonomic groups analysis*. *Phytocoenosis* 7 N.S. (*Archivum Geobotanicum* 4): 63-74.
- Kruys, N. & B.G. Jonsson, 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests in northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1295-1299.
- Kruys, N., C. Fries, B.G. Jonsson, T. Lämås & G. Ståhl, 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 178-186.

- Laaka, S. 1992. The threatened epixylic bryophytes in old primeval forests in Finland. *Biological Conservation* 59: 151-154.
- Laaka-Lindberg, S. 1999. Asexual reproduction in a population of a leafy hepatic *Lophozia silvicola* Bruch in central Norway. *Plant Ecology* 141: 137-144.
- Laaka-Lindberg, S. 2000. Substrate preference and reproduction in a leafy hepatic *Lophozia silvicola* (Hepaticopsida) in southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 37: 85-93.
- Laaka-Lindberg, S., T.A. Hedderson & R.E. Longton, 2000. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. *Lindbergia* 25: 78-84.
- Laaka-Lindberg, S., H. Korpelainen & M. Pohjamo, 2003. Dispersal of asexual propagules in bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 93: 319-330.
- Laaka-Lindberg, S., M. Pohjamo & H. Korpelainen, 2005. Niche breadth and niche-overlap in three epixylic hepatics in a boreal old-growth forest, southern Finland. *Journal of Bryology* 27: 119-127.
- Lesica, P., B. McCune, S.V. Cooper & W.S. Hong, 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swann Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- Longton, R.E., 1992. Reproduction and rarity in British mosses. *Biological Conservation* 59: 89-98.
- Longton, R.E., 1997. Reproductive biology and life-history strategies. *Advances in Bryology* 6: 65-101.
- Longton, R.E. & T.A. Hedderson, 2000. What are rare species and why conserve them? *Lindbergia* 25: 53-61.
- Marstaller, R., 1986. Die Moosgesellschaften auf morschem Holz und Rohhumus. 25. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens. *Gleditschia* 15: 73-138.
- McAlister, S. 1995. Species interactions and substrate specificity among log-inhabiting bryophyte species. *Ecology* 76: 2184-2195.
- Melick, H.M.H. van, 2004. De epifyten (mossen) van een Brabants populierenbos en de uitbreiding van enkele soorten in Zuidoost-Brabant. *Buxbaumiella* 66: 13-25.
- Mills, S.E. & S.E. MacDonald, 2005. Factors influencing bryophyte assemblages at different scales in the western Canadian boreal forest. *Bryologist* 108: 86-100.
- Moen, J. & B. Jonsson, 2003. Edge effects on liverworts and lichens in forest patches in a mosaic boreal forest and wetland. *Conservation Biology* 17: 380-388.

Nordén, B. & T. Appelqvist, 2001. Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 10: 779-791.

Ohlson, M., L. Söderström, G. Hörnberg, O. Zackrisson & J. Hermansson, 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation* 81: 221-231.

Ódor, P. & A.F.M. van Hees, 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26: 79-95.

Palmer, M.W. 1986. Pattern in corticolous bryophyte communities of North Carolina piedmont: do mosses see the forest or the trees? *Bryologist* 89: 59-65.

Paton, J.A., 1999. The liverwort flora of the British Isles. Harley Books, Colchester.

Pharo, E.J., D.B. Lindenmayer & N. Taws, 2004. The effects of large-scale fragmentation on bryophytes in temperate forests. *Journal of Applied Ecology* 41: 910-921.

Philippi, G. 1965. Moosgesellschaften des morschen Holzes und des Rohhumus im Schwarzwald, in der Rhön, im Weserbergland und im Harz. *Nova Hedwigia* 9: 185-232.

Philippi, G. 1966. Sporenkeimung und Protonemawachstum von Moosen verschiedener Standorte in Abhängigkeit vom pH-Wert. *Flora* 156: 319-349.

Pluijm, A. van der. 1992. *Timmia megapolitana* Hedw. in the fresh water tidal area 'Biesbosch', The Netherlands. *Lindbergia* 17: 86-90.

Proctor, M.C.F., 2000a. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* 151: 41-49.

Proctor, M.C.F., 2000b. Physiological ecology. In A.J. Shaw & B. Goffinet (eds.), *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, Cambridge; 225-247.

Rambo, T.R., 2001. Decaying logs and habitat heterogeneity: implications for bryophyte diversity in western Oregon forests. *Northwest Science* 75: 270-277.

Rambo, T.R. & P.S. Muir, 1998a. Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii* - *Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory. *Bryologist* 101: 116-130.

Rambo, T.R. & P.S. Muir, 1998b. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *Bryologist* 101: 366-376.

Rayner, A.D.M. & L. Boddy, 1988. Fungal decomposition of wood: its biology and ecology. Wiley, Chichester.

- Rieley, J.O., P.W. Richards & D.L. Bebbington, 1979. The ecological role of bryophytes in a North Wales woodland. *Journal of Ecology* 67: 497-527.
- Rincón, E., 1993. Growth responses of six bryophyte species to different light intensities. *Canadian Journal of Botany* 71: 661-665.
- Rincón, E. & J.P. Grime. 1989. An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat. *Journal of Ecology* 77: 447-455.
- Rolstad, J., I. Gjerde, V.S. Gundersen & M. Saetersdal, 2002. Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology* 16: 253-257.
- Ross-Davis, A. & K. Frego, 2002. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany* 80: 21-33.
- Schumacher, A. 2000. Die Ökologie der Moose in mitteleuropäischen Buchenwäldern unter dem Einfluss der Forstwirtschaft. *Dissertationes Botanicae* 331. J. Cramer, Berlin.
- Siebel, H.N., 1993. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. IBN-rapport 047, Wageningen.
- Siebel, H.N. & K.W. van Dort. 1999. Mossengemeenschappen in de plantensociologie. *Stratiotes* 19: 37-49
- Siebel, H.N., O. Heylen, M.J.H. Kortselius & H. Stieperaere, 2002. Nederlandstalige naamlijst van de mosflora van Nederland en België. *Buxbaumiella* 61: 3-67.
- Siebel, H.N. & R.J. Bijlsma, 2004. Bedreigde en kwetsbare mossen in Nederland: Correcties op het Basisrapport (Buxbaumiella 54). *Buxbaumiella* 68: 56-64.
- Smith, A.J.E., 1982. Epiphytes and epiliths. In A.J.E. Smith (ed.), *Bryophyte ecology*. Chapman & Hall, London; 191-227.
- Söderström, L., 1988a. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8: 89-97.
- Söderström, L., 1988b. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- Söderström, L., 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. *Bryologist* 92: 349-355.

- Söderström, L., 1993. Substrate preference in some forest bryophytes: a quantitative study. *Lindbergia* 18: 98-103.
- Söderström, L. & B.G. Jonsson, 1992. Naturskogarnas fragmentering och mossor på temporära substrat. *Svensk Botaniser Tidskrift* 86: 185-198.
- Söderström, L. & T. Herben, 1997. Dynamics of bryophyte metapopulations. *Advances in Bryology* 6: 205-240.
- Sotiaux, A. & O., L. Andriessen & C. Nagels, 1998. L'extension de l'aire de distribution de *Nowellia curvifolia* (Dicks.) Mitt. en Belgique et dans les régions limitrophes. *Nowellia Bryologica* 14: 2-4.
- Spek, T., 2004. Het Drentse esdorpenlandschap. Een historisch-geografische studie. Matrijs, Utrecht.
- Staniaszek, M. 2005. Epixylous mosses and liverworts in Belgium: a list based on literature reports. *Nowellia Bryologica* 28: 2-17.
- Stoutjesdijk, Ph., 1974. The open shade, an interesting microclimate. *Acta Botanica Neerlandica* 23: 125-130.
- Touw, A. & W.V. Rubers, 1989. De Nederlandse bladmossen. Stichting Uitgeverij KNNV, Utrecht.
- Tooren, B. van, 2004. Mossen: verborgen vooruitgang. In R. Roos & S. Woudenberg (red.), *Opgewarmd Nederland*. Stichting Natuurmedia, Amsterdam; 79-83.
- Waal, R.W. de, R.J. Bijlsma, E.M. Dijkman & M.M. van der Werff, 2001. Stekelvarendominantie in bossen op arme bodems. *De Levende Natuur* 102: 118-122.
- Weibull, H., 2001. Influence of tree species on the epilithic bryophyte flora in deciduous forests of Sweden. *Journal of Bryology* 23: 55-66.
- Wiklund, K. 2003. Phosphorous concentration and pH in decaying wood affect establishment of the red-listed moss *Buxbaumia viridis*. *Canadian Journal of Botany* 81: 541-549.
- Wyatt, R., 1992. Conservation of rare and endangered bryophytes: input from population genetics. *Biological Conservation* 59, 99-107.
- Zarnowiec, J., 1995. Bryopsida. In J.B. Falinski & W. Mulenko (eds.), *Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park*. General problems and taxonomic groups analysis. *Phytocoenosis* 7 N.S. (*Archivum Geobotanicum* 4): 47-61.