

De betekenis van dood hout voor mossen en korstmossen¹⁾

Dead wood as a substrate for moss and lichen communities

J. J. Barkman

Biologisch Station, Wijster

Inleiding. De milieufactoren

Onder de mossen (blad- en levermossen) en korstmossen (lichenen) zijn er soorten die alleen of vrijwel alleen op dood hout voorkomen. Er zijn ook speciale gemeenschappen (soortencombinaties) van deze organismen op dit substraat te vinden. Men noemt ze epixylen of lignicolen ter onderscheid van de epifyten of corticolen, die op de schors van levende bomen en struiken groeien. Zeer soortenrijk zijn enerzijds de korstmosbegroeiingen op droog hard hout van staande dode dennen in Zweden en Finland (zie bijv. Kujala 1926; Räsänen 1927; Koskinen 1955) en anderzijds de levermosvegetaties op rottende stammen en strompen van fijnspar en zilverspar in vochtige bergbossen van Midden-Europa (zie bijv. Raschendorfer 1949). In Nederland zijn deze standplaatsen soortenarmer, al vond Reijnders (1958) niet minder dan 22 mossoorten op de stronk van een Kaukasische spar (*Picea orientalis*) in Schovenhorst bij Putten.

Er is een groot verschil tussen hard droog hout en zacht rottend hout. Op droge standplaatsen, zoals wegbomen die staande sterven, blijft het hout hard en droogt het in. Het rottingsproces gaat hier heel langzaam en daardoor ook de successie van mossen, korstmossen en paddestoelen. Men vindt er dezelfde soorten als op onbewerkt hout van palen, schuttingen en schuurtjes, maar helaas wordt in Nederland dit hout meestal geverfd of gecarbolineerd. Het milieu heeft vele eigenschappen gemeen met de dode schors van levende stammen en de epixylen van deze stammen zijn dan ook voor een deel dezelfde soorten als de epifyten op levende bomen. Boomstronken en gevallen stammen in bossen daarentegen drogen niet in, maar worden door de verrotting juist sponsachtig, waardoor zij meer regenwater kunnen opzuigen. De successie gaat snel en er treden heel andere soorten op dan op vrijstaande bomen. Bomen in een bos, die sterven en lang blijven staan, vormen een tussengeval, evenals trouwens stronken op zonnige kapvlakten.

Terwijl bodemmosses in principe een lang leven

Summary

*A survey is given of the moss and lichen communities on dead wood in the Netherlands and their succession. The following series are discussed: (a) dead wood of exposed elm trees near villages at the coast, (b) dead wood of oak, birch and pine along sandy inland roads, (c) rainfree underside of dead boles in sheltered situations, (d) rotten wood in hollow trunks of pollard-willows, (e) dead standing and fallen logs in primeval forests, (f) fresh cut tree stumps in wood, (g) ditto in clearings. a, b and c are dominated by (different) crustaceous and leprose lichens, g by foliaceous lichens (*Cladonia*), d - f by bryophytes. In the last-named group (d - f) succession starts with (1) hepatics, followed by (2) small acrocarpous mosses, (3) small pleurocarpous mosses, (4) large pleurocarps, (5) large terrestrial mosses, ferns and herbs. 1 and 2 are usually obligate epixyls, 3 facultative epixyls, 4 facultative terrestrial species, 5 obligate terrestrial plants. In the woods and forests this succession is caused by wet decay, during which the water capacity of the wood increases and pH decreases. In contrast to the epiphytic flora the epixylic flora has not deteriorated in the Netherlands during the past 50 years; to the contrary, 10 species of this ecological group have immigrated in this period, and others have become more common, also invading the bark of living trees. This is ascribed mainly to the acid rain, favouring the extremely acidophilous epixyls over the epiphytes. An exception must be made for the lichens on dry wood, which have suffered very much. Finally some suggestions are given for measures in nature management that would favour wood inhabiting bryophytes and lichens.*

kunnen leiden, is dit voor epifyten van droge stammen uiteraard beperkt door de levensduur van hun substraat. Voor de epixylen van vochtig hout is die tijds-spanne uiteraard het kortst. Voor zover zij op gevallen stammen en stronken groeien, worden zij, ook vóór het hout geheel verrot is, al bedreigd met overwoekering door de meestal forsere en sneller groeiende bodemmossen. Schors en hout hebben gemeen dat zij een volledig organisch substraat vormen. Een verschil met

¹⁾ Mededeling no. 243 van het Biologisch Station, Wijster. Mededeling no. 64 van de Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenecologie en Onkruidkunde.

name tussen schors en rottend hout is echter dat rottend hout (van dezelfde boomsoort) zuurder is (zie tabel 1).

Een ander belangrijk verschil is het watervasthoudend vermogen. Dit is bij molmend hout veel hoger dan bij schors. Helaas vermelden de meeste auteurs de watercapaciteit in gewichtsprocenten en het gaat de mossen om volumenprocenten. Aangezien hout bij rotting soortelijk zeer licht kan worden, geeft dit een geflatteerd beeld, zoals moge blijken uit tabel 2, gebaseerd op eigen metingen. Toch is het verschil tussen schors en hout, ook in volumenprocenten, wel opvallend.

Epixylen op vrijstaande dode bomen

Wij zullen nu de successie op dood hout wat nader onder de loep nemen en beginnen met het meest extreme geval van droog hout. Wegbomen die sterven, worden in Nederland wegens gevaar voor het verkeer meestal snel opgeruimd en zeker als de gevreesde iepenziekte de doodsoorzaak is. Maar in weilanden ziet men nog wel eens dode bomen waarvan het vee de schors heeft afgeschuurd of afgegeten. En na de inundatie van Walcheren in 1944 en de stormramp in Zeeland van 1953 duurde het jaren voor alle door zeewater gedode iepen opgeruimd waren. Ook vindt men vaak bomen die door blikseminslag ten dele ontschorst zijn. Op dit dood hout komen nu een drietal geheel verschillende levensgemeenschappen voor (Barkman 1958). Dood hout op de bovenzijde van zonnig staande bomen, vooral op de naar het zuiden gekeerde zijde, is het rijk van vooral korstvormige lichenen. Op dode iepen langs stoffige wegen is dit de associatie *Caloplacatum phloginae*, die gekenmerkt is door de

heldergele *Caloplaca citrina* (= *C. phlogina*). Deze associatie komt graag bij boerderijen en in dorpen voor en is waarschijnlijk gebonden aan een neutraal, voedsel- en stikstofrijk substraat, dat soms door de regen gegeseld wordt en dan weer volledig uitdroogt in de brandende zon.

In tegenstelling hiermee vinden wij het *Psoretum ostreae* op dood hout en de zonnige, stoffige voet van zure, voedselarme bomen (eiken, berken, dennen) langs wegen op arme zandgrond. Deze associatie is effen grijs van kleur en gekenmerkt door de elegante schelpjes vormende *Lecidea scalaris* (= *Psora ostreae*). Op droog hout van jeneverbes en groveden in lichte bossen waar geen stoftoevoer plaatsvindt, groeien de donkerbruine *Lecidea uliginosa*, de lichtgrijze *Lecidea granulosa* en soms de witte *Parmeliopsis aleurites*. Deze soorten zijn stikstofmijdend en aangepast aan een voedselarm substraat. Ook deze lichenen zijn afwisselend aan regen en droogte blootgesteld.

Heel anders ligt dit bij het *Calicion hyperelli*, een verbond van korstvormige lichenen dat zich voordoet als een blauwgrijs, geelgroen, oker-, dooier-, citroen- of zwavelgeel poederig aanslag op het hout, waaruit de vruchtlichamen steken als bijna zwarte, gesteelde knopjes of schoteltjes. Dit verbond groeit op de onderzijde van dikke, dode stammen op beschutte, luchtvochtige plaatsen. Er komt hier nooit regen, maar extreme uitdroging heeft ook niet plaats. De standplaats is licht, maar niet zonnig. Het substraat is zeer zuur (pH 3-4) en we vinden deze korstmosgezelschappen vooral op coniferen, soms ook eiken, berken of wilgen. Door luchtverontreiniging, het kappen van oude bomen en het verwijderen van dood hout zijn zij in ons land onttellend achteruit gegaan (niet door de zure regen!). Ook het verven en vervagen van palen van hout door ijzer en beton en het met teer of carbol behandelen van ontschorste delen van bomen zal hiertoe bijgedragen hebben (Van Dobben 1975).

Epixylen in oerwouden

Als bomen in bossen sterven en mens of wind grijpen niet in, kunnen zij nog heel lang blijven staan, eerst met hun schors, daarna zonder. In een koud droog klimaat als Zweeds Lapland kunnen dode dennen het 50 jaar met schors en nog eens 50 jaar zonder schors staande uithouden voor zij omvallen (Barkman 1951). Dit verklaart mogelijk hun grote rijkdom aan lichenen en resupinate (korstvormige) fungi. In ons klimaat zal dit sneller gaan, maar exacte gegevens zijn mij niet bekend. In Nederland blijven helaas vrijwel geen oude dode bomen in onze bossen staan. Dit is wel het geval in een aantal Duitse bossen waar men veelal in het centrum een perceel onberoerd laat, een zgn. "Urwaldzelle". Fraaie voorbeelden zijn het Neuenburger Ur-

Tabel 1 Zuurgraad van hout en schors.

		pH-range	pH gem.
Berk	Hout	2.6-4.8	3.7
	Schors	4.3-5.2	5.1
Eik	Hout	3.5-4.2	3.9
	Schors	4.0-5.0	4.3
Wilg	Hout	4.1-6.2	4.9
	Schors	5.9-7.1	6.6
Els	Hout	3.9	
	Schors	4.8	
Beuk	Hout	4.9	
	Schors	5.4	

Tabel 2 Watercapaciteit van hout en schors.

	WC in gew. %		WC in vol. %	
	schors	hout	schors	hout
<i>Alnus glutinosa</i>	45	198	?	68
<i>Betula pubescens</i>	48	348	49	70
<i>Quercus robur</i>	30	197	59	74
<i>Salix</i> (alba en fragilis)	45	695	?	76

wald bij Wilhelmshaven en de Hasbruch bij Delmenhorst (Bremen). Het betreft hier vooral gemengde eiken-beuken-haagbeukenbossen (*Stellario-Carpineum*) met tot 1200 jaar oude bomen.

Bij mijn onderzoek van deze bossen (grotendeels ongepubliceerd; vgl. Barkman en Groenhuijzen, 1965) bleek dat de eiken meestal na 600-1000 jaar dood gaan. Zij zijn dan tot grote hoogte fraai met mos begroeid, vooral klauwtjesmos¹⁾ (*Hypnum cupressiforme*) en gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*). Bij deze oude exemplaren treedt vaak al voor de dood rotting op en er installeren zich dan tussen deze mossen ook op de schors echte epixylen, zoals het fraai geelgroene, elegant gekroesde berggaffeltandmos (*Orthodicranum montanum*) en zelfs het viertandmos (*Tetraphis pellucida*), die tot 9 meter hoogte kunnen reiken. Na de dood en het afvallen van de schors zijn het in de eerste plaats de twee gaffeltandmossesoorten die het dode hout koloniseren. Daar voegen zich dan enige houtbewonende lichenen bij, nl. de staartvormige bekmosses *Cladonia coniocraea* en *Cl. digitata*, en wel des te meer, naarmate de boom lichter staat. Later volgen het grappige zanddubbeltjesmos (*Odontoschisma denuatum*), het Neptunusmos (*Lepidozia reptans*) en tenslotte weer het viertandmos. Op de voet installeert zich graag onze immigrant uit Zuid-Afrika, het bladmos *Orthodontium lineare* en soms het gewone maanmos (*Cephalozia bicuspidata*).

De successie kan verder voortschrijden als de boomlijken ter aarde vallen. Het milieu verandert dan namelijk drastisch, want dichtbij de grond heerst meer schaduw en een hogere luchtvochtigheid. Ook krijgt de nu horizontale bovenkant opeens veel meer regen en aan de onderkant kan vocht uit de bodem in de liggende stam optrekken. Er installeren zich slaapmosses zoals dikkopmos (*Brachythecium rutabulum*), die de echte epixylen verdringen, en al spoedig treden ook gewone soorten van de bosbodem op, inclusief varens en hogere planten.

Anders verloopt de successie als levende of pas gestorven bomen bijv. door storm of bliksem omvallen. De mossen worden dan aan het hierbovenbeschreven speciale milieu vlak boven de bosgrond blootgesteld, terwijl de verwerking van het hout en de successie nog niet of weinig ver zijn voortgeschreden. Hier zien we na het afvallen van de schors als pionier meestal het sierlijke gedrongen kantmos (*Lophocolea heterophylla*), dat met zijn vlak over het hout kruipende stengeltjes prachtige radiaire rozetten vormt. Op wat drogere plekken is daarentegen een bladmos pionier en wel het ongesnavelde klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme* var. *mamillatum*), dat een dicht geveerde, lange

hoofdstengel heeft die zich met tal van rhizoiden stevig aan het hout hecht. Het tweede stadium bestaat eveneens uit typische epixylen: het zanddubbeltjesmos, Neptunusmos, viertandmos, *Orthodontium*, berggaffeltand en *Dicranum fuscescens*. Hierop volgt een stadium met nog steeds berggaffeltandmos, het bijzonder mooie smaragdgroene mos *Isopterygium seligeri*, en het fluweelmos (*Brachythecium velutinum*), eveneens soorten van (rottend) hout, maar ook verschijnen al bodemmosses zoals dikkopmos, glad dikkopmos (*Br. salebrosus*) en gewoon sterremos (*Mnium hornum*). In het vierde stadium is het hout met een mes te snijden als kaas. De epixylen zijn nu vrijwel geheel door bodemmosses verdrongen: rimpelmos (*Atrichum undulatum*), fraai haarmos (*Polytrichum formosum*), thujamos (*Thuidium tamariscinum*), gerimpeld platmos (*Plagiothecium undulatum*), bronsmos (*Pleurozium schreberi*) en étagemos (*Hylocomium splendens*). In dit stadium nemen ook diverse varens aan de begroeiing deel, met name smalle beukvaren (*Thelypteris phegopteris*), smalle stekelvaren (*Dryopteris carthusiana*), mannetjesvaren (*Dryopteris filix-mas*) en wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*). Karakteristiek is ook de bosklaverzuring (*Oxalis acetosella*), soms ook heksenkruid (*Circaea lutetiana*). Al spoedig heeft dan een invasie plaats van blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*), framboos (*Rubus idaeus*), lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en haagbeuk (*Carpinus betulus*). Dit leidt tot het vijfde en laatste stadium, waarin van een boomstam niets meer te zien is. Alleen de aanwezigheid van veel fraai haarmos en smalle beukvaren en de vele kiemplanten van bomen op een rij verraden nog dat hier eens een boomlijk lag.

De hierboven beschreven successies mogen als representatief gelden voor de Nederlandse eiken-haagbeukenbossen en eiken-beukenbossen (*Fago-Quercetum*), als men deze op dezelfde wijze zou behandelen als de oerwoudpercelen in West-Duitsland. Zwakke afspiegelingen ervan kunnen we zien in de Norger Holt en het Mantinger bos in Drenthe. Het beeld komt ook in grote trekken overeen met de successies in het woud van Fontainebleau, zoals beschreven door Doignon (1952). Hij deed ook waarnemingen over de successiesnelheid. De dikste beuken in Fontainebleau die nog in gezonde toestand ter aarde vallen (door storm of mensenhand), zijn 10-12 jaar later al volledig verteerd, maar bij eiken van dezelfde dikte duurt het 20-25 jaar.

Epixylen in cultuurbossen

In cultuurbossen vinden natuurlijk heel andere processen plaats. Hier worden nog betrekkelijk jonge bomen (50-100 jaar oud) omgezaagd. De stobben krijgen nog enige tijd water uit de grond. Er ontstaat direct een

1) Op verzoek van de redactie zijn Nederlandse namen toegevoegd voorzover beschikbaar.

scherp verschil tussen een horizontaal vlak van vers hout en verticale zijanten met schors. Daardoor treedt ook een groot verschil in begroeiing op. De zijanten houden nog enige tijd hun schorsepifyten, waar zich *Orthodontium* bijvoegt. Pas als de schors gaat rotten, verschijnen viertandmos en/of knopjesmos (*Aulacomnium androgynum*). Het verse, vaak nog bloedende hout van de kopse vlakke is een ideaal milieu voor slijmzammen (*Myxomyceten*). Daarna treden diverse fungi op en vervolgens mossen. Ook hier is het gedrongen kantmos (*Lophocolea heterophylla*) vaak de pionier onder de mossen. Op dennestompen wordt deze verdrongen door peermos (*Pohlia nutans*) en soms door het diep roodbruine boomfranjesmos (*Ptilidium pulcherrimum*) en de felgele *Cetraria pinastri* en daarna door dikkopmos, terwijl zich op de schors van de zijkant soms knopjesmos installeert. Op sparrestompen wordt echter het kantmos vaak vervangen door viertandmos.

Heel anders verloopt de successie op kaalkapvlakten. Het hout van de stompen droogt hier aanvankelijk uit en op de kopse vlakke kunnen zich bij de den zelfs epifyten installeren, soorten dus die van nature op schors groeien, zoals het zilvergrijze licheen *Hypogymnia physodes*, en de blauwgrijze rozetten vormende soorten *Parmelia saxatilis* en *Cetraria glauca*. De mossen op de zijkant sterven door de droogte en worden vervangen door allerlei staart- en bekervormige *Cladonia*'s met bruine en dieprode apotheciën, ware miniatuurtuintjes voor wie daar oog voor heeft. Zij overwoekeren tenslotte ook de kopse vlakke. Vooral de soorten *Cladonia chlorophaea*, *fimbriata*, *coniocraea*, *glauca*, *squamosa*, *subulata*, *cornuta*, *bacillaris*, *macilentata*, *digitata*, *floerkeana* en de zeldzame *Cl. cenotea* en *polydactyla* karakteriseren dit milieu, dat misschien wel het lichenrijkste milieu is dat wij nog in Nederland bezitten. Tenslotte treden hier forse bodembewonende korstmossen in hun plaats, bijv. de lange slanke staartjes van *Cladonia gracilis* en de dichte struikjes van het rendiermos *Cladonia portentosa*.

Weer anders verloopt de successie op dode loofboomstronken. In dichte vochtige eiken-berkenbossen (*Quercion robori-petraeae*) begint de successie op eik en berk weer met *Lophocolea heterophylla*. Hierbij voegt zich dan na enige tijd het zeer fijne, sterk glanzende platmos *Plagiothecium laetum* en als de stronk aardig vermolmd is, treedt viertandmos op. Deze is meestal vergezeld van *Neptunusmos*, peermos en *Cladonia coniocraea* en in iets latere stadia ook gewoon gaffeltandmos en kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*). Dit is het *Leucobryo-Tetraphidetum* (LT) dat in twee vormen voorkomt, nl. met hetzij berggaffeltandmos hetzij met gewoon sterremos. Het oecologisch verschil is niet duidelijk. Als de stronk vergaat, treedt fraai haarmos op en verdringt dit de epixylische mos-

sen. De associatie is zeer zuurminnend, de pH van het rotte hout varieert van 3.4 tot 5.0.

Komt het LT vooral voor in bossen op lemige grond (*Fago-Quercetum*) en in bossen op zand met hoge grondwaterstand (*Quercu-Betuletum molinietosum*), een ander mosgezelschap vinden wij in drogere en meer open bossen op zand: het *Quercu-Betuletum typicum* en het *Dicrano-Quercetum*. Dit is het *Dicrano-Aulacomnietum* (DA). Ook hier verschijnt het gedrongen kantmos als eerste op de stronken en doorloopt de successie een platmosstadium, een optimaal stadium en een eindstadium met fraai haarmos. Het optimale stadium is hier gekenmerkt door het knopjesmos (*Aulacomnium androgynum*), door *Isopterygium seligeri* en door het platmos *Plagiothecium curvifolium*. Ook hier is een vorm met berggaffeltandmos (alleen in het binnenland) en een vorm met gewoon sterremos (ook aan de kust). In tegenstelling tot het LT, dat alleen in het midden en oosten van ons land voorkomt, vinden we het DA namelijk ook in de duinen en aan de binnenduintrand. Daar blijkt nu een duidelijk verschil te bestaan tussen de vegetatie in de zure binnenduintrandbossen (*Wassenaar*) en in de kalkrijke duinen (*Meyendell*).

Het DA aan de binnenduintrand onderscheidt zich door gewoon sterremos, pluisjesmos (*Dicranella heteromalla*), breekblaadje (*Campylopus fragilis*) en *Cladonia coniocraea*, het DA uit de duinen onderscheidt zich door dikkopmos, fluweelmos, fijn laddermos (*Eurhynchium praelongum*), rondbladig sterremos (*Mnium affine*) en gerimpeld sterremos (*Mnium undulatum*). Dit wijst al op meer voedselrijkdom en minder zuur substraat, hetgeen ook gezien de kalk in de bodem van de duinen niet verwonderlijk is. Blijkbaar werkt dit door tot in de stronken, want de pH daarvan is 4.5 tot 6.4 (gemiddeld 5.3), in de binnenduintrandvorm 3.5 tot 4.5 (gemiddeld 4.0). Ook is de watercapaciteit van het rotte hout wat lager (26-67 volumens % tegen 50-85 vol. % aan de binnenduintrand).

Epixylen op knotwilgen

Tenslotte moet ik nog een heel merkwaardig mosgezelschap op dood hout bespreken en wel het *Bryo-Aulacomnietum* op het molmende hout aan de binnenkant van holle knotwilgen. Al betreft het hier geen bossen, maar vaak vrijstaande bomen, toch is het microklimaat zeer schaduwrijk en vochtig. Wilgehout is zeer zacht en rot gemakkelijk weg, vooral als het van boven in kan regenen, zoals bij knotwilgen het geval is. Zij zijn dan spoedig hol en barsten vaak aan de N zijde overlangs open. Daardoor kan geen direct zonlicht binnendringen. De watercapaciteit van wilgehout is ook hoog (66-83 vol. %, 490-965 gew. %). Bovendien is het gezelschap het beste ontwikkeld in de uiterwaarden van

onze grote rivieren, waar in winter en voorjaar rivierwater binnendringt en de mossen inundeert. Het hout is minder zuur dan van eik en berk op de zandgronden en komt meer overeen met de stronken van die soorten in de kalkrijke duinen: pH 4.5-5.3 (-6.2). Ook hier is het gedrongen kantmos pionier. Maar dank zij het zeer vochtige milieu blijft de soort vaak talrijk, samen met knopjesmos, gedraaid knikmos (*Bryum capillare*), pluisdraadmos (*Amblystegium serpens*) en klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*).

De verandering in de epixylenflora in Nederland

Na deze bespreking van de epixylenvegetatie nog een enkel woord over de epixylenflora. Terwijl de epifytenflora in Nederland de laatste veertig jaar op ontstellende wijze is achteruitgegaan, hetgeen grotendeels aan luchtverontreiniging en zure regen te wijten is, is de epixylenflora, behalve wat betreft de lichenen op hard hout, niet achteruitgegaan. In de periode 1930-1955 zijn evenveel (7) epifytische mossen uitgestorven (althans niet meer teruggevonden) als er nieuwe soorten bijgekomen (gevonden) zijn, maar voor de epixylen ligt dat gunstiger: 2 resp. 6. Ook de verhouding zeldzamer/algemener geworden ligt voor de epixylen (0/0) gunstiger dan voor de epifyten (12/1). De lichenen geven echter een ander beeld te zien (zie tabel 3, naar gegevens van Barkman, 1958). Bezien wij nu de meer recente situatie (1955-1980; mijn dank aan dr. H. J. During voor zijn hulp hierbij), dan blijken er twee epifytische mossen bijgekomen te zijn (*Lejeunea cavifolia* en *Zygodon conoideus*) en vier epixylytische (*Brachythecium curtum*, *B. reflexum*, *Cephalozia pleniceps*, *Platygyrium repens*) en dat terwijl er in het algemeen meer epifytische dan epixylytische mossoorten zijn. De in de periode '30-'55 nieuw verschenen epixylen waren: *Dicranum fuscescens*, *D. tauricum*, *Nowellia curvifolia*, *Orthodontium lineare*, *Plagiotheciella latebricola* en *Ptilidium pulcherrimum*.

De meeste van deze tien nieuwe soorten hebben een boreaal-montane verspreiding, d.w.z. zij komen vooral in N.-Europa en in de bergen voor. Wij weten nog niet hoe wij dit moeten verklaren, maar het is duidelijk dat uitdroging (inpolderingen, grondwaterstandsverlagingen) op rottend hout dichtbij de grond minder effect zal hebben dan op hoger boven de grond op schors leven-

de epifyten en op epixylen van hard droog hout. Luchtverontreiniging is dichtbij de grond veel geringer dan op een tot enkele meters. Zure regen kan natuurlijk weinig effect hebben op een substraat dat al even zuur is als of nog zuurder dan de regen zelf. Hiermede is in overeenstemming dat epixylytische mossen (die dus als zeer zuurminnend kunnen gelden) in opmars zijn en de laatste jaren ook gesignaleerd worden op levende schors, die normaliter een veel hogere pH heeft. Hovenkamp en van Schaik (1976) wijden daar interessante beschouwingen aan en noemen ook drie epixylytische soorten die zich op de schors van nota bene esstronken uitbreiden (*Aulacomnium androgynum*, *Dicranum tauricum*, *Plagiotheciella latebricola*). Soortgelijke waarnemingen deed During (1979) ten aanzien van *Brachythecium reflexum* en *Pylaisia polyantha*.

Samenvatting en conclusies

De vegetatie van mossen en lichenen op dood hout is vooral sterk gedifferentieerd naar het milieu waarin zich dit dode hout bevindt. Staande dode bomen op open plaatsen drogen in, verweren langzaam en zijn vooral het rijk van korstvormige lichenen. Er is een groot verschil in milieu en vegetatie tussen de regen-vrije beschutte onderzijde van deze stammen en de aan regen en wind blootgestelde bovenzijde; wat de laatste betreft, ook tussen iepen langs polderwegen bij de kust en eiken, berken en coniferen op de binnelandse zandgronden. Een volkomen aparte plaats neemt de holle binnenkant van knotwilgen in met een begroeiing van blad- en levermossen.

Boomstompen op zonnige kapvlakten zijn het domein van talrijke bekermossen (*Cladonia*'s), boomstompen en staande en liggende stammen in bossen van blad- en levermossen. In deze milieus gaat de verwerking snel en neemt het watergehalte van het hout juist toe, terwijl de pH afneemt.

De successie varieert al naar boomsoort, bostype en substraat (staande stammen, liggende stammen, stronken); bij de stronken speelt ook de bodemgesteldheid (kalkgehalte) een rol. Er zijn steeds een aantal stadia te onderscheiden. De successie begint meestal met levermossen en gaat via obligate epixylen (veel kleine acrocarpe mossen) naar een stadium van facultatieve epixylen (kleine, tegen de schors aangedrukte

Tabel 3 Veranderingen in de epifyten- en epixylenflora in Nederland 1930-1955.

	epifyten		epixylen	
	mossen	lichenen	mossen	lichenen
Uitgestorven	7	28	2	10
Nieuw verschenen	7	21	6	0
Zeldzamer geworden	12	16	0	0
Algemener geworden	1	7	0	2

pleurocarpe of slaapmossen), dan naar facultatieve bodemmossen (forse slaapmossen) en tenslotte naar obligate bodemmossen, varens en kruiden.

In tegenstelling tot de epifytenflora (mossen en korstmossen op levende bomen), die in ons land zeer sterk is achteruitgegaan, is de epixylenflora (rottend hout) soortenrijker geworden. Dit wordt toegeschreven aan de grote watercapaciteit en lage pH van dood hout en de plaats van de mossen op boomstronken in bossen dicht bij de grond, waardoor ontwatering, luchtverontreiniging en zure regen hier weinig invloed kunnen uitoefenen.

Toch is vanuit natuurbeheer de situatie niet zorgenvrij en zeker zouden flora en vegetatie op dood hout in ons land bij ander beheer heel wat beter kunnen zijn dan nu het geval is. Dit bewijst de zeer rijke mosflora op rottend hout in als absoluut reservaat beheerde bossen vlak over de grens (N.W.-Duitsland), in Fontainebleau bij Parijs en in de New Forest bij Southampton, alle in een zelfde klimaat als Nederland. Het is vooral de aanwezigheid van zwaar rottend hout en dan met name dikke dode staande zowel als liggende stammen, waardoor deze bossen zich van de onze gunstig onderscheiden. Het laten staan van oude en dode bomen in althans een deel van onze bossen kan daarom niet genoeg bepleit worden. Stronken dienen niet gerooid te worden. Essentieel is ook het behoud van knotwilgen, met name in de uiterwaarden. Niet kappen, wel goed verzorgen (knotten) en het laten staan van dode wilgen is hier het gewenste beheer.

Een groot probleem is tenslotte het behoud en herstel van de lichenenflora op dood, hard hout. Hier speelt de luchtverontreiniging, waar wij weinig invloed op hebben, een rol. Waar dit echter zonder gevaar voor iepeziekte of verkeersonveiligheid mogelijk is, moet er naar gestreefd worden dode veldbomen te laten staan en niet chemisch te behandelen. Het gebruik van ongeverfd, (althans boven de grond) niet gecarbolineerd hout voor hekwerken, palen, schuttingen, schuurtjes e.d. zou zeker in natuurreservaten ernstig overweging verdienen.

Literatuur

- Barkman, J. J. 1951. Impressions of the North Swedish Forest Excursion. *Vegetatio* 3 (3): 175-182.
- Barkman, J. J. 1958. *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum, Assen. 628 p.
- Barkman, J. J. & S. Groenhuijzen. 1965. De voorjaarsexcursie naar Noordwest-Duitsland. *Buxbaumia* 19 (1/2): 1-29.
- Dobben, H. F. van. 1975. Veranderingen in de epifytenflora en -vegetatie in de omgeving van 's-Hertogenbosch in de jaren 1900-1974. Intern Rapport RIN afd. botanie, Leersum. 135 p.
- Doignon, P. 1952. Evolution du peuplement muscinal des chablis pourrissants dans les réserves biologiques du Massif de Fontainebleau. *Rev. Bryol. Lichén.* 21 (3/4): 244-253.
- During, H. J. 1977. *Platygyrium repens* (Brid.) Schimp. in Nederland. *Lindbergia* 4 (1/2): 161-162.
- During, H. J. 1979. Merkwaaardige vondsten 4. *Lindbergia* 5 (2): 126-128.
- During, H. J. & B. O. van Zanten. 1973. De mosflora van het Noordlaarder bos (prov. Groningen). *Lindbergia* 2 (1/2): 114-117.
- Hovenkamp, P. H. & C. P. van Schaik. 1976. Veranderingen in de mosflora van het Fazantenbos bij De Steeg. *Lindbergia* 3 (3/4): 318-322.
- Koskinen, A. 1955. Ueber die Kryptogamen der Bäume, besonders die Flechten, im Gewässergebiet des Päijänne, sowie an den Flüssen Kalajoki, Lestijoki und Pyhäjoki. *Floristische, soziologische und ökologische Studie I* Helsinki. 176 p.
- Kujala, V. 1926. Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland I. Zur Kenntnis des ökologisch-biologischen Charakters der Pflanzenarten unter spezieller Berücksichtigung der Bildung von Pflanzenvereinen. *B. Laubmoose. C. Flechten. Comm. Inst. quaest. forest. Finland* 10, 59 + 56 p.
- Räsänen, V. 1927. Ueber Flechtenstandorte und Flechtenvegetation im westlichen Nordfinland. *Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* 7 (1): 1-202.
- Raschendorfer, I. 1949. Beobachtungen über die Besiedlung von modernem Holz mit besonderer Berücksichtigung der adnaten Vereine. *Österr. Bot. Zeitschr.* 96 (2): 232-280.
- Reynders, W. J. 1958. De mosseninventarisatie en -kartering van het Grote Pinetum van Schovenhorst te Putten (G). *Buxbaumia* 12 (3/4): 53-75.