

De rol van dood hout in het proces van de bodemvorming

The role of dead wood in soil development

H. Koop

Rijksinstituut voor natuurbeheer, Leersum

Inleiding

Over de rol van dood hout in het proces van de bodemvorming is nog zeer weinig bekend. Het onderzoek naar de kringloopprocessen richt zich vooral op strooisel en twijgen. Het omvallen van een boom betekent veeleer een verstoring van de proefopzet. De schaal van de onderzoeken was noch in tijd noch in ruimte afgestemd op dood hout van grotere afmetingen. Maar al zou men hele bomen bij het onderzoek betrekken, dan nog duikt een aantal problemen op. Nulsituaties, bijv. bosreservaten waarin geen houtoogst plaatsvindt, zijn zeldzaam. Bovendien, als het al oude bossen zijn, hebben ze in het verleden toch wel beweiding, strooiselroof, stobbenrooien, bosbouwkundige houtoogst of boshygiënische maatregelen gekend. Omdat er tussen het huidige aanbod van organische stof en de bodemvorming een naijling van vele tientallen jaren zoniet eeuwen ligt, bestudeert men in feite de resultante van een vroeger beheer. De bodem is het hardste geheugen van een ecosysteem. Toch kan men vermoeden dat hoeveelheden hout tussen 300 en 1000 m³ per ha, die in een omloop van 100 jaar volgens de opbrengstabellen met dunningen en houtoogst aan de kringloop van een bos worden onttrokken, effecten zullen hebben op de bodemvorming. Recente onderzoeken in de Verenigde Staten en Canada bevestigen de belangrijke rol van het dode hout bij de bodemvorming.

Kringloop van organische stof

De biomassa van een bos, is in te delen in vijf groepen, namelijk: 1 de levende groene planten; 2 de dieren en planten die door parasiteren of consumeren direct of indirect van de groene planten leven; 3 dood hout; 4 organisch materiaal in de strooisellaag en 5 organisch materiaal in de bodem (figuur 1). Bij een gesloten kringloop in een dynamisch evenwicht is de invoer in de vorm van bruto-assimilatie van de groene planten gelijk aan de uitvoer via de verademing door de groene planten zelf plus de verademing door de heterotrofe consumerende planten en dieren. Zolang zo'n evenwicht nog niet is bereikt, vindt er opslag van organische stof plaats. De kringloop kan worden doorbroken

Summary

Dead wood plays an important role in soil development. In forests without wood harvest for several centuries, 10 to 30% of the total biomass consists of dead wood. Only after several decades if not centuries, only 10% of the total dead organic matter is to be found in the mineral soil. Yet in case of decreased input caused by repeated wood harvest, physical as well as chemical soil properties are heavily influenced in the long run. In case of gaps in the forest canopy, dead wood functions as a buffer. By tempering the microclimate acceleration of litter mineralization is avoided. Dead wood moulders more slowly than litter and forms a mineral reserve in the long run. In this way, a treeless phase can be tided over. Nitrogen fixation by fungi in dead wood is an important compensation for the losses owing to leaching.

door menselijk ingrijpen op drie niveaus: door houtoogst, door strooiselroof en door bodembewerking of stobbenrooien (figuur 1). In alle gevallen heeft dit tot gevolg dat de totale hoeveelheid organische stof afneemt. Uiteindelijk daalt daardoor ook het gehalte aan organische stof in de bodem.

De rol van dood hout en organische stof in het bosecosysteem

Dood hout en dode organische stof in het algemeen spelen een bepalende rol in de successie van een bos. Moore & Bellamy (1973) definiëren successie als volgt: "Een gekoppelde verandering van de biotische en abiotische componenten van het ecosysteem, veroorzaakt door het verbruik en de opslag van energie in de vorm van organische stof, zowel in levende planten als in dode organische stof boven- en ondergronds". De opslag van energie gaat door tot een externe factor, bijv. het klimaat, de bodemkundige gesteldheid of het menselijk beheer het energiebudget stabiliseert. De opslag van organische stof in levend stand gewas beïnvloedt het microklimaat, waardoor de stabiliteit van het systeem wordt verhoogd. De opslag van dode organische stof heeft verschillende functies:

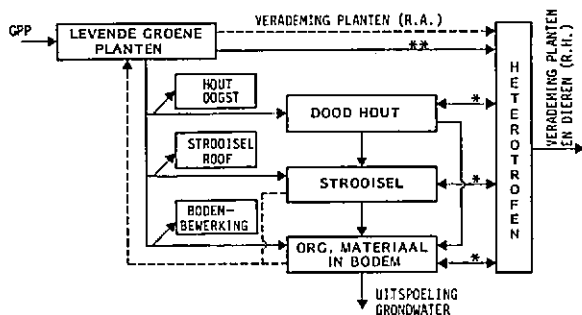


Fig. 1 Biomassaverdeling in een bos. De primaire productie van de groene planten via assimilatie (GPP) stuwt de kringloop. De heterotrofen of consumenten (planten en dieren) vertegenwoordigen maar een geringe fractie van de totale biomassa, maar door hun verademing samen met de verademing van de producerende groene planten zorgen ze voor het verteren en verdwijnen van organische stof uit het systeem. Pijlen van en naar het blok van de heterotrofen vertegenwoordigen afgifte van concrete of opgeloste organische stof (excretie of sterven) respectievelijk de opname daarvan. Een dubbel sterretje vertegenwoordigt de activiteit van saprofieten (levend van dode organische stof) en een enkel sterretje van parasieten en planteneters. Houtoogst, strooiselroof en bodembewerking resulteren uiteindelijk in een afname van de organische stof in de bodem. Naar Bormann & Likens (1979), gewijzigd.

a Mineralenvoorraad

In dood hout zijn grote hoeveelheden mineralen opgeslagen. Volgens cijfers van Veen & Van Goor (1958) zou jaarlijks ca. 18 gewichtsprocent van de opgenomen mineralen in het hout worden opgeslagen bij beuk en 27 gewichtsprocent bij groveden. Deze auteurs en ook Westra (1980) redeneren dat verreweg het grootste deel van de mineralen in het strooisel terecht komt en dat maar een klein deel door houtoogst verdwijnt. De hoeveelheden mineralen die echter gedurende vele jaren worden opgeslagen in het hout, kunnen hoog oplopen (Duvigneaud & Denaeyer de Smet 1970). Bovendien is het mineralengehalte van een loofboomstam ten tijde van de oogst, die meestal na de bladval plaatsvindt, het hoogst omdat een groot deel van de mineralen zich voor de bladval uit het blad hebben teruggetrokken in de stam (Ryan 1978). De mineralen in de stam komen pas na het sterven van de boom zeer geleidelijk beschikbaar, in tegenstelling tot de mineralen in het strooisel die een kortere omlooptijd hebben. Daarom wordt bij kaalkap of windworp het strooisel versneld verteerd door de extra instraling zonder dat er nieuwe aanvoer plaatsheeft. Bormann & Likens (1979) stelden drie jaar na een kaalkap een afname van 24% of 3 cm van de strooisellaag vast. Ook lang na de kaalkap neemt de dikte van de strooisellaag verder af. Eerst na 10 tot 20 jaar treedt er herstel op. Gedurende deze periode is er echter wel veel dood hout aanwezig

dat langzamer verteert en de functie van een mineralenreserve vervult die deze periode na de kaalkap overbrugt (figuur 2).

Een belangrijke functie vervullen schimmels bij de afbraak van het dode hout. Zij zijn in staat om uit de lucht stikstof te binden (Cornaby & Waide 1973 en Larson & Jurgenson & Harvey 1978). Bormann & Likens (1979) stelden vast dat in het 55 jaar oude Hubbard Brook in Noord New Hampshire (V.S.) 70% van de toegevoegde stikstof is opgenomen door stikstoffixatie in dood hout, de overige 30% kwam via de neerslag binnen. Door mineralisering en stikstofbinding daalt het laag C/N quotiënt van dood hout tijdens de vertering.

b Invloed op de fysische eigenschappen van de bodem

Organische stof verbetert over het algemeen de structuur, de bodem wordt lossler, beter doordringbaar voor wortels en er is meer plaats voor transport van lucht en water die nodig zijn voor het leven in de bodem. De biologische activiteit door dieren die zich voeden met het organische materiaal en hun predatoren neemt toe, hetgeen eveneens structuurverbetering en menging van de bodem bevordert. Het vochthoudend vermogen neemt toe. Ook in de ligninematrix van het dode hout wordt vocht vastgehouden. Aan de organische stof kunnen zich mineralen binden, zodat ze niet met het regenwater uitspoelen. Humuszuren bevorderen de verwerking van het moedermateriaal. De doorlatendheid van de bodem neemt toe en het vocht dringt beter in de grond. De bodemtemperatuur blijft lager in de zomer en hoger in de winter, hetgeen de plantengroei ten goede komt. Hoewel deze eigenschappen aan organische stof in het algemeen moeten worden toegeschreven, heeft het al dan niet in de bodem opgenomen dode hout daarin een belangrijk aandeel.

c Microklimaat en bodembescherming

Dood hout heeft invloed op het microklimaat. Op open plekken wordt de bodem beschermd tegen de inwerkingen van het macroklimaat door de takken en stammen van omgevallen bomen. Met name de straling wordt gedempt zodat het strooisel minder snel verteert (Koop 1981 en Van Miegroet 1980). Door de bufferende werking van een dode stam op het vochtgehalte van de grond direct onder de stam en het verhoogde aanbod van organische stof daar, neemt de activiteit van bodemdieren sterk toe. Regenwormen en andere saprofieten trekken mollen aan en de bodem rond de stam wordt losgemaakt en omgewoeld. De stam zakt daardoor soms wel tot de helft in de bodem, met als gevolg dat de strooisellaag verdiept wordt en door ver-

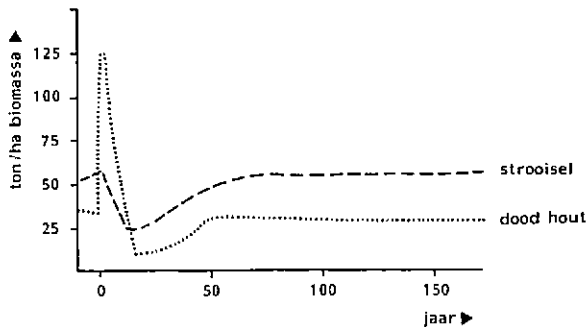


Fig. 2 Simulatie van het verloop van de hoeveelheden strooisel en dood hout na een kaalkap volgens Bormann & Likens (1979) (gewijzigd).

menging ook het organische-stofgehalte van de daar- onder gelegen bodemhorizonten plaatselijk wordt ver- hoogd. Vanselow (1940) wijst op het vrijkomen van ex- tra koolzuurgas bij de vertering van dood hout, waardoor de plantengroei in de luchtlaag dicht bij de bodem wordt bevorderd.

d Functionele relaties

In het dode hout leven tal van insecten en schimmels die een belangrijke rol spelen bij het functioneren van het ecosysteem. In de overige artikelen wordt hieraan aandacht besteed.

Hoeveelheden dood hout

Op grond van opbrengsttabellen kan de hoeveelheid biomassa worden geschat die in een eeuw worden af- gevoerd met dunningen en eindkap. Voor eik bedraagt deze hoeveelheid, afhankelijk van de boniteit ca. 300 tot 700 m³/ha. Voor sneller groeiende boomsoorten zelfs tot over de 1000 m³/ha. Bij een volledige recy- cling zou een deel van deze organische stof in de bod- em terugkeren. Gedurende de omloop van een gelijk- jarige opstand zal het aanbod van dood hout van natu- re sterk variëren. Dit is ongeveer te vergelijken met de opbrengsten uit de dunningen en met uiteindelijk de eindoogst, die onder natuurlijke omstandigheden over- eenkomt met de aftakelingsfase. Onder natuurlijke om- standigheden zullen bossen echter zijn opgebouwd uit een mozaïek van opstanden van verschillende leeftijd. Over een grotere oppervlakte kan men daarom een min of meer constante hoeveelheid dood hout ver- wachten. Bormann & Likens (1979) voorspellen op grond van hun bosgroeiemodel eveneens een gelijkbli- vende hoeveelheid dood hout. In een aantal transecten in de meest spontane bossen van Europa zijn schattin- gen gemaakt van de volumepercentages dood hout van de totale hoeveelheid biomassa (figuur 3). In een aantal gevallen zullen deze cijfers te hoog uitvallen

omdat we nog te maken hebben met een aftakelingsfa- se van bomen die gelijktijdig over een grotere opper- vlakte geplant zijn of door andere antropogene invloe- den gelijktijdig zijn ontkiemd. De hoeveelheden varië- ren tussen 50 en 100 m³ per ha met uitschieters tot 20 en 160 m³. Mede op grond van de proefvlakgrootte van 0,1 ha is het gerechtvaardigd te veronderstellen dat op grotere oppervlakten sprake is van een min of meer constante hoeveelheid. Het volumepercentage ten op- zichte van de totale biomassa (levende en dode bio- massa) is echter sterk afhankelijk van de fase waarin de opstand verkeert, dus van de staande levende bio- massa (figuur 3). Bij een hoge staande biomassa is het percentage dood hout laag en bij een lage staande massa hoog. Bormann & Likens (1979) geven ruwe schattingen over wel erg kleine oppervlakten in de Northern Hardwood Stands in New Hampshire in de Verenigde Staten. Deze schattingen variëren tussen 20 tot 68 ton per ha en liggen in dezelfde orde van grootte als de hierboven gegeven Europese cijfers. Harvey et al. (1981) geven voor oude douglasbossen in de Northern Rocky Mountains belangrijk hogere ge- tallen, nl. op drie verschillende groeiplaatsen 154 m³ (39%), 430 m³ (59%) en 254 m³ dood hout hetgeen 37% van de totale biomassa bedraagt. In dit verband is het opvallend dat de brandgevoeligheid van deze bossen dus samengaat met een veel hoger percentage dood hout dan in het Westeuropese laagland. Al deze percentages en hoeveelheden zijn echter slechts mo- mentopnamen. Alleen Falinski (1976) heeft een balans gemaakt van de hoeveelheid dood hout op een hectare over een periode van tien jaar. Dit leidde respectieve- lijk tot een vertering van 29 m³ en een toename van

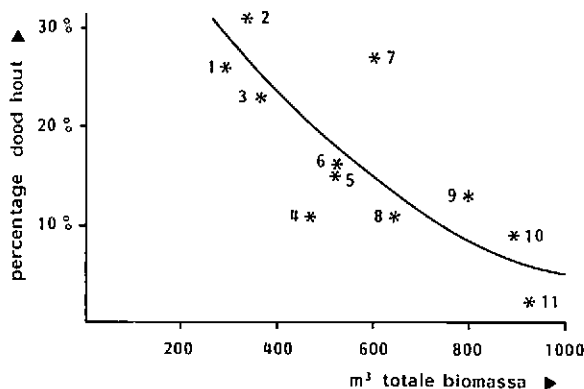


Fig. 3 Schattingen van de percentages dood hout van de to- tale biomassa per ha (levend en dood) in transecten in Fontai- nebleau Fago-Quercetum (1), Hasbruch Carici-remotae-Fraxi- netum (2), Hasbruch, Milio-Fagetum (3), Neuenburg, Milio- Fagetum (4), Hasbruch, Milio-Fagetum (5), Bialowieza, Tilio- Carpinetum (6), Neuenburg, Stellario-Carpinetum (7), Fontai- nebleau, Fago-Quercetum (8), Neuenburg, Fago-Quercetum (9), Fontainebleau, Melico-Fagetum (10), Hasbruch, Carici- remotae-Fraxinetum (11).



Foto 1 Dood hout in het strikte reservaat van Fontainebleau.
Foto: P. Hilgen.

40,3 m³ per hectare. Harvey et al. (1981) schatten de zeer langzame vertering van de douglasstammen in de Rocky Mountains met behulp van onder andere C-14 bepalingen op één tot twee eeuwen. Er zou ongeveer 100-200 m³ per eeuw verdwijnen. Ook deze cijfers vallen in dezelfde orde van grootte. Zeer globaal kan men stellen dat afhankelijk van de opbouw- of aftakelingsfase van het bos er een hoeveelheid dood hout bijkomt die respectievelijk iets minder of iets meer dan de aanwas van de opstand is. Met een naaijing gelijk aan de verteringsperiode (ca. 20-30 jaar volgens Koop 1981) verteert de gelijke hoeveelheid. Om globaal het gewicht van dood hout ten opzichte van strooiselproductie aan te geven in een natuurlijk systeem, vergelijken men de jaarlijkse aanwas of de cijfers van Falinski (1976) met de jaarlijkse strooiselproductie via afvallende bladeren en kleine takjes, die in een 140-jarig eikenbos volgens metingen van Van der Drift (1975) 6200 kg per ha bedraagt. Hieruit kan men opmaken dat ca. 40% van de totale hoeveelheid organische stof die op de bodem terechtkomt uit dood hout bestaat. Al eerder is gewezen op het lagere mineralengehalte van dood hout, en anderzijds op de hogere duurzaamheid van dood hout om in extreme levensfasen van de opstand mineralen te bufferen.

Omzetting van organische stof en de bodemvorming

De omzetting van organische stof en dood hout wordt geconditioneerd door de bodemtemperatuur (tussen 5-40 °C), de vochtinhouding, de zuurstoftoetreding, de mineralenrijkdom en de vermenging met minerale componenten van de bodem, de zuurgraad en de voorbewerking door de fauna. Bovendien is de omzet-

tingsnelheid afhankelijk van de boomsoort. Twee processen spelen bij de vertering een rol. Het hout kan verdwijnen door oxidatie, ook wel mineralisatie genoemd. De organische stof wordt onder toetreding van zuurstof omgezet in koolzuurgas en water waarbij de gebonden mineralen vrijkomen. Bij verbranding treedt er als het ware een versnelde mineralisatie op, waarbij de mineralen in de vorm van de as in één keer beschikbaar komen. Het tweede proces heet humificatie, waarbij organische stof wordt getransformeerd tot humus. Dit betekent een biologische omzetting tot colloïdale deeltjes die niet of slechts zeer langzaam verder worden afgebroken. De intensiteit waarmee beide processen optreden, zowel absoluut als relatief, wordt geconditioneerd door bovengenoemde factoren. Enkele voorbeelden kunnen dit illustreren. Onder voedselrijke, vochtige omstandigheden bij een niet te lage pH vindt een snelle omzetting plaats door fragmentatie door vliegelaarven en regenwormen. Er ontstaat een dunne strooisellaag die een milde humusvorm produceert (mull). In drogere en voedselarmere situaties zijn naast een geringer aandeel vliegelaarven en regenwormen vooral mijten, springstaarten en miljoenpoten betrokken bij de fragmentatie. De omzetting duurt langer en er heeft accumulatie plaats in de strooisellaag tot enkele centimeters. Parallel aan de verschillen in vertering in de strooisellaag gaat ook de vertering van dood hout onder vochtiger en voedselrijkere omstandigheden sneller (Koop 1981). Meer vocht hoeft niet altijd een snellere omzetting te betekenen. In zuurstofarm water dat stagneert zoals in het elzenbroekbos, is de afbraak van dood hout trager dan in een beekbegeleidend essen-elzenbos met zuurstofrijker bewegend water (Kotowski 1979).

Onder zure voedselarme omstandigheden vindt

nauwelijks fragmentatie door dieren plaats. Schimmels zetten zeer langzaam hout en strooisel om tot ruwe humus die zeer resistent is voor verdere afbraak. Er vindt ophoping van organische stof plaats in de strooisellaag tot soms tientallen centimeters. Verdere verzuring door humuszuren leidt tot het vrijkomen van ijzer, dat zich bindt aan humus tot colloïdale deeltjes. Deze deeltjes spoelen met het regenwater uit naar diepere horizonten (podzolidering). Juist op deze gronden zou de toevoeging van de mineralen uit het dode hout, door recycling en door de stikstoffixatie uit de lucht, beslissend kunnen zijn om verdere podzolidering tegen te gaan. In dit verband dient ook op het gevaar van voortschrijdende verzuring van de regen te worden gewezen. Ook hierbij zou dood hout een bufferende werking kunnen vervullen. Onder zeer extreme omstandigheden van voedselarm, zuur stagnerend water kan mineralisering van dood hout zo worden geremd dat het gaat bijdragen aan veenvorming. Dit getuigen de lagen met boomstammen in het veen. Dat dit ook kan gebeuren onder invloed van antropogene ontbossing, illustreert Westhoff (1976). Door de verminderde transpiratie van bomen steeg het grondwater en stopte de vertering van de organische stof. De opslag in de vorm van veen veranderde het milieu dusdanig dat de groei van bomen onmogelijk werd.

Hiermee zijn al twee vormen van bodemvorming genoemd, namelijk veenvorming en podzolidering. Onder minder extreme omstandigheden treedt er vermenging van humus en dood hout op met de onderliggende bodemlagen. Dat kan gebeuren door inspoelen van de uitwerpselen van de mijten, springstaarten en miljoen-

poten met het regenwater door dode wortels of doordat bodemdieren organisch materiaal vermengen met de bodem. Al eerder is erop gewezen dat stukken dood hout daardoor gedeeltelijk in de bodem kunnen zakken. Bormann & Likens (1979) stelden relatief de grootste hoeveelheden organische stof in de minerale bodem vast (fig. 1). Van de organische stof die op de bosbodem terecht komt, mineraliseert het grootste deel. Slechts 10% blijft uiteindelijk de minerale bodem te bereiken. De omzettingsperioden van de organische stof in de verschillende compartimenten van figuur 1, strooisel, dood hout en minerale bodem zijn niet even lang. Bij strooiselomzetting ligt het in de orde van grootte van enkele jaren, bij dood hout tientallen jaren en bij zeer resistente boomsoorten meer dan 100 jaar. De organische stof in de minerale bodem is het meest stabiel. Met C-14 bepalingen komt men tot omzettingsperioden van 360 jaar, dus meer dan drie eeuwen. Het geringe percentage van de organische stof, dat uiteindelijk pas na tientallen jaren in de bodem terecht komt en daar dan honderden jaren blijft voor het verder wordt afgebroken, illustreert nog eens het zeer trage en moeilijk te bestuderen effect van dood hout op de bodemvorming.

Op grond van bovenstaande feiten en overwegingen moet erkend worden dat (de afvoer van) dood hout een bepalende invloed heeft (gehad) op de bodemvorming en de groeiplaatskwaliteit. De bijdrage van dood hout aan de humusvorming en aan de stikstofbinding uit de lucht geeft het belang overtuigend weer. De rol van het dode hout in de dynamiek van bosccosystemen verdient aandacht in het onderzoek.



Foto 2 Dood hout in het strikte bosreservaat van Fontainebleau.
Foto: P. Hilgen.

Literatuur

- Bormann, F. H. & G. E. Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer, New York. 253 p.
- Cornaby, B. W. & J. B. Waide. 1973. Nitrogen fixation in decaying chestnut logs. *Plant and Soil* 39: 445-448.
- Drift, J. van der. 1975. Productie op het land, het bos-ecosysteem. In: Productiviteit in biologische systemen. Symposium Biologische Raad. Pudoc, Wageningen.
- Duvigneaud, P. & S. Denaeyer-de Smet. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. *Ecological studies* I.
- Falinski, J. B. 1976. Windwürfe als Faktor der Differenzierung und der Veränderung des Urwaldbiotopes im Licht der Forschungen auf Dauerflächen. *Phytocoenosis* 5 (2): 85-108.
- Harvey, A. E. & M. J. Larson & M. F. Jurgenson. 1981. Rate of woody residue incorporation into Rocky Mountain forest soils. USDA For. Serv. Res. Pap. INT-282. Intermt. For and Range Exp. Stn., Ogden.
- Koop, H. 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen; het Neuenburger en het Hasbrucher Urwald. *Versl. landbouwk. Onderz.* 904, Pudoc, Wageningen.
- Kotowski, W. 1979. Comparison of the decomposition rate of wood-litter fall in different forest ecosystems. *Ekologia Polska* 27 (3): 427-436.
- Larson, M. J. & M. F. Jurgenson & A. E. Harvey 1978. N₂ fixation associated with wood decayed by some common fungi in western Montana. *Can. Journ. For. Res.* 8: 341-345.
- Miegroet, H. van. Het bos als ecosysteem. *Groene band* 39: 1-20.
- Moore, P. D. & D. J. Bellamy 1973. *Peatlands*, Londen.
- Ryan, D. F. 1978. Nutrient resorption from senescing leaves: A mechanism of biogeochemical cycling in a Northern hardwood forest ecosystem. Ph. D. Thesis, Yale Univ. New Haven.
- Vanselow, K. 1940. *Natürliche Verjüngung im Wirtschaftswald*.
- Veen, B. & C. P. van Goor. 1958. In: *Het milieu van onze gewassen*. Min. v. Landbouw en Visserij en Voedselvoorziening.
- Westhoff, V. 1976. De instandhouding van het bos in de gematigde luchtstreken. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 48 (3): 58-65.
- Westra, J. J. 1979. Oogst uit bos. *Contactblad voor Oecologen* 15: 139-148.