



ALTERRA

WAGENINGEN UR

De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos

Veldonderzoek naar de rol van doodhoutspots bij de vestiging van zeldzame insecten, paddenstoelen en mossen

G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis

L.G. Moraal

M.T. Veerkamp

R.J. Bijlsma

O. Vorst

K. van Dort



Alterra-rapport 1435, ISSN 1566-7197



De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos

De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos

Veldonderzoek naar de rol van doodhoutspots bij de vestiging van zeldzame insecten, paddenstoelen en mossen

G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis

L.G. Moraal

M.T. Veerkamp

R.J. Bijlsma

O. Vorst

K. van Dort

Alterra-rapport 1435

Alterra, Wageningen, 2007

REFERAAT

Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., L.G. Moraal, M.T. Veerkamp, R.J. Bijlsma, O. Vorst & K. van Dort, 2007. *De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos. Veldonderzoek naar de rol van doodhoutspots bij de vestiging van zeldzame insecten, paddenstoelen en mossen.* Wageningen, Alterra, Alterra-rapport 1435. 62 blz. 10 fig.; 10 tab.; 59 ref.

Ecologisch gezond bos wordt door de overheid gestimuleerd via de Subsidieregeling Natuurbeheer. Uit een voorgaande studie bleek dat vooral zeldzame soorten van zeer oud, dik dood hout naar verwachting onvoldoende profiteren van deze regeling. De vraag waarop in dit rapport een antwoord wordt gezocht is, of speciale aandacht voor dik, dood hout deze zeldzame soorten selectief kan stimuleren. Hierbij werd aangenomen dat locaties met relatief hoge concentraties van dik dood hout, aangeduid als doodhoutspots, het meeste effect zouden kunnen hebben, door goede mogelijkheden tot vestiging, handhaving en uitbreiding van doodhoutsoorten. Het veldonderzoek op de doodhoutspots richtte zich op zeldzame insecten, paddenstoelen en mossen. De resultaten ondersteunen dat dik, dood hout en doodhoutspots belangrijke instrumenten zijn om de vestiging van zeldzame groepen organismen in het bos te bevorderen.

Trefwoorden: beheermaatregelen, biodiversiteit, dood hout, doodhoutspots, Echte tonderzwam, insecten, mossen, paddenstoelen

ISSN 1566-7197

Dit rapport is digitaal beschikbaar via www.alterra.wur.nl. Een gedrukte versie van dit rapport, evenals van alle andere Alterra-rapporten, kunt u verkrijgen bij Uitgeverij Cereales te Wageningen (0317 46 66 66). Voor informatie over voorwaarden, prijzen en snelste bestelwijze zie www.boomblad.nl/rapportenservice.

© 2007 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 veelevoudigd 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
Inleiding en samenvatting	9
1 Onderzoek naar arthropoden in de tonderzwam <i>Fomes fomentarius</i> in Nederland	13
1.1 Materiaal en methoden	15
1.2 Resultaten	16
1.3 Vangsten van arthropoden uit de verzamelde zwammen	17
1.4 Kleinste angeldrager van Nederland	18
1.5 Kleine eiparasieten: Mymaridae	18
1.6 Toevallige bijvangst van de boktor <i>Prionus coriarius</i>	19
1.7 Nadere analyse van de vangsten van <i>Cis nitidus</i>	19
1.7.1 Vergelijking aanwezigheid <i>Cis nitidus</i> in tonderzwammen op liggend en staand dood hout	19
1.7.2 Vergelijking aanwezigheid <i>Cis nitidus</i> in relatie tot de oriëntering van zwammen in een bepaalde windrichting	20
1.8 Nadere analyse van de kever <i>Bolitophagus reticulatus</i> in tonderzwammen op liggend of staand dood hout	21
1.8.1 Verdeling <i>B. reticulatus</i> over de verschillende grootteklassen van de tonderzwammen afkomstig van liggend en staand dood hout	22
1.8.2 Verdeling <i>B. reticulatus</i> in tonderzwammen van verschillende windrichtingen	23
1.8.3 Vergelijking aanwezigheid van <i>C. nitidus</i> en <i>B. reticulatus</i> in relatie tot de aanwezigheid van zwammen op liggend of staand dood hout	23
1.8.4 Vergelijking aanwezigheid van <i>B. reticulatus</i> en <i>C. nitidus</i> in relatie tot windrichting (oriëntatie) van de zwammen waarin ze werden aangetroffen.	24
1.9 Discussie	25
1.10 Waarnemingen aan de verdeling van zwammen en zwambewonende kevers rondom de stam van staand dood hout	27
1.11 Informatie voor het beheer	28
1.12 Aanbevelingen voor verder onderzoek	29
1.13 Literatuur	30
2 Het belang van locaties met veel groot, dood hout voor houtpaddenstoelen.	33
2.1 Inleiding	33
2.2 Onderzoek naar de waarde van doodhoutspots	34
2.3 Indicatorsoorten en soorten van de Rode Lijst	36
2.4 Saprotrofe soorten	41
2.5 Necrotrofe parasieten ('hartrotters').	42

2.6	Rode Lijst soorten	42
2.7	Conclusie	42
2.9	Literatuur	44
3	Het belang van doodhoutspots voor mossen	47
3.1	Inleiding	47
3.2	Ruimtelijke mobiliteit van mossen	47
3.3	Habitatspecialisatie en regeneratieve strategie	50
3.4	Analyse van doodhoutspots	53
3.5	Discussie	59
3.6	Literatuur	61

Woord vooraf

Onze hartelijke dank gaat uit naar de Nederlandse Mycologische Vereniging en Ad van den Berg voor het gebruik en toesturen van gegevens. Nico Dam danken we voor het gebruik van de foto van het Beukenkorrelkopje. Jeroen de Rond en Serguei Triapitsyn (USA) leverden een waardevolle bijdrage door determinaties van respectievelijk de platkopwespen en de Mymaridae. De auteurs danken Theodoor Heijerman voor het gebruik van de foto van *Bolitophagus reticulatus*.

Inleiding en samenvatting

Ecologisch gezond bos wordt door de overheid gestimuleerd met pluspakketten bos binnen de Subsidieregeling Natuurbeheer. Mede hierdoor is de hoeveelheid dood hout in de Nederlandse bossen de afgelopen decennia sterk toegenomen. Uit een literatuurstudie van Jagers op Akkerhuis et al. (2005, 2006) bleek dat vooral algemene soorten positief zullen reageren op een toename van dood hout, maar dat het stimuleren van zeldzame soorten vraagt om specifieke maatregelen. De reden hiervoor is, dat de zeldzame soorten veelal afhankelijk zijn van dik dood hout van oude bomen, een klasse dood hout die in Nederland nog steeds weinig voorkomt.

Om te onderzoeken of zeldzame soorten zullen toenemen door maatregelen die zijn gericht op dik dood hout is veldonderzoek uitgevoerd in lokale concentraties (dik) dood hout, die in deze studie doodhoutspots zijn genoemd. Hierbij werden insecten, paddenstoelen en mossen onderzocht. Er werd gekozen voor spots omdat het hoge aantal bomen hierin een goede kans biedt op kolonisatie en duurzame vestiging. Om de aanwezigheid van insecten, paddenstoelen en mossen beter te kunnen begrijpen is bij het onderzoek aandacht besteed aan de wijze van verspreiding van de onderzochte soorten.

Resultaten

Geleedpotigen. De hypothese was dat zeldzame geleedpotigen gericht konden worden gevangen door het onderzoek te richten op de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*). Deze zwam is een zwakteparasiet die afstervende bomen koloniseert. Hoewel hij ook op dunnere bomen voorkomt, is hij relatief algemeen op dikke bomen. Afstervend dood hout was in Nederland niet algemeen en tonderzwammen waren tot voor kort nog zeldzaam, waardoor insecten die leven van tonderzwammen naar verwachting heel erg zeldzaam zouden zijn.

In juli 2006 werden op zeven spots 68 tonderzwammen verzameld. In deze zwammen zaten 23 keversoorten, waarvan er 10 leven als rover, 8 als houteter en 5 zich voeden met het weefsel van harde houtzwammen zoals de Echte tonderzwam. De meeste vangsten betroffen twee keversoorten: de kleine kever *Cis nitidus* en de voor Nederland nieuwe soort *Bolitophagus reticulatus*, die ook de enige soort was die zich uitsluitend ontwikkelt in de Echte tonderzwam. *C. nitidus* werd het meest gevonden in zwammen op liggend dood hout en had geen duidelijke voorkeur voor de afmeting van de zwam. *B. reticulatus* had een voorkeur voor staand dood hout en grote zwammen. Een interessante waarneming was dat beide soorten op staand dood hout het meest voorkwamen in zuidwestelijk georiënteerde zwammen. Dit fenomeen vraagt om nader onderzoek en hangt mogelijk samen met een relatief hoge temperatuur van zwammen aan de zuidwestkant. Behalve *B. reticulatus* werden op de spots ook andere zeldzame insecten gevonden, zoals een exemplaar van de boktor *Prionus coriarius*, zelden gemelde kleine zwamplatkopwespen en de als eiparasieten levende, uiterst kleine Mymaridae. Daarnaast werd een voor de wetenschap nieuwe

soort Mymaridae ontdekt: *Cleruchus polypori*. Dit is vermoedelijk een eiparasiet van kevers (Ciidaedae) die zich in zwammen ontwikkelen.

In vergelijking met literatuur uit het buitenland werden erg weinig keversoorten in de zwammen aangetroffen, wat mogelijk verband hield met de beperkte monsterperiode van het huidige onderzoek. Voor soorten die Nederland mogelijk nog niet bereikt hebben, mogen we in de nabije toekomst positieve effecten verwachten van het huidige doodhoutbeleid.

Paddenstoelen. Naar verwachting zijn doodhoutspots de beste plekken om zeldzame dood hout paddenstoelen waar te nemen. Op de doodhoutspots hebben deze paddenstoelen de meeste kans zich te vestigen, te handhaven en zich vandaar uit te verspreiden. In oktober 2006 werden op 7 doodhoutspots alle paddenstoelen van dik dood beukenhout geïnventariseerd. Er werd speciaal gelet op soorten van de Nederlandse/Belgische en Europese lijst van indicatorsoorten voor goed ontwikkelde beukenbossen met veel dood hout en op soorten van de Nederlandse rode lijst. Aantallen vondsten werden vergeleken met het Nat-man onderzoek uit 2000-2001 en werden vergeleken met trends in meldingen in heel Nederland indien daarvan gegevens beschikbaar waren.

In totaal werden 8 indicatorsoorten gevonden en 6 rode lijst soorten. De indicatorsoorten konden worden ingedeeld in saprotrofe soorten, die groeien op afgestorven bomen, en necrotrofe soorten (hartrotters), die leven in het kernhout van levende oude bomen.

Uit de resultaten bleek dat veel doodhoutpaddenstoelen, waaronder zeer zeldzame soorten, aantoonbaar toenemen. Doodhoutspots spelen hierbij een grote rol. Speciaal op doodhoutspots worden relatief veel zeldzame saprotrofe soorten gevonden, die zich vanuit deze locaties ook verspreiden. Helaas werd op de doodhoutspots vooralsnog geen toename waargenomen van de bijzondere zwammen die kernhoutrot veroorzaken en sterk aan staand, dik dood hout zijn gebonden. Ten opzichte van waarnemingen in 2001 werden twee nieuwe rodelijst-soorten gevonden.

Mossen. Het belang van doodhoutspots voor mossen wordt naar verwachting bepaald door zowel kwaliteitsaspecten van de spot als soorteigenschappen. Bij het onderzoek aan mossen lag de nadruk op de vraag of verschillen in habitatspecialisatie en dispersiestrategie van mossen een verklaring kunnen bieden voor verschillen in ruimtelijke verspreiding en dynamiek. Daarbij is aansluiting gezocht bij een Zweeds metapopulatie model voor mossen die op bomen leven. Er is gebruik gemaakt van bestaande inventarisaties in twee gebieden op de Veluwe. Op de Imbos (Nationaal Park Veluwezoom) werd een vergelijking gemaakt van mossen op dennenstammen op twee locaties: de Kouwerik (oude locatie met veel dood hout) en de Nieuwe Aanleg (heidebebossing met minder dood hout). In het Speulderbos (o.a. bosreservaat Pijpebrandje) werd een vergelijking gemaakt van mossen op dode beuken en op dode eiken.

De doodhoutspots van grove den op de ZO-Veluwe zijn vooral interessant voor eenhuizige specialisten: diverse redelijk tot goed fructificerende levermossen met een voorkeur voor ontschorst dood hout. Deze soorten verspreiden zich tenminste ook door sporen en zien kans dood hout van goede kwaliteit (luchtvochtig microklimaat; dikke liggende stammen) over grote afstand te bereiken. Eenmaal gevestigd lijken zich metapopulaties op te bouwen in en rond doodhoutspots.

Verterende schors van beuk en eik is een belangrijk substraat voor een vrij groot aantal generalisten: soorten zonder duidelijke voorkeur voor dood hout of indien wel, dan ook regelmatig op andere substraten voorkomend. Voor de ruimtelijke dynamiek van deze soorten geldt waarschijnlijk een source-sinkmodel: vanuit plekken met hoge kwaliteit worden ook plekken met lage kwaliteit gekoloniseerd. Generalisten lijken zich sneller te vestigen naarmate de frequentie van fructificeren (sporenkapsels) toeneemt. Op dode beuk komen aanzienlijk meer (regionaal schaarse) soorten voor dan op eik, waarschijnlijk omdat de verterende schors van beuk meer nutriënten en basen levert dan die van eik.

Voor zowel specialisten als generalisten lijkt het aantal mossoorten toe te nemen met de totale hoeveelheid dood hout. Waarschijnlijk zijn hierbij vooral de dikke stammen van belang dankzij een groter oppervlak voor vestiging en de langere levensduur van de groeiplaats (vergelijkbaar met het belang van dikke levende bomen voor epifyten).

Vestiging via vegetatieve voortplanting stelt in het algemeen minder eisen aan het de kwaliteit van het substraat (dood hout) dan vestiging via sporen. Toch is er bij enkele soorten die zich vnl. vegetatief verspreiden sprake van substraatvoorkeur, zoals voor eik (Kussentjesmos, Steil tandmos, Stobbegaffeltandmos) of grove den (Zanddubbeltjesmos). De meeste doodhoutsoorten die zich in Nederland alleen vegetatief (aseksueel) verspreiden zijn zeldzaam en komen voor als relictpopulaties. Het stimuleren van meer dood hout in de nabijheid van bestaande populaties heeft voor deze soorten de hoogste prioriteit.

Doodhoutspots zijn belangrijk voor het behoud van mossen die in de afwezigheid van dood hout lange tijd hebben overleefd in humeuze steilkanten en in heideterreinen, maar die optimaal voorkomen op ontschorst dood hout en daar ook fructificeren. Uiteraard is het zaak eventuele doodhoutspots voor deze soorten te projecteren in terreinen met relictvoorkomens.

Conclusies

De resultaten van het huidige onderzoek laten zien dat lokale concentraties dik dood hout, in dit rapport doodhoutspots genoemd, een bijdrage leveren aan de biodiversiteit van zeldzame, aan dik dood hout gebonden soorten insecten, paddenstoelen en mossen. Hierbij speelt de plaatselijke ruime beschikbaarheid van substraat voor vestiging en uitbreiding waarschijnlijk een belangrijke rol.

De term doodhoutspot wordt hier gebruikt om plekken met relatief veel liggend dood hout aan te duiden. Met de nadruk op relatief, omdat ook in bosreservaten, zoals het Pijpebrandje in het Speulderbos, de hoeveelheid dood hout toch nog

aanzienlijk kleiner is dan in meer natuurlijke bossen in het buitenland (Wijdeven 2005). Doodhoutspots zoals we ze nu kennen, zijn dus ‘normaal’ in natuurlijk bos.

Het onderzoek aan paddenstoelen en insecten, dat zich selectief richtte op beukenstammen, liet zien dat op doodhoutspots relatief veel paddenstoelen en insecten voorkwamen die in de rest van Nederland uiterst zeldzaam waren.

De aanwezigheid van zeldzame paddenstoelen op de doodhoutspots vertoonde een positieve trend in vergelijking met waarnemingen in heel Nederland. Aandacht voor oude bomen en dik dood hout blijft voorlopig nodig ter stimulering van de uiterst zeldzame kernhoutrotters.

Onderzoek aan doodhoutinsecten was geconcentreerd op bewoners van de Echte tonderzwam, die - in relatie met een natuurlijker bosbeheer - in de afgelopen 15 jaar een sterke toename vertoont. De vangsten van de kever *Bolitophagus reticulatus*, die tot voor kort in Nederland zeer zeldzaam was, zijn een aanwijzing dat het doodhoutbeheer de biodiversiteit van zeldzame doodhoutinsecten bevordert.

Voor mossen zijn doodhoutspots allereerst van belang voor de duurzame vestiging van doodhoutspecialisten over grote afstanden. De vestiging van deze categorie mossen is een nieuwe ontwikkeling in het Nederlandse bos, vooral op ontschorst dood hout van grove den maar naar verwachting ook op dat van eik en wellicht beuk. Doodhoutspots van eik en beuk zijn vooral belangrijk voor generalisten onder de doodhoutmossen en als vestigingsmilieu voor (zeldzame) bodemmossen die door stapeling van bladstrooisel op de bosbodem verdwijnen. Hierbij is verterende schors het belangrijkste substraat. Voor doodhoutmossen die zich in Nederland momenteel alleen vegetatief (aseksueel) verspreiden, zijn doodhoutspots van groot belang in de nabijheid van relictpopulaties.

1 Onderzoek naar arthropoden in de tonderzwam *Fomes fomentarius* in Nederland

Leen Moraal, Gerard Jagers op Akkerhuis, Mirjam Veerkamp en Oscar Vorst

Dikke dode bomen zijn in Nederland nog niet zeer algemeen en de zwammen die daaraan gebonden zijn, zijn dan ook relatief zeldzaam. Nog zeldzamer zijn de insecten die leven in de zwammen die leven van dik dood hout. Pas als er genoeg dood hout is met voldoende zwammen maken deze ‘dubbel afhankelijke’ insecten een kans. Hun aanwezigheid zou een indicatie kunnen zijn, dat het dood hout beleid in Nederland z'n vruchten afwerpt.

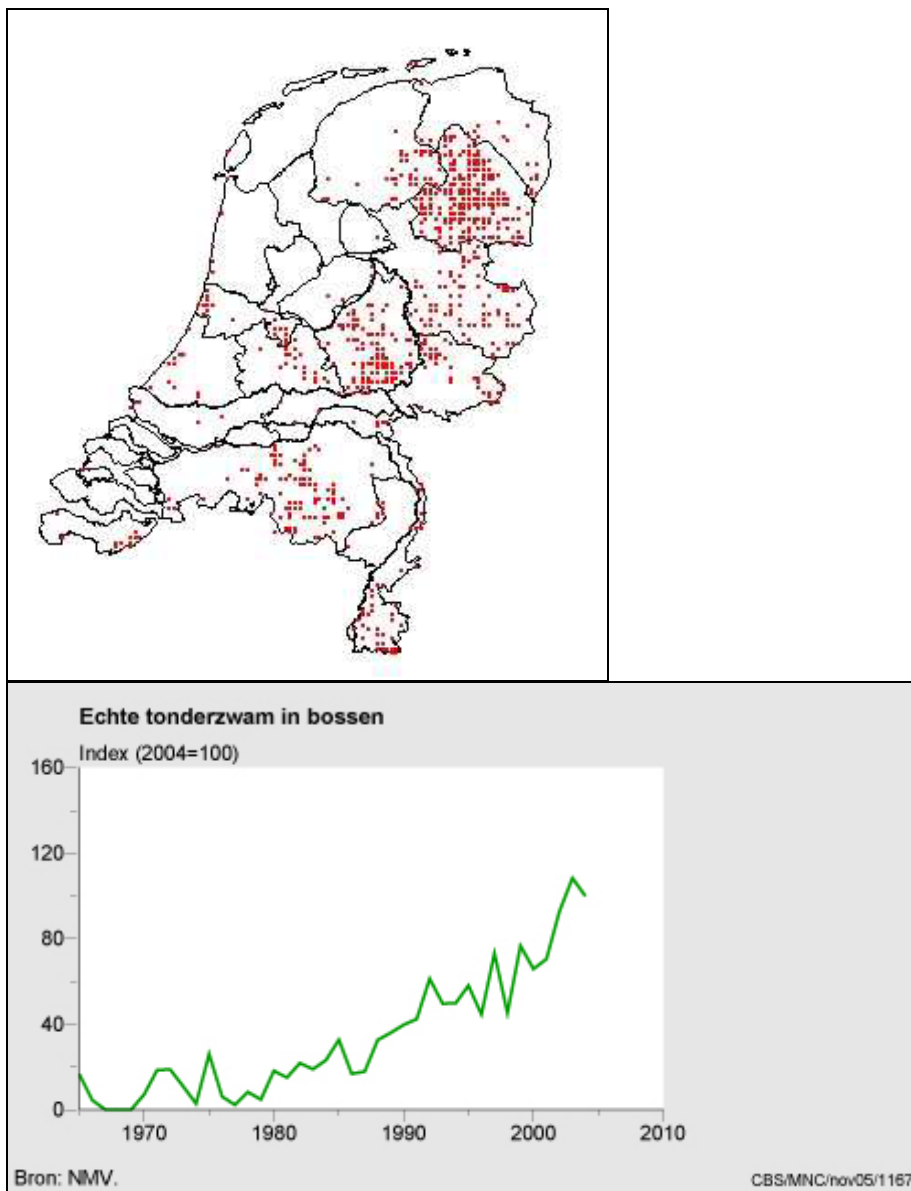
Hun rol als indicatoren voor het effect van dood hout was de reden voor een oriënterend onderzoek naar het voorkomen van ‘dubbel afhankelijke insectensoorten’ in bossen met veel dode beuken verspreid in Nederland. Daarbij werd specifiek gezocht naar insecten, met name kevers maar ook sluipwespen, die leven in de Echte tonderzwam, *Fomes fomentarius*.

De Echte tonderzwam is een zwakteparasiet, die zich vestigt op verzwakte levende bomen - vooral berk en beuk. Na het afsterven van de boom kan de tonderzwam nog jarenlang nieuwe vruchtlichamen vormen. De vruchtlichamen kunnen wel 15 jaar oud worden.

Voor Europa zijn 21 soorten schimmels vastgesteld als indicatorsoorten voor natuurlijke beukenbossen (Christensen et al., 2004). De tonderzwam staat niet op deze lijst omdat die in veel landen te algemeen is. In Nederland is de Echte tonderzwam tot 1970 echter slechts sporadisch gevonden (Van der Laan, 1972). Sindsdien neemt de soort gestaag toe (Arnolds & Van den Berg, 2001; www.natuurcompendium.nl). De sterke toename van de tonderzwam is een gevolg van het veel minder verwijderen van zwakke oude bomen en dood hout dan vroeger. In het algemeen kunnen schimmels, vanwege hun kleine sporen die met de wind wegwaaien, over grote afstanden nieuw dood hout koloniseren. Omdat er in het bos vaak weinig dood hout is te vinden met precies de goede kwaliteit voor de ontkieming van de sporen en de ontwikkeling van een mycelium, zijn veel schimmels, ondanks goede dispersiemogelijkheden, toch zeldzaam.

Uit de literatuur is bekend dat zich in de Echte tonderzwam een heel specifieke entomofauna kan ontwikkelen. Zo zijn in Zweden uit de tonderzwam 16 keversoorten gekweekt waarvan 6 soorten zich uitsluitend in deze zwam ontwikkelen (Komonen, 2003). Zwammen op bomen zijn in het algemeen onbekende microhabitats. Toch is over de arthropodenfauna van zwammen in Nederland, vooral van kevers, wel informatie beschikbaar, ook al betreft het veelal oude publicaties.

Tegenwoordig komt de Echte tonderzwam vrij algemeen voor op de hogere zandgronden, in Zuid-Limburg en in de duinen ten zuiden van Bergen (Noord-Holland) (Nauta en Vellinga, 1995, Nederlandse Mycologische Vereniging, 2000). Op de klei is de soort zeer zeldzaam. In landgoederen en parken met oude beuken op kleigrond zoals Wulperhorst (Zeist), Amelisweerd (Utrecht), Nijenrode (Breukelen) en het Kralingse bos (Rotterdam) komt de soort niet of zeer sporadisch voor.



Figuur 1.1: Distributie van de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*) in NL (boven) en een overzicht van de toename van het aantal meldingen in de afgelopen 40 jaar (onder)

De tonderzwam is in Nederland dus pas recent weer talrijk en nogal verspreid aanwezig. De vraag is of de bijbehorende insecten deze zwammen wel kunnen vinden en, in verband met ruimtelijke isolatie, de eventuele afstanden kunnen overbruggen om nieuwe plekken te koloniseren.

1.1 Materiaal en methoden

Locaties

Om de aanwezigheid van zwambewonende insecten te onderzoeken werden in een oriënterend onderzoek tonderzwammen van dode beuken verzameld van de volgende 7 locaties, die bekend staan om de aanwezigheid van grote hoeveelheden oude, stervende en afgestorven beukenbomen (in dit rapport aangeduid als 'doodhoutspots'):

- het Wolfhezerbos (NM) te Wolfheze,
- Weversbergen bij Dieren (NM) in Nationaal Park Veluwezoom,
- Dassenberg in Kroondomein te Apeldoorn,
- het Gortelse Bos bij Gortel in Kroondomein,
- Landgoed Elswout (SBB) bij Haarlem,
- Landgoed Boekesteyn te 's Graveland (NM)
- het Pijpebrandje in het Speulderbos (SBB).

Verzamelen zwammen

In de periode 12-20 juli werden totaal 70 vruchtlichamen verzameld. Bij het verzamelen van de zwammen werd op de volgende zaken gelet:

- het streven was om bij voldoende bomen met zwammen per boom maximaal twee zwammen te verzamelen
- er werden geen al te grote zwammen verzameld
- de zwammen die werden verzameld waren niet te jong (klein, keihard en vers weefsel aan de onderkant) of te oud (hol en bijna aan het afbreken)
- streefhoogte lag tussen grondniveau en 200 cm (alleen bij verder ontbreken van vruchtlichamen werd een enkele keer een zwam hoger dan 200 cm geaccepteerd)

Bij het verzamelen werden de volgende kenmerken van iedere zwam geregistreerd:

- hoogte boven de grond
- hoogte van de zwam (verticale lengte van het aanhechtingsvlak in cm) en diepte (afstand tussen aanhechting aan de boom en de grootste afstand van de zwam vanaf de boom in cm). Op basis van (hoogte *diepte*diepte) werd een relatieve volumemaat berekend. Deze volumemaat overschat het werkelijke volume en is slechts gebruikt als relatieve maat. De volumemaat werd als volgt ingedeeld in klassen: klasse 1: 1-500 cm³, klasse 2: 501-1000, etc.
- de oriëntatie van de zwam (waarbij onderscheid werd gemaakt in 16 segmenten, van N, via NNO, NO, NOO, O etc. naar NNW).
- aanwezigheid op staand of liggend dood hout.

Extractie van kevers

In de maanden daarna (15 augustus tot en met 8 november) werden de zwammen bewaard in een klimaatcel van constant 20 °C in grote plastic trechters, die aan de bovenkant waren afgesloten met fijne vitrage, en aan de onderkant uitmondten in een plastic container met conserveervloeistof volgens de methode van Thunes (1994). In eerste instantie werd Metatin (0,5%) met wat afwasmiddel als conserveervloeistof gebruikt. Omdat er een redelijk snelle verdamping in de klimaatkamers optrad, werd in een later stadium een verzadigde keukenzoutoplossing met afwasmiddel gebruikt. De containers werden geleegd op de volgende data: 15

augustus, 5 september, 3 oktober en 21 oktober 2006. Alleen van de eerste drie data werden alle kevers gedetermineerd. Op de laatste datum was het monsteren selectief gericht op één speciale soort.

1.2 Resultaten

Verdeling van de verzamelde zwammen per locatie over volumeklassen en hoogtes

Zoals is te zien in tabel 1.1, is het totale aantal zwammen dat op liggend dood hout werd verzameld lager dan van staand dood hout. De reden hiervoor is deels dat in Elswoud en 's-Graveland geen liggend dood hout werd aangetroffen. De verdeling van de zwammen over de verschillende grootteklassen is vergelijkbaar voor liggend en staand dood hout.

Tabel 1.1. Verdeling van de zwammen per locatie over de verschillende volumeklassen.

locatie	Liggend dood hout							Staan dood hout						
	volume klasse zwam							volume klasse zwam						
	1	2	3	4	5	6	totaal	1	2	3	4	5	6	totaal
Dassenberg	2		1				3	7	2					9
Elswoud								1	1			1	1	4
Gortelse bos	7	1	1	1			10	4						4
's Graveland								5						5
Speulder bos	1	3		1			5	2		4	1			7
Weversbergen	1	1	1	1			4	2	1	1	3	1		8
Wolfheze	3	2		1			6	2	1					3
som	14	7	3	4	0	0	28	23	5	5	4	2	1	40

Uit tabel 1.2 blijkt dat de verdeling van zwammen per locatie een willekeurige verdeling vertonen over de hoogtes, waarbij wel relatief veel zwammen zijn verzameld op ooghoogte. Dit komt overeen met het gegeven dat niet gericht is gemonsterd in relatie tot een verdeling naar hoogte.

Tabel 1.2. Staand dood hout: Hoogteverdeling van de zwammen per locatie

h-klasse	h (cm)	Dassenb.	Elsw.	Gort. bos	Gravel.	Speuld. bos	Weversb.	Wolfh.	totaal
11	251-275							2	2
10	226-250			1					1
9	201-225	1		1		1		1	4
8	176-200	4	2	1	4	1			12
7	151-175				1	1	2		4
6	126-150	1	1			2			4
5	101-125	2					2		4
4	76-100					1	4		5
3	51-75	1				1			2
2	26-50		1	1					2
1	1-25								0

1.3 Vangsten van arthropoden uit de verzamelde zwammen

In tabel 1.3 wordt een overzicht gegeven van alle 23 keversoorten die werden verzameld in de vangtrechters gedurende de periode: 15 augustus tot 3 oktober 2006

Tabel 1.3: De kevers in de tonderzwam, *Fomes fomentarius*, voor alle zwammen die werden verzameld op de 7 locaties (periode: 15 augustus tot 3 oktober 2006).

Legenda: pred=predator; hout=achter schors of in dood hout; zwam= uitsluitend in zwam; A=Algemeen; VA=Vrij algemeen; ZA=Zeer algemeen; Z=Zeldzaam; VZ=Vrij zeldzaam; N=Nieuw voor de Nederlandse fauna. Alle determinaties zijn uitgevoerd door Oscar Vorst.

Keverfauna	voedsel	Voorkomen	Speulderbos	Weversbergen	Gortelse Bos	Dassenberg	Wolfheze	's- Graveland	Elswout
Histeridae									
<i>Plegaderus dissectus</i> Er.	pred	Z				1			
<i>Paromalus flavicornis</i> (Hbst.)	pred	A		1		4			
Staphylinidae									
<i>Anthobium unicolor</i> (Marsh.)	pred	A							2
<i>Syntomus foveatus</i> (Geoffr.)	pred	VA					2		
<i>Gabrius splendidulus</i> (Grav.)	pred	A				2			
<i>Leptusa fumida</i> (Er.)	pred	VZ						1	
<i>Leptusa pulchella</i> (Mannh.)	pred	A				13			
<i>Bolitochara lucida</i> (Grav.)	pred	VZ		1					
<i>Phloeopora testacea</i> (Mannh.)	pred	A	3	2					
<i>Dexiogyia corticina</i> (Er.)	pred	VA				1			
Elateridae									
<i>Stenagostus rhombeus</i> (Ol.)	hout	Z				1			
Cerylonidae									
<i>Cerylon ferrugineum</i> Steph.	hout	ZA	1			5			1
<i>Cerylon bisteroides</i> (F.)	hout	A			1	2			
Monotomidae									
<i>Rhizophagus dispar</i> (Payk.)	hout	VA		1		1			
Silvanidae									
<i>Uleiota planata</i> (L.)	hout	ZA		1		5			
Mycetophagidae									
<i>Litargus connexus</i> (Fourcr.)	hout	A			1				
Ciidae									
<i>Cis castaneus</i> Mell.	zwam	Z		3	1	17		1	5
<i>Cis nitidus</i> (F.)	zwam	ZA	323	278	161	201	29	3	28
<i>Ennearthron cornutum</i> (Gyll.)	zwam	ZA	1		3	1	1		2
Anobiidae									
<i>Ptilinus pectinicornis</i> (L.)	hout	VZ		1					
<i>Dorcatoma cf setosella</i> Muls.Rey	zwam	Z							10
Tenebrionidae									
<i>Bolitophagus reticulatus</i> (L.)	zwam	N		645	2	7	1	1	29
Scolytidae									
<i>Taphrorychus bicolor</i> (Hbst.)	hout	VZ							1

Uit de resultaten in tabel 1.3 blijkt dat er veel gewone soorten zijn uitgekweekt waarvan de meesten leven als houtkevers of predatoren. Er zijn slechts 5 kevers gevonden die selectief zijn gebonden aan het eten van zwamweefsel:

- *Cis castaneus* Mell is in Nederland een zeldzame soort (tot nu toe niet onderscheiden van *C. fagi*) die zich ontwikkelt in (harde) houtzwammen zoals *Bjerkandra adusta*, *Piptoporus betulinus* en *Fomes fomentarius* en minder frequent in een hele reeks andere soorten (Reibnitz, 1999).
- *Cis nitidus* (F.) is een zeer algemene soort van (harde) houtzwammen. In onze kweek werden flinke aantallen verzameld. Zeer polyfaag, belangrijke waardzwammen: *Ganoderma lipsiense*, *Fomes fomentarius* en *Heterobasidion annosum* (Reibnitz, 1999).
- *Ennearthron cornutum* (Gyll.). Een zeer algemene soort van (harde) houtzwammen. Polyfaag, vaak in *Bjerkandra adusta*, *Schizophora* en *Piptoporus betulinus*; minder frequent in *Trichaptum abietinum*, *Ganoderma lipsiense*, *Fomitopsis pinicola* en *Fomes fomentarius*. (Reibnitz, 1999).
- *Dorcatoma* cf. *setosella* Muls Rey. Omdat er geen mannetjes werden uitgekweekt, kon de soort niet met zekerheid worden gedetermineerd. Een zeldzame soort van harde houtzwammen
- *Bolitophagus reticulatus*. In ons onderzoek de enige keverssoort die zich uitsluitend in de Echte tonderzwam ontwikkelt. Het betreft een voor Nederland nieuwe soort (zie het volgende hoofdstuk).

1.4 Kleinste angeldrager van Nederland

Behalve kevers werden in de zwammen van de locaties Dassenberg, Gortelse Bos en Weversbergen ook enige tientallen zeer kleine zwarte wespjes gekweekt. Ze werden door Jeroen de Rond gedetermineerd als de zwamplatkopwesp *Cephalonomia formiciformis* (Bethyridae). De wespjes zijn slechts 1,0-1,5 mm lang. In Nederland zijn vondsten van deze soort uiterst zeldzaam en tot nu toe slechts van enkele vindplaatsen bekend. Het hoofdvoedsel van de wespjarven bestaat uit keverlarven van het genus *Cis* (Ciidae), die zich in verschillende soorten buisjeszwammen ontwikkelen (De Rond, 2004). De larven leven ectoparasitisch op de keverlarven tot het moment dat ze rijp zijn om te verpoppen. Dan eten ze de hele gastheer nog even leeg. Inmiddels is de Dassenberg met enige tientallen exemplaren de grootste vindplaats van *Cephalonomia* in Nederland geworden (Moraal & De Rond, 2007). In het huidige onderzoek kwam de soort regelmatig voor. De zeldzaamheid van de soort wordt daarom mogelijk verklaard doordat het kleine insecten zijn die gemakkelijk over 't hoofd kunnen worden gezien.

1.5 Kleine eiparasieten: Mymaridae

In de vangpotten van Wolfheze 1-3, Weversbergen 2-2, Gortelse Bos 1-2a en Dassenberg 5-2 werden vele tientallen zéér kleine Mymaridae gevonden. Het zijn waarschijnlijk eiparasieten van kevers (Ciidae). Ze zijn voor determinatie naar dr. Serguei Triapitsyn (University of California Riverside) verstuurd. Ze behoren waarschijnlijk (tezamen met enkele vleugelloze mannetjes) tot een en dezelfde soort van het genus *Cleruchus*. Het insect is inmiddels gedetermineerd als een nieuwe soort

voor de wetenschap en heeft onlangs de naam *Cleruchus polyperi* gekregen (Triapitsyn & Moraal, in prep).

1.6 Toevallige bijvangst van de boktor *Prionus coriarius*

Tijdens het veldonderzoek op de Dassenberg (AC 186.4 x 471.1) in het Kroondomein bij Apeldoorn werd op 6 juli 2006 een levend vrouwtje van de boktor *Prionus coriarius* (Cerambycidae) waargenomen. De 4 cm grote kever liep in de richting van een oude dode beuk waar, aan de stamvoet een los dekschild van dezelfde soort werd gevonden. Het betreft een niet algemene soort. Uit de omgeving van de Dassenberg zijn geen vondsten bekend. De 'dichtsbijzijnde' vindplaatsen zijn Niersen, Drie, Putten en het Vierhousterbos bij Nunspeet. De meeste dieren komen van de omgeving Rheden en Velp en vrij recent een aantal uit de Loonse- en Drunense Duinen. Het aantal vindplaatsen nu is 48 met 56 stuks. De kever vliegt in juli en augustus 's avonds op licht – en is op andere wijze moeilijk(er) waar te nemen. (mond. mededeling Dré Teunissen). De eitjes worden in kleine groepjes in schorsspleten aan de stambasis of aan oppervlakkig verlopende wortels gelegd. Dat gebeurt in verzwakte of pas afgestorven stammen van allerlei loofbomen - soms in naaldbomen. Het larvenstadium duurt 3 jaar. De larven hebben een vochtig milieu nodig en daarom leven ze vooral ondergronds - in de wortels (Schwenke, 1974).

1.7 Nadere analyse van de vangsten van *Cis nitidus*

De zwambewonende kever *Cis nitidus* komt in Nederland algemeen voor. Ook in het huidige onderzoek is hij op alle locaties gevonden (Tabel 1.4).

1.7.1 Vergelijking aanwezigheid *Cis nitidus* in tonderzwammen op liggend en staand dood hout

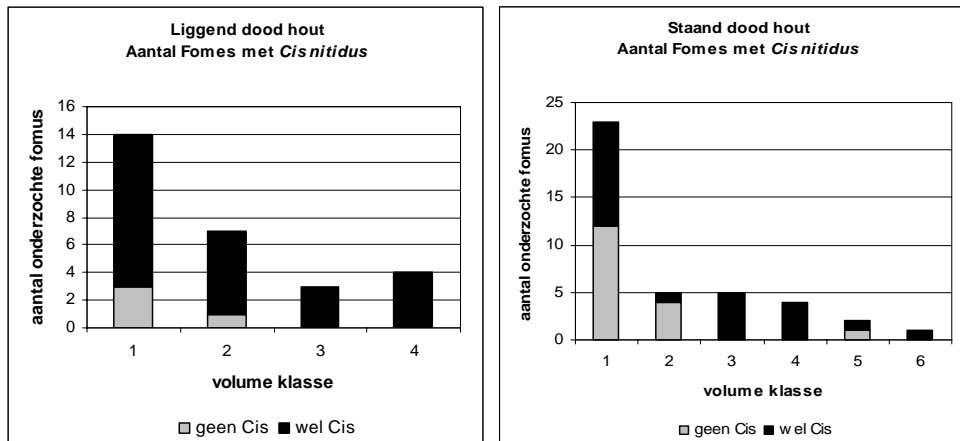
Uit Tabel 1.4 blijkt, dat zwammen op liggend dood hout vaker geïnfecteerd zijn met *C. nitidus*, met gemiddeld lagere aantallen per zwam.

Tabel 1.4: *Cis nitidus*; aanwezigheid op locaties in het huidige onderzoek.

Locatie	Liggend				Staand			
	aantal zwammen	aantal besmette zwammen	aantal kevers	aantal kevers per zwam	aantal zwammen	aantal besmette zwammen	aantal kevers	aantal kevers per zwam
Dassenberg	3	3	35	12	9	5	164	33
Elswout					4	1	1	1
Gortelse bos	10	10	105	11	4	3	35	12
's Graveland					5	1	3	3
Speulderbos	5	5	77	15	7	6	246	41
Weversbergen	4	3	24	8	8	7	254	36
Wolfhezer bos	6	3	30	10	3			
Totaal	28	24	271	11	40	23	703	31

Verdeling *Cis nitidus* over de verschillende grootteklassen van de tonderzwammen afkomstig van liggend en staand dood hout

Uit figuur 1.2 blijkt, dat zowel bij liggend als bij staand dood hout, de grotere zwammen relatief vaker *C. nitidus* huisvesten dan de kleinere zwammen. Verder geeft figuur 1.2 aan dat *C. nitidus* relatief veel wordt gevonden op *Fomes* op liggend dood hout.



Figuur 1.2. Vondsten van *C. nitidus* in zwammen van verschillende grootteklassen die zijn verzameld van liggend (links) en staand (rechts) dood hout.

1.7.2 Vergelijking aanwezigheid *Cis nitidus* in relatie tot de oriëntering van zwammen in een bepaalde windrichting

De belangrijkste conclusie van tabel 1.5 is af te leiden uit de meest rechtse kolom, die aangeeft dat het aantal zwammen met *C. nitidus* samenhangt met de windrichting. Tijdens het onderzoek werden relatief veel zwammen verzameld met een noordelijke en oostelijke positie op de stam, respectievelijk 11 en 14. Van deze zwammen huisvestten er in beide gevallen maar 5 *C. nitidus*. Dit zorgt voor lage percentages zwammen met Cis.

Tabel 1.5: Staand dood hout: aanwezigheid van *C. nitidus* in relatie tot windrichting (oriëntatie) en volume-klasse van zwammen.

orientatie	volume klasse zwam						Totaal
	1	2	3	4	5	6	
Aantal zwammen							
n	7	1	2	1			11
o	9	2	1		1	1	14
z	2	1	1	1	1		6
w	5	1	1	2			9

Zwammen met <i>Cis</i>								% zwammen met <i>Cis</i>
n	2		2	1			5	45
o	3		1			1	5	36
z	2	1	1	1	1		6	100
w	4		1	2			7	78

Aantal <i>Cis</i> uitgekweekt								aantal <i>Cis</i> per zwam
n	13		42	32			87	17
o	35		136			1	172	34
z	34	41	82	13	35		205	34
w	119		32	88			239	34

Aantal kevers per zwam	18	41	58	33	35	1
-------------------------------	----	----	----	----	----	---

1.8 Nadere analyse van de kever *Bolitophagus reticulatus* in tonderzwammen op liggend of staand dood hout

Behalve veel algemene keversoorten (tabel 1.1) werd tijdens het huidige onderzoek ook een opzienbarende vondst gedaan van grote aantallen 5-8 mm grote, zwarte kevers, die ons onbekend voorkwamen en die ook nog niet in onze museumcollectie zaten. Ze werden gedetermineerd als de voor Nederland nieuwe soort *Bolitophagus reticulatus* (L.) (Col., Tenebrionidae). De kevers zijn met name op de locatie Weversbergen in grote aantallen uit de zwammen gekweekt (tabel 1.6) en werden verder ook aangetroffen op de locaties Dassenberg, Elswoud, Gortelse bos, en Wolfhezer bos.

De locaties met *Bolitophagus reticulatus* liggen verspreid over het land, waarbij Elswoud (nabij Haarlem) de meest westelijke vindplaats is. Dit lijkt aan te geven dat de kever in heel Nederland zou kunnen worden aangetroffen.

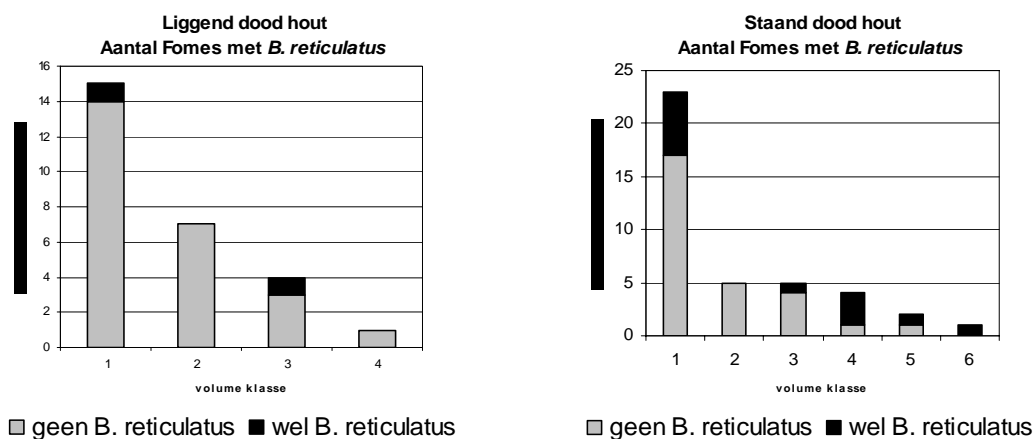
Tabel 1.6: *Bolitophagus reticulatus*; aanwezigheid in zwammen van de locaties in het huidige onderzoek.

Locatie	Liggend				Staand			
	aantal zwammen	aantal besmette zwammen	aantal kevers	aantal kevers per zwam	aantal zwammen	aantal besmette zwammen	aantal kevers	aantal kevers per zwam
Dassenberg	3				9	1	7	7
Elswout					4	1	29	29
Gortelse bos	10				4	1	2	2
's Graveland					5	1	1	1
Speulderbos	5				7			
Weversbergen	4	2	100	50	8	7	644	92
Wolfhezer bos	6				3	1	1	1
Totaal	28	2	100	50	40	12	684	57

1.8.1 Verdeling *B. reticulatus* over de verschillende grootteklassen van de tonderzwammen afkomstig van liggend en staand dood hout

Uit Figuur 1.3 blijkt dat *B. reticulatus* relatief veel wordt gevonden in de grotere zwammen. De zwammen met volume-klasse 1 of 2 werden slechts zelden bewoond door deze kever terwijl in grotere zwammen-klasse 3, 4 of 5 – relatief vaak exemplaren van *B. reticulatus* werden aangetroffen.

Verder blijkt dat *B. reticulatus* minder vaak zwammen van liggend dood hout koloniseert.



Figuur 1.3. Vondsten van *B. reticulatus* in zwammen van verschillende volumeklassen die zijn verzameld van (links) liggend en (rechts) staand dood hout.

1.8.2 Verdeling *B. reticulatus* in tonderzwammen van verschillende windrichtingen

De gegevens in tabel 1.7 suggereren dat zowel het aandeel gekoloniseerde zwammen als de aantallen gekweekte exemplaren van *B. reticulatus* een relatie met de oriëntering van de zwammen vertoont.

Het aandeel gekoloniseerde zwammen is het hoogst in zuidelijke richting, terwijl de hoogste aantallen kevers per zwam werden aangetroffen in de zwammen met een westelijke oriëntering.

Tabel 1.7: Staand dood hout: aanwezigheid van *Bolitophagus reticulatus* in relatie tot windrichting (oriëntatie) en volume-klasse van zwammen.

orientatie	volume klasse zwam						Totaal	
	1	2	3	4	5	6		
Aantal zwammen								
n	7	1	2	1			11	
o	9	2	1		1	1	14	
z	2	1	1	1	1		6	
w	5	1	1	2			9	
								% zwammen met <i>Bolitophagus</i>
Zwammen met <i>Bolitophagus</i>								
n	1						1	9
o	2					1	3	21
z	1		1	1	1		4	67
w	2			2			4	44
								aantal <i>Bolitophagus</i> per zwam
Aantal <i>Bolitophagus</i> uitgekweekt								
n	1						1	1
o	3					29	32	11
z	7		78	76	74		235	59
w	32			284			316	79
Aantal kevers per zwam	7		78	120	74	29		

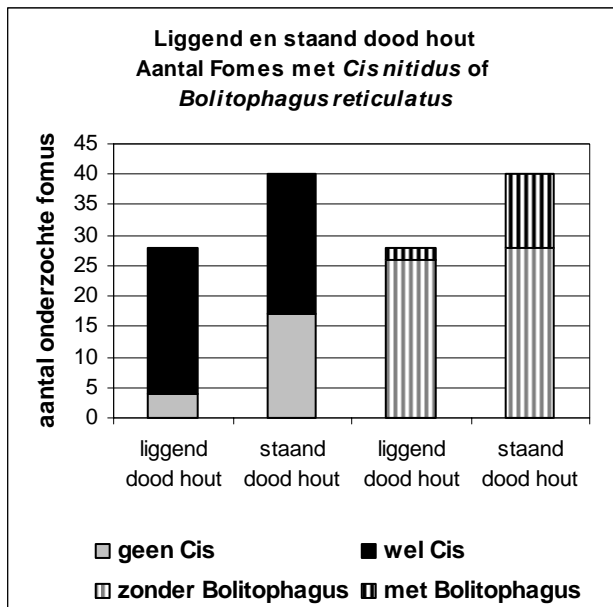
1.8.3 Vergelijking aanwezigheid van *C. nitidus* en *B. reticulatus* in relatie tot de aanwezigheid van zwammen op liggend of staand dood hout

Er bestaan interessante verschillen in de verdeling van de aanwezigheid van *C. nitidus* en *B. reticulatus* in zwammen van liggend en staand dood hout (figuur 1.4).

Het percentage vondsten van *C. nitidus* in liggend dood hout is hoger dan in staand dood hout. Daarentegen is het gemiddelde aantal kevers per zwam juist lager in

zwammen van liggend hout (11 per zwam) dan in zwammen van staand dood hout (31 per zwam).

Het percentage vondsten van *B. reticulatus* in zwammen van liggend dood hout is juist lager dan in zwammen van staand dood hout. Daarbij is het gemiddelde aantal kevers per zwam ongeveer even hoog in zwammen van liggend of van staand dood hout (respectievelijk 50 en 57 per zwam).



Figuur 1.4. Vergelijking van de aanwezigheid van *B. reticulatus* en *C. nitidus* in zwammen van liggend en staand dood hout.

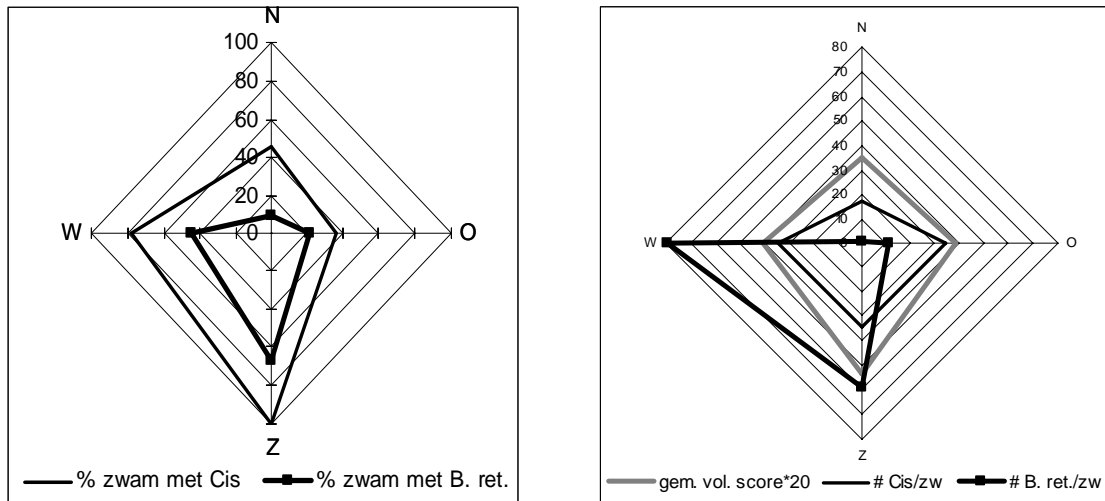
1.8.4 Vergelijking aanwezigheid van *B. reticulatus* en *C. nitidus* in relatie tot windrichting (oriëntatie) van de zwammen waarin ze werden aangetroffen

Figuur 1.5 geeft een vergelijking van het percentage zwammen met *C. nitidus* en *B. reticulatus* en van de gemiddelde aantallen *C. nitidus* en *B. reticulatus* per zwam, afhankelijk van de windrichting waarin de zwammen op de boom werden aangetroffen.

Uit figuur 1.5A blijkt dat het percentage zwammen met kevers (zowel *C. nitidus* als *B. reticulatus*) het laagst is in noordelijke en oostelijke richting en het hoogst is in zuidelijke en westelijke richting.

Figuur 1.5B laat zien dat de gemiddelde afmeting van de verzamelde zwammen (gemiddelde volume score per windrichting) in het noorden iets kleiner was dan in het oosten en westen, terwijl op de zuidzijde van de onderzochte bomen de grootste paddenstoelen werden verzameld.

Figuur 1.5B geeft ook een overzicht van de verdeling van de gemiddelde aantallen van *C. nitidus* en *B. reticulatus* per zwam. Hieruit blijkt dat het gemiddelde aantal *C. nitidus* per zwam in het noorden het laagst is en in het zuiden het hoogst. De aantallen *B. reticulatus* per zwam laten een veel schevere verdeling zien, waarbij een duidelijke nadruk ligt op het zuiden en westen.



Figuur 1.5. A, **percentage** zwammen met *C. nitidus* en *B. reticulatus* uitgezet tegen de oriëntering van de verzamelde zwammen op de stammen van de onderzochte bomen. B, Een vergelijkbare figuur voor de gemiddelde **volume score** (vermenigvuldigd met 20 om een vergelijkbare schaal te krijgen) van de onderzochte zwammen en de gemiddelde **aantallen** van *C. nitidus* en van *B. reticulatus* per zwam en per windrichting.

1.9 Discussie

Cis nitidus komt in Nederland algemeen voor en het is dan ook niet verwonderlijk dat deze keversoort voorkwam in bijna alle tonderzwammen en alle locaties die in deze studie werden onderzocht.

Wat wel bijzonder mag worden genoemd, zijn de vangsten van *Bolitophagus reticulatus*. Deze kever kwam tot enkele jaren geleden *niet* in Nederland voor en is recent bezig aan een opmars waarbij in snel tempo de boslocaties van Nederland lijken te worden gekoloniseerd, wat ook blijkt uit de vondst van de kever in alle doodhoutspots van het huidige onderzoek, op het Speulderbos na. De kever is strikt afhankelijk van de vruchtlichamen van de Echte tonderzwam. Het aantal tonderzwammen is de afgelopen decennia sterk toegenomen, als gevolg van een meer natuurlijk bosbeheer, waardoor afstervende en dode bomen vaker in het bos blijven staan.

Bolitophagus reticulatus

B. reticulatus ontwikkelt zich uitsluitend in de Echte tonderzwam *Fomes fomentarius*. De kevers zijn vooral te vinden op dikke zowel staande als liggende bomen met veel vruchtlichamen van de tonderzwam – volwassen kevers kunnen gedurende drie winters overleven. Uit de literatuur blijkt (Nilsson, 1997) dat liggende stammen die veel contact met de grond maken minder in trek zijn – waarschijnlijk omdat de vruchtlichamen dan te nat of te koud zijn of onder invloed staan van op het

bodemoppervlak levende predatoren. Ook in het huidige onderzoek waren op liggend dood hout zowel het percentage geïnfecteerde zwammen als het aantal *B. reticulatus* per zwam lager.

Dat *B. reticulatus* in Nederland tot voor kort ontbrak, lijkt een gevolg van maatregelen in het verleden waardoor bossen nagenoeg vrij bleven van dood hout en tonderzwammen. Jonsell & Nordlander (2002) geven voor Zweden een lijst van 27 insectensoorten (zowel kevers als andere insectensoorten) in *Fomes fomentarius* die als indicatoren kunnen dienen voor locaties met een langdurig aanbod van dood hout in oude ongestoorde bossen. Hieruit zijn 7 indicatorsoorten geselecteerd. De kever *B. reticulatus* wordt hierbij niet genoemd omdat deze niet als specifiek voor meer dan 100 jaar oude bossen met veel aanbod van dood hout wordt beschouwd.

Uit buitenlandse studies komt een wisselend beeld naar voren van de dispersiecapaciteit van *B. reticulatus*. In een merk-terugvang experiment in een opstand van 1 ha, waren de kevers weinig mobiel (Nilsson, 1997). Uit andere studies bleek dat de kevers geaggregeerd voorkomen. Ze zaten minder vaak in bomen verder dan 50 m van de dichtstbijzijnde gekoloniseerde boom dan in de directe nabijheid van een gekoloniseerde boom (Rukke & Midtgaard, 1998). Deze clustering is mogelijk het gevolg van het feit dat de kevers lopend op korte afstanden geregeld nieuwe bomen koloniseren. Toch is de kever in alle Zweedse bossen aanwezig - in een recente studie werd de kever in 15-50% van de vruchtlichamen in verschillende opstanden gevonden (Jonsell et al., 2003). Een hogere dichtheid van vruchtlichamen heeft een significant positief effect op de aanwezigheid van de kevers. Maar er werden geen isolatie-effecten gevonden in bosgebieden temidden van een agrarisch landschap (Rukke & Midtgaard, 1998). Deze resultaten geven aan dat de kever overal in geschikt substraat voorkomt. Deze bevinding is moeilijk te rijmen met de hypothese dat de kever een slechte dispersie heeft (Jonsell et al., 2003). Uit de vangsten in vallen - met ethanol en vruchtlichamen - blijkt dat de vlucht samenvalt met de eerste dagen met temperaturen hoger dan 22 °C. De vlucht duurt in Zweden vrij kort; 89% van de kevers werd binnen een week (eind mei-begin juni) gevangen (Jonsell et al., 2003).

Uit 'vliegmos' experimenten is gebleken dat de kevers gemiddeld goede vliegers zijn en 1,5 uur kunnen vliegen wat overeenkomt met een afstand van ca. 7 km. Maar sommige individuen zullen boven de boomtoppen met de wind mee zeker langere afstanden kunnen afleggen (Jonsson, 2002). Er blijkt dan ook een behoorlijke genetische uitwisseling te zijn tussen populaties die tientallen kilometers van elkaar zijn verwijderd (Jonsson, 2002). Echter, in een gefragmenteerd boslandschap bestaat een hogere genetische variatie tussen *B. reticulatus* populaties dan in een aaneengesloten bosgebied (Knutsen et al., 2000).

Gezien het ontbreken van oudere vondsten, lijkt de kever nog maar vrij korte tijd in Nederland aanwezig te zijn. Bij ons onderzoek is de kever in 6 van de 7 bemonsterde locaties aangetroffen - ook in het behoorlijk geïsoleerde Elswout bij Haarlem (tabel 1.1). De kevers zijn niet in het Speulderbos gevonden maar dat zou ook kunnen liggen aan de beperkte steekproefgrootte of de kwaliteit van de tonderzwammen. Opmerkelijk is dat het tweede exemplaar voor België bij Dilbeek (Brabant) pas in

2004 werd verzameld (Troukens, 2004). Dit hangt waarschijnlijk samen met een geringe onderzoeksintensiteit.

Onze hypothese was dat veel insectensoorten grotere afstanden (tientallen kilometers) moeilijk kunnen overbruggen en geïsoleerde bossen moeilijk kunnen bereiken. Het lijkt er in ieder geval op dat de kolonisatie van de kever *B. reticulatus* in Nederland voorspoedig verloopt en het dispersievermogen van deze soort geen belemmering vormt. Het is echter nog maar de vraag of dat ook voor meerdere keversoorten geldt. Als we onze soortenlijstjes van tonderzwambewonende kevers vergelijken met die van onze buurlanden, dan moeten er nog heel wat soorten deze kant opkomen. Juist de slecht migrerende soorten hebben baat bij aaneengesloten bossen met veel dood hout. Verder onderzoek zal zich dan ook op de weinig migrerende soorten moeten toespitsen.

1.10 Waarnemingen aan de verdeling van zwammen en zwambewonende kevers rondom de stam van staand dood hout

Een verrassende uitkomst van het huidige onderzoek was de ongelijke verdeling van zwambewonende insecten over zwammen van verschillende posities rond de stam van de bomen.

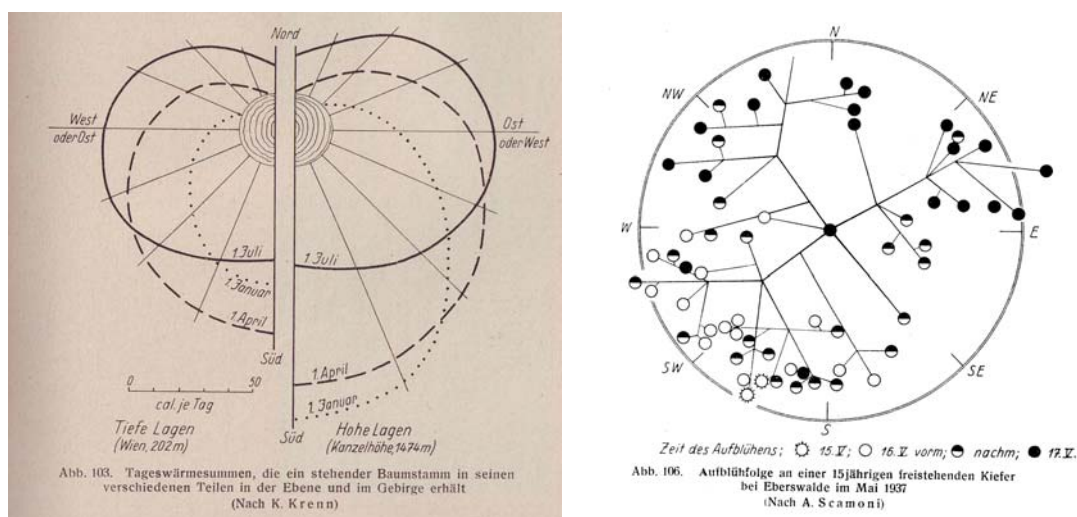
Op basis van de verzamelde zwammen bleek dat zowel *C. nitidus* als *B. reticulatus* het minst voorkomen in zwammen van de noordkant van staande bomen en het meest in zwammen van de zuidelijke en westelijke kant. Omdat in totaal 40 zwammen werden onderzocht is de kans klein, dat de gevonden verdeling op toeval berust. De verdeling is vooral ook interessant omdat er geen literatuur werd gevonden waarin deze verdeling al is opgemerkt. Daarnaast geeft deze verdeling duidelijke aanwijzingen voor het beheer.

Sverdrup-Thygeson en Midtgaard (1998, tabel II) onderzochten het aantal *B. reticulatus* in zwammen op bomen op Noord- en Zuidhellingen, maar vonden geen significant verschil.

Wel werden metingen gevonden van de instraling van boomstammen door de zon gedurende de dag en van de bloei van takken aan boomkruinen (Geiger, 1942). Zoals figuur 1.6A aangeeft, is de instraling gedurende de dag symmetrisch rond de noord-zuidas van de stam. In het voor- en najaar, neemt de instraling op de stam vanaf 's ochtends toe, bereikt op het middaguur zijn maximum en neemt vervolgens weer af. Gedurende de zomer, is de instraling rond het middaguur iets lager dan de uren ervoor en erna, omdat de zon dan zo hoog aan de hemel staat dat de stam relatief weinig licht vangt. Als kevers alleen zouden letten op de instraling, zouden deze curven moeten leiden tot een symmetrische verdeling van kevers in zwammen op de oost-, zuid- en westzijde van bomen.

Figuur 1.5A laat zien dat de kevers vooral zijn aangetroffen in zwammen van de zuid- en westzijde (en dus niet aan de zuidoost kant). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat ze niet reageren op de instraling, maar op de temperatuur.

Hoewel het verloop van de instraling symmetrisch is, is het verloop van de temperatuur dat niet. De reden is dat het zuidwesten van een stam weliswaar net zo veel straling vangt als het zuidoosten, maar dat tegen de tijd dat de zon in het zuidwesten staat, de stam en de lucht eromheen al vele graden zijn opgewarmd. Als gevolg hiervan bereikt de zuidwest zijde van de boom een hogere dagelijkse maximumtemperatuur dan de zuidoost zijde. Dit effect leidt er bijvoorbeeld toe dat bloesems aan de zuidwest kant van een boomkruin eerder in bloei staan dan aan de zuidoost zijde (zie voorbeeld in figuur 1.6B).



Figuur 1.6. Dagelijkse instraling op een staande boomstam (Figuur 1.6A, links) en bloei van bloesem in de kruin van een grote den (Figuur 1.6B, rechts)(Geiger, 1942). De instralingsfiguur geeft lijnen voor laaggelegen locaties (linker deel, 202 m boven NAP) en hooggelegen locaties (rechter deel, 1474 m boven NAP). De stippellijn, gebroken lijn en doorgetrokken lijn geven respectievelijk waarden voor januari, april en juli. De boomkruinfiguur laat momenten van bloei zien, waarbij latere bloei met donkerder rondjes is aangegeven.

1.11 Informatie voor het beheer

De huidige resultaten suggereren, dat sommige zwambewonende kevers een voorkeur hebben voor zwammen aan de zuidwestzijde van boomstammen. In deze zwammen worden gedurende de dag de hoogste temperaturen bereikt. Omdat het opwarmen van de zwammen sterk samenhangt met invallende zonnestraling, zullen deze kevers vooral baat hebben bij zwammen op bomen in open bos, waar relatief veel zonlicht op de stammen valt.

C. nitidus en *B. reticulatus* reageren verschillend op staand en liggend dood hout. *C. nitidus* komt in zwammen op liggend dood hout het meest voor (zij het in lagere aantallen per zwam). *B. reticulatus* heeft een voorkeur voor zwammen op staand dood hout.

Liggend dood hout is in Nederland minder zeldzaam dan dik, staand dood hout. Het stimuleren van staand dood hout zou daarom voorlopig de hoogste prioriteit moeten krijgen. Wellicht dat daardoor – na *B. reticulatus* - dan ook andere zeldzame

doodhoutinsecten Nederland kunnen koloniseren. In de loop van de tijd ontstaat liggend dood hout vanzelf, zodra het staande dode hout omvalt.

1.12 Aanbevelingen voor verder onderzoek

In vergelijking met het buitenland, werden in de verzamelde zwammen relatief weinig soorten arthropoden gevonden. Dit kan komen door de bemonsteringsmethode (relatief laat in het jaar) en bemonsteringsduur (slechts gedurende een korte periode). Het kan ook komen doordat een aantal zwambewonende arthropoden in Nederland relatief weinig algemeen is. Dit behoeft nader onderzoek, zeker omdat een referentie kader ontbreekt, omdat de huidige informatie over zwambewonende kevers in Nederland bestaat uit zeer verspreide faunistische literatuur en de gegevens uit de collecties van Naturalis, ZMA en particulieren. Het lijkt zinvol om een overzicht (database) van de huidige en historische verspreiding van de NL hout-bewonende kevers samen te stellen. Deze informatie zou aangevuld moeten worden met diverse ecologische karakteristieken van de soorten uit de Europese literatuur.

Om doodhoutbewonende gemeenschappen te kunnen vergelijken tussen locaties en in de tijd te kunnen volgen, is het wenselijk om tot een gestandaardiseerde monstermethode te komen. De mogelijkheden variëren van een zeer brede benadering waarbij alle mogelijke monstermethoden naast elkaar worden gebruikt met als resultaat een vrijwel uitputtend overzicht van de (doodhout) keverfauna, tot een keuze voor een enkele, betrouwbare monstermethode waarmee een redelijk aantal soorten gevolgd kan worden. Hierbij levert het uitkweken van arthropoden uit verschillende soorten zwammen weliswaar zeer specifieke uitkomsten maar veelal slechts een beperkt aantal soorten.

Als we onze soortenlijstjes van tonderzwambewonende kevers vergelijken met die van onze buurlanden, dan moeten er nog heel wat soorten deze kant opkomen. Juist de slecht migrerende soorten hebben baat bij aaneengesloten bossen met veel dood hout. Verder onderzoek zal zich dan ook op de weinig migrerende soorten moeten toespitsen.

1.13 Literatuur

Arnolds, E. & A. van den Berg, 2001. Trends in de paddestoelenflora op basis van karteringsgegevens. *Coolia* 44 (3): 139-152.

Christensen, M., J. Heilmann Clausen, R. Walley & S. Adamcik, 2004. Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests. *EFI-Proceedings* 51: 229-237.

Geiger, R., 1942. Das Klima der bodennahen Luftschicht. Die Wissenschaft Band 78. Vieweg & Sohn, Braunschweig.

Holter, U., 2001. Zur Ökologie einiger ausgewählter mitteleuropäische Käferarten der Familie Cisidae. Dissertation. Hamburg, Ad Fontes Verlag. [xiii], 521 p.

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.

Jonsell, M., M.T. Schroeder & T. Larsson, 2003. The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography*. 26 (4): 421-428.

Jonsson, M., 2002. Dispersal ecology of insects inhabiting wood-decaying fungi. Thesis, *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae Silvestria* nr 241. 22 pp.

Knutsen, H, B.A. Rukke, P.E. Jorde & R.A. Ims, 2000. Genetic differentiation among populations of the beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae) in a fragmented and a continuous landscape. *Heredity* 84 (6): 667-676.

Komonen, A., 2003. Hotspots of insect diversity in boreal forests. *Conservation Biology* 17 (4): 976-981.

Laan, H.F. van der, 1972. Is *Fomes fomentarius* minder zeldzaam aan het worden? *Coolia* 15 (6): 156-158.

Moraal, Leen, Mirjam Veerkamp, Gerard Jagers op Akkerhuis, Jan Cuppen en Theodoor Heijerman. 2007. Echte tonderzwam geeft bijzondere kever volop kansen: dood houtbeleid stimuleert 'dubbelafhankelijke soorten'. *Vakblad Natuur Bos en Landschap* 4 (2): 20-21

Moraal, L.G. & J. de Rond. Nieuwe vindplaatsen van de zwamplatkopwesp *Cephalonomia formiciformis*. *Entomologische Berichten* (in druk).

Nauta, M.M. & E.C. Vellinga, 1995. Atlas van Nederlandse Paddestoelen. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfield.

Nederlandse Mycologische Vereniging, 2000. Verspreidingsatlas, kaartenbijlage Overzicht van de Paddestoelen in Nederland II.

Nilsson, T., 1997. Survival and habitat preferences of adult *Bolitophagus reticulatus*. *Ecological-Entomology* 22 (1): 82-89.

Reibnitz, J., 1999. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera: Cisidae) - Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart 34: 1-76.

Rond, J. de, 2004. Bethyridae – platkopwespen. In: Peeters, T.M.J., M. Reemer & A.J. van Loon (eds). 2004. De wespen en mieren van Nederland (Hymenoptera: Aculeata). Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis Leiden. 507 p

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.

Schwenke, W., 1974. Die Forstschädlinge Europas. Zweiter Band – Käfer. Verlag Paul Parey. Hamburg. 500 p.

Swedrup-Thygeson & Midtgaard, 1998 Fungus-infected trees as islands in boreal forest; Spatial distribution of the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae). *Ecoscience* 5; 486-493.

Thunes, K.H., 1994. The coleopteran fauna of *Piptoporus betulinus* and *Fomes fomentarius* (Aphyllophorales: Polyporaceae) in western Norway. *Entomologica-Fennica* 5 (3): 157-168.

Triapitsyn, S.V. & L.G. Moraal. A new species of *Cleruchus* (Hymenoptera Mymaridae) from the Netherlands, an apparent egg parasitoid of Ciidae (Coleoptera). In prep.

Troukens, W., 2004. *Bolitophagus reticulatus* at the westside of Brussels (Coleoptera: Tenebrionidae). *Phegea* 32 (4): 151–152.

2 Het belang van locaties met veel groot, dood hout voor houtpaddenstoelen.

Mirjam Veerkamp

2.1 Inleiding

Oude bomen en groot dood hout vormen een belangrijke habitat voor paddenstoelen. Groot dood hout is in het Nederlandse bos lange tijd een schaars goed geweest. Tot in het recente verleden werd het dode hout uit de bossen verwijderd. Na het oogsten en of dunnen bleef hoogstens het dunnere tak- en kroonhout achter. Vanaf de 70 - 80er jaren van de vorige eeuw veranderde het inzicht in de functie van bossen en werden naast houtproductie ook recreatie en natuur belangrijk. Dit had tot gevolg dat een deel van de bossen zich natuurlijk kon gaan ontwikkelen, het bomenbestand ouder werd en bomen een kans kregen om op een natuurlijke manier af te sterven. Vanaf die tijd is ook de rol van dood hout als een belangrijke component voor de biodiversiteit onderkend. De stormen van 1973 hebben in het bos voor veel dood gezorgd, het meeste hiervan is echter opgeruimd. Het dode hout als gevolg van de stormen van 1990 is door beheerders voor een deel bewust in het bos achtergelaten en de herkomst van veel dood hout is tot die gebeurtenis terug te brengen. Het Nederlandse bos is sinds eeuwen niet zo rijk aan dood hout geweest.

Dood hout verspreid of geconcentreerd?

Een steeds terugkerende vraag die door beheerders wordt gesteld is: is het beter om op zoveel mogelijk plekken één of twee dode bomen laten liggen of profiteert de natuur meer van hier en daar plekken met veel dood hout en afstervende bomen? Deze vraag is niet gemakkelijk te beantwoorden en te onderzoeken. Er is hier slechts een begin gemaakt door plekken met veel dood hout te onderzoeken.

Onderzoek in beukenbossen

Het laatste decennium is er in West – en Centaal Europa, in het bijzonder in Denemarken, uitgebreid onderzoek gedaan naar de diversiteit en ecologie van houtzwammen op beuk (Heilmann-Clausen, 2001, 2003, 2006, Ódor et al. 2004a,b, 2006).

Uit de resultaten van het Nat-Man-onderzoek (Ódor et al. 2004a,b, 2006) kwam duidelijk naar voren dat Nederland in vergelijking met andere Europese landen arm is aan houtpaddenstoelen. Dat geldt niet alleen voor de diversiteit, maar vooral ook voor de afwezigheid of schaarsheid van zeldzame soorten. De jonge geschiedenis van natuurlijke bosontwikkeling in Nederland en het fragmentarische boslandschap is daar de oorzaak van. Nederland bezit geen natuurlijk beukenbos, er zijn slechts enkele doodhoutrijke boslocaties met aftakelende bomen. De periode dat daar dood hout ligt is ten hoogste 35 jaar. Daarbij staan de meeste oude bomen op landgoederen en in parken.

Indicatorsoorten

Onderzoek aan houtzwammen in beukenbossen heeft geresulteerd in een lijst van indicatorsoorten voor habitatkwaliteit van beukenbos in Denemarken (Heilmann-Clausen & Christensen, 2000) en Europa (Christensen et al. 2005). De Europese lijst van 21 soorten is gebaseerd op inventarisaties in meer dan 100 Europese doodhoutrijke beukenbosreservaten. De Europese indicatorsoorten zijn het rijkst vertegenwoordigd in Centraal Oost-Europa waarin nog uitgestrekte natuurlijke beukenbossen inclusief oerwoudrestanten voorkomen.

De Deense en Europese lijst is aangepast voor Groot Britannië (Ainsworth, 2004) en België en Nederland (Walley & Veerkamp, 2005). Deze lijst soorten is kenmerkend voor hotspots van paddenstoelengemeenschappen op dood beukenhout in onze streken en kan gebruikt worden bij de evaluatie van natuurgericht bosbeheer.

Verspreiding van paddenstoelen

Paddenstoelen verspreiden zich door middel van lichte sporen die door de wind worden vervoerd. Op deze manier kunnen afstanden boven de 200 km worden overbrugd. Het merendeel van de sporen valt echter in de directe nabijheid van vruchtlichamen en het aantal sporen neemt sterk af met de afstand. Om zich te kunnen vestigen hebben paddenstoelen een geschikt substraat nodig, bijvoorbeeld het juiste verteringsstadium van dood hout. Deze stadia zijn meestal maar een korte tijd beschikbaar, zodat zeldzame soorten een grote kans hebben om niet op tijd te arriveren of bij onvoldoende aanbod weer te verdwijnen. Op locaties met veel dood hout en afstervende bomen, die aan hun leeftijdsgrens zitten, ontstaat steeds opnieuw vers dood hout, zodat de continuïteit van alle verteringsstadia lange tijd gewaarborgd blijft. Theoretisch gezien biedt veel dood hout op één locatie daarom de beste omstandigheden voor vestiging en lokale verspreiding van zeldzame soorten. Er kunnen hier ook stabiele populaties ontstaan van waaruit zeldzame soorten zich kunnen verspreiden naar andere locaties.

2.2 Onderzoek naar de waarde van doodhoutspots

Om te zien of in de praktijk zeldzame soorten zich op locaties met veel dood hout goed kunnen vestigen en handhaven is in de herfst 2006 een aantal plekken met veel dood beukenhout onderzocht, de zogenaamde 'doodhoutspots'. Daarbij ging de voorkeur uit naar oude boslocaties met -zo mogelijk- een goede vertegenwoordiging van bomen die aan hun leeftijdsgrens zitten. In de geselecteerde bossen is vooral gekeken naar het voorkomen van indicatorsoorten (Walley & Veerkamp, 2005) en andere zeldzame houtpaddenstoelen. Een deel van de locaties was in de jaren 2000-2001 ook bij het Nat-Man-project betrokken, daardoor kan onderzocht worden of de toen gevonden zeldzame soorten nog steeds aanwezig zijn, verdwenen zijn of zich misschien zelfs hebben uitgebreid. Aan de hand van het voorkomen van deze soorten elders in Nederland, kan een indruk verkregen worden wat op dit moment de waarde is van deze 'doodhoutspots'.

In de tweede helft van oktober in 2006 zijn enkele bossen (tabel 2.1) met veel groot dood beukenhout éénmalig onderzocht op het voorkomen van soorten uit de indicatorsoortenlijst van beukenbossen (Walley & Veerkamp, 2005), het voorkomen van soorten van de Rode Lijst (Arnolds & Van Ommering, 1996) en andere zeldzame soorten. Een deel van de bossen is ook binnen het Nat-Man-onderzoek in 2000 en 2001 onderzocht of tijdens andere gelegenheden bekeken.

Van de indicatorsoorten is de huidige verspreiding binnen Nederland onderzocht met behulp van de gegevens uit het karteringsbestand van de Nederlandse Mycologische Vereniging en eigen gegevens die daarin nog niet zijn opgenomen.

Tabel 2.1: Onderzochte locaties in 2006

Dassenberg (Da):

Ligging: Tussen Apeldoorn en Nieuw Milligen, coördinaten: 186 x 471

Eigenaar, beheerder: Kroondomeinen

Dood beukenhout: 75 tot 100 stammen, erg veel dood hout bijgekomen sinds 2001

Gortelse bos (Go):

Ligging: langs de Gortelse weg ten oosten van Vierhouten, coördinaten: 187 x 481.

Eigenaar, beheerder: Kroondomeinen

Dood beukenhout: circa 50 dode stammen, erg veel bijgekomen sinds 2001, aantal dode stammen meer dan verdubbeld.

Pijpebrandje in het Speulderbos (Sp):

Ligging centraal op de Veluwe ten noorden van Garderen, coördinaten: 176 x 474

Eigenaar, beheerder: Staatsbosbeheer

Dood beukenhout: 75-100 dode bomen, enkele dode stammen bijgekomen sinds 2001.

Wolfhezerbos (Wo):

Ligging: Zuid-Veluwe ten oosten van Wolfheze, coördinaten: 183 x 445

Eigenaar, beheerder: Natuurmonumenten

Dood beukenhout: 15 dode stammen of dikke uitgebroken takken. Het beukenhout bestaat deels uit laanbomen.

Weversbergen (We):

Ligging: Zuidoost-Veluwe, ten westen van Dieren, coördinaten: 200 x 451

Eigenaar, beheerder: Natuurmonumenten

Dood beukenhout: ca. 50 dode stammen, slechts enkele dode stammen bijgekomen sinds 2001.

Landgoed Elswout (El):

Ligging: in de binnenduinrand ten westen van Haarlem, coördinaten: 101 x 488.

Eigenaar, beheerder: Staatsbosbeheer

Dood beukenhout: 60 van de ca. 100 stammen bekeken. Het dode beukenhout bestaat deels uit laanbomen.

Landgoederen Bantam, Schaep en Burgh en Boekesteijn te 's-Graveland (Ga):

Eigenaar, beheerder: Natuurmonumenten

Ligging: ten Noorden van Hilversum, coördinaten: 137 x 474

Dood beukenhout: circa 50 stammen. De bomen bestaan deels uit laanbomen.

Landgoed Wulperhorst (Wu),

Eigenaar, beheerder: Staatsbosbeheer.

Ligging: ten zuiden van Zeist, coördinaten: 143 x 453

Dood beukenhout: circa 50 stammen. Er is weinig dood hout bijgekomen sinds 2001, veel stammen dateren van 1990 en zijn ver verteerd.

Landgoed Amelisweerd (Am)

Eigenaar, beheerder: Gemeente Utrecht

Ligging: ten oosten van Utrecht

Dood beukenhout: zeker 50 stammen en er komen steeds verse stammen bij. Een deel betreft laanbomen.

2.3 Indicatorsoorten en soorten van de Rode Lijst

In tabel 2.2 staan de indicatorsoorten en soorten van de Rode Lijst vermeld die tijdens het bezoek in oktober 2006 zijn waargenomen. De meeste indicatorsoorten hebben een lange fructificatieperiode of kunnen lang erna nog herkend worden. Ze zullen daarom niet snel gemist worden bij een éénmalig bezoek. Dat geldt echter niet voor de plaatjeszwammen (*Ossicaulis*, *Pholiota* en *Pluteus*) op de lijst. Een ander probleem is dat soorten niet elk jaar fructificeren. Daarom staan in tabel 2.3 de waarnemingen van de indicatorsoorten vanaf 1990 vermeld voor zover bekend.

Tabel 2.2 Waargenomen bijzondere houtpaddestoelen in 2006 met per locatie het aantal bomen waarop ze gevonden zijn. Een x geeft aan tot welke groep de soorten behoren: indicatorsoorten van doodboutrijke beukenboossen van Nederland en België (NB), idem van Europa (EU) en/of de Rode Lijst paddenstoelen (RL). Twee soorten zeer zeldzame soorten (x) zijn na het uitkomen van de Rode Lijst in Nederland verschenen. Rode lijst categorieën: EB=ernstig bedreigd, BE=bedreigd, KW=kwetsbaar, GE=gevoelig. Locaties: Da=Dassenberg; Go=Gortelse bos; Sp=Speulderbos; Wo=Wolfbezerbos; We>Weversbergen; El=landgoed Elswout; Gr=landgoederen s'-Graveland; Wu=landgoed Wulperborst; Am=landgoed Amelisweerd.

Indicatorsoorten	NB	EU	RL	Da	Go	Sp	Wo	We	El	Gr	Wu	Am
<i>Ceriporiopsis gilvescens</i>	x	x	GE	1				3				1
<i>Ceriporiopsis pannocinta</i>	x	x	(x)						1		1	
<i>Eutypa spinosa</i>	x			veel	veel	veel	veel	veel	veel	veel	veel	veel
<i>Hericum erinaceum</i>	x	x	BE				1					1
<i>Inonotus nodulosus</i>	x		KW	3				1	1			
<i>Phlegena faginea</i>	x		(x)	3	5	1			1			
<i>Pholiota aurivella</i>	x				2						1	
<i>Pluteus chrysophaeus</i>	x								2	2		
Overige RL-soorten												
<i>Cerrena unicolor</i>			EB								1	
<i>Oxyporus latemarginatus</i>			GE						1			
<i>Pluteus hispidulus v. cephal.</i>			GE						3		2	
<i>Psathyrella cotonea</i>			BE		1							
<i>Psathyrella fusca</i>			KW	1		1		1				
<i>Tyromyces fissilis</i>			KW							1		

Omdat behalve de aanwezigheid van indicatorsoorten en/of zeldzame soorten (punten A en B in onderstaande alinea's) ook de afwezigheid van indicatorsoorten interessant is, is hieronder (onder C) ook aandacht besteed aan de indicatorsoorten die nog niet aanwezig zijn.

A. Indicatorsoorten die tijdens het onderzoek in 2006 zijn aangetroffen op de onderzochte locaties:

Ceriporiopsis gilvescens (Verkleurende poria): saprotrofe soort op groot dood loofhout. De soort heeft een voorkeur voor beuk, maar is ook van andere loofbomen gemeld. De soort is binnen de onderzochte locaties op de Dassenberg (1 boom), op Weversbergen (3 bomen) en op Amelisweerd (1 boom) waargenomen. Op de eerste twee locaties is de soort ook tijdens het Nat-Man-onderzoek gevonden. In

Weversbergen zat de soort nog op dezelfde boom, maar bovendien op twee nieuwe bomen. De soort heeft zich op Weversbergen uitgebreid. Op de Dassenburg kwam de soort op een andere boom voor dan in 2000.

Deze zeldzame soort is in Nederland uit 16 km-hokken bekend. Er zijn slechts vier meldingen van vóór 1990 bekend, de soort neemt toe door meer dood hout. De soort staat als 'Gevoelig' op de Rode Lijst.

Ceriporiopsis pannocincta (Gelatineuze poria): een zeer zeldzame saprotrofe soort, die op groot dood loofhout voorkomt. Deze opvallende soort, die niet makkelijk over het hoofd is te zien is momenteel van zes plekken bekend. De soort is voor het eerst in 1995 in Nederland gevonden. De soort lijkt toe te nemen door een groter aanbod van groot dood hout. Binnen de hier onderzochte bossen is de soort in Elswout waargenomen op een in slechte staat verkerende, maar nog levende boom. De soort staat op het kale hout en de schors van de stam. In Wulperhorst is de soort verscheiden jaren achtereen waargenomen, waaronder ook dit jaar. De soort is wel steeds op en andere boom waargenomen, waaruit blijkt dat die zich op deze locatie voorlopig kan handhaven. Op Wulperhorst komt de soort op verder verteerd hout voor.

Eutypa spinosa (Stekelige korstkogelzwam): een endofiet, saprofiet die uitsluitend op beuk voorkomt. De soort is op alle onderzochte locaties waargenomen. De soort is niet zeldzaam, maar de verspreiding over Nederland is onbekend, omdat deze soort tot voor kort slecht herkend werd. De soort komt in natuurbossen in hogere dichtheden voor dan in beheerde bossen.

Hericium erinaceum (Pruikzwam): een necrotrofe parasiet die in Nederland uitsluitend op beuken voorkomt. De vruchtlichamen van deze vrij zeldzame soort kunnen jaren achtereen op dezelfde plek in wonden en spleten van oude bomen voorkomen. Van de in 2006 onderzochte locaties staat de soort op de parkeerplaats van Hotel Wolfheze dat tegen het Wolfhezerbos aanligt. De pruikzwam is vóór en na 1990 in ongeveer een gelijk aantal km-hokken (50 stuks) waargenomen. Rekening houdend met verschillende onderzoeksintensiteiten in de twee perioden kan geconcludeerd worden dat de Pruikzwam, die als 'Bedreigd' op de Rode Lijst staat, vrij stabiel blijft.

Inonotus nodulosus (Beukenweerschijnzwam): een necrotrofe parasiet (?) voorkomend op levende en dode beuken. Op de dit jaar onderzochte locaties is de soort op de Dassenberg, Weversbergen en Landgoed Elswout waargenomen en niet in het Speulderbos en het Gortelse bos waar de soort wel tijdens het Nat-Man-onderzoek is gevonden. Het lijkt erop dat 2006 niet gunstig is geweest voor de fructificatie van deze soort. De in Nederland matig algemene soort is in totaal in 103 km-hokken waargenomen, waarvan in 27 vóór 1990. Het Overzicht van Paddestoelen in Nederland (Arnolds et al., 1995) meldt nog een achteruitgang van de soort sinds 1980. Op grond van de laatste gegevens lijkt de soort weer vooruit te gaan. De soort staat als 'Kwetsbaar' op de Rode Lijst.

Phleogena faginea (Beukenkorrelkopje): een saprotrofe soort op groot, recent afgestorven loofhout. De soort is in Nederland voor het eerst tijdens het Nat-Man-

onderzoek in 2000 op de Dassenburg waargenomen (Veerkamp, 2001). De soort was toen al wel bekend van net over de Duitse grens van het Bentheimer Wald en het Samerrott (Veerkamp, 2003), waar de soort op haagbeuk en beuk groeide. Het jaar daarna, in 2001 is de soort op eik op het landgoed De Mildenburg, op Oostvoorne ontdekt. Inmiddels zijn er ook groeiplaatsen bekend van het Voorsterbos, Roden (de Vries, 2006) en uit Noord-Brabant (Kelderman, 2006). Tijdens de herinventarisatie van dit jaar van de Dassenburg is de soort op drie bomen ontdekt in spleten op vers dood hout. De soort heeft zich er in die vijf jaar uitgebreid. De soort is ook op een beukenstomp op het kale hout in het Speulderbos gevonden en in het Gortelse bos kwam de soort op maar liefst vijf bomen voor. Alle vondsten zijn op bomen die zeer recent en zeker na 2001 zijn afgestorven. Op Landgoed Elswout groeide de soort massaal op één boom. *Phleogena* heeft een voorkeur voor beuk, maar groeit ook op tal van andere loofbomen. De vruchtlichamen worden op het kale hout gevormd of groeien in spleten van de bast van recent afgestorven bomen. De soort is in Nederland aan een sterke opmars bezig als gevolg van een ander doodhoud beleid. (Veerkamp, 2007).

Pholiota aurivella (Goudvliesbundelzwam): een in Nederland vrij algemene soort, die als zwakteparasiet (hartrotter) en saprofiet vooral op beuken groeit, maar daarnaast ook op andere loofbomen voorkomt. *Pholiota aurivella* is evenals tijdens het Nat-Man-onderzoek in het Gortelse bos en Wulperhorst waargenomen, echter wel op andere bomen.

Pluteus chrysophaeus (Gele aderhertenzwam): de soort is zeldzaam en is in Nederland in 33 km-hokken waargenomen. Deze mooie en opvallende Gele aderhertenzwam groeit saprotroof op stammen en dikke takken van beuken, maar ook op andere loofbomen. Komt vooral op basenrijke gronden op verder verteerd hout voor. De soort is op de landgoederen in 's- Graveland op twee beukenstammen waargenomen. In Wulperhorst, waar de soort tijdens het Nat-Man-onderzoek is gevonden kan de soort in 2006 gemist zijn tijdens het éénmalige bezoek.

B. Rode lijst soorten, die zijn aangetroffen op de onderzochte locaties in 2006 en niet genoemd zijn onder A:

Cerrena unicolor (Doolhogelfenbankje): een vrij zeldzame saprotrofe soort (Arnolds et al, 1995), die op loofbomen op basenrijke gronden voorkomt. De soort is niet tijdens het Nat-Man-onderzoek waargenomen en in 2006 alleen in Wulperhorst gevonden. De soort staat als 'Ernstig bedreigd' op de Rode Lijst.

Oxysporinus latemarginatus (Breedgerande poria): een saprotrofe soort die aan de onderzijde van stammen en dikke takken van loofbomen op basenrijke bodem groeit. De soort, die als 'Gevoelig' op de Rode Lijst staat, is in 2006 op landgoed Elswout waargenomen.

Pluteus hispidulus var. *cephalocystis* (Pluishoedhertenzwam): deze vrij zeldzame (Arnolds et al, 1995) saprotrofe soort van late verteringsstadia van loofhout op basenrijke grond is op de onderzochte locaties op diverse bomen op landgoed Elswout en

op Wulperhorst waargenomen. Op Wulperhorst was de soort ook aanwezig tijdens het Nat-Man-onderzoek. De soort, die als 'Gevoelig' op de Rode Lijst staat, heeft zich hier kunnen handhaven.

Psathyrella cotonea (Geelvoetfranjehoed): een matig algemene soort van de Hogere zandgronden. De soort groeit saprotroof rond stronken van loofbomen, vooral van beuk. Tijdens het Nat-man-onderzoek groeide de soort in Weversbergen, waar de soort nu niet aanwezig was. Wel is deze 'bedreigde' soort van de Rode Lijst in het Gortelse bos gevonden.

Psathyrella fusca (Beukenfranjehoed): een vrij zeldzame saprotrofe soort die in 2006 op drie locaties is waargenomen. Op twee van de drie locaties is de soort ook tijdens het Nat-Man-onderzoek waargenomen. Rekeninghoudend met de korte levensduur van deze vruchtlichamen heeft de soort zich goed kunnen handhaven op de locaties. De soort staat als 'Kwetsbaar' op de Rode Lijst.

Tyromyces fissilis (Appelboomkaaszam): een vrij zeldzame, necrotrofe parasiet die op appelbomen en beuk groeit. De soort die als 'Kwetsbaar' op de Rode Lijst staat, is alleen op de landgoederen van 's-Graveland waargenomen.

C. Indicatorsoorten die niet zijn aangetroffen op de onderzochte locaties in 2006:

Aurantioporus alborubescens (Beukenkaaszam): necrotrofe parasiet, 'hartrotter', op beuk. Deze nog niet in Nederland waargenomen soort is wel in België waargenomen.

Camarops tubulina: necrotrofe parasiet op beuk en spar, niet in Nederland, maar wel in België waargenomen.

Creolophus cirrhatus (Gelobde pruikzwam): groeit saprotroof op groot rottend loofhout, vooral op beuk. Van de recent onderzochte locaties is de soort alleen bekend van Amelisweerd (2006), maar de soort was al verdwenen (weggehaald) tijdens het onderzoek. Deze vrij zeldzame soort is uit 52 km-hokken bekend. De eerste waarneming is van 1968. De helft van het aantal waarnemingen is van vóór 1990. De soort lijkt (nog) niet te profiteren van een groter aanbod dood hout.

Flammulaster limulatus (Gouden vloksteeltje): een saprotrofe soort van groot rottend loofhout. De soort is zowel tijdens het Nat-Man-onderzoek als het recente bezoek van oktober niet waargenomen. In Nederland een zeer zeldzame soort die slechts van vijf km-hokken bekend is.

Flammulaster muricatus (Franjevloksteeltje): een saprotrofe soort op groot rottend loofhout. In Nederland een zeer zeldzame soort die uit slechts uit vijf km-hokken bekend is.

Ganoderma pfeifferi (Waslakzwam): een necrotrofe parasiet (hartrotter) van beuk. De soort is in totaal in 71 km-hokken waargenomen. In 27 km-hokken vóór en 46 hokken na 1990. De soort komt vooral op oude laanbomen in landgoederen en parken voor.

Hericiium coralloides (Kammetjesstekelzwam): een zeer zeldzame, saprotrofe soort die in Nederland uitsluitend op beuk voorkomt. De soort is in totaal in acht km-hokken waargenomen, waarvan in drie vóór 1990 en zes na 1990. De soort komt nooit meer dan op één boom per locatie voor.

Hobenuobelia auriscalpium (Spatelharpeonzwam): een zeer zeldzame saprotrofe soort van groot rottend loofhout. Er zijn alleen drie groeiplaatsen van het jaar 2000 bekend zijn. De soort lijkt een voorkeur te hebben voor basenrijke groeiplaatsen. Ze is gedurende het Nat-Man-onderzoek in Wulperhorst waargenomen. De vergankelijke vruchtlichamen kunnen in 2006 echter gemakkelijk gemist zijn tijdens het éénmalige bezoek.

Inonotus cuticularis (Dunne weerschijnzwam): een matig algemene, necrotrofe parasiet (hartrotter) van beuk. De soort is in totaal in 200 km-hokken waargenomen, waarvan 100 vóór 1990. Dit lijkt op een min of meer stabiel voorkomen, terwijl het Overzicht van Paddestoelen in Nederland (Arnolds et al., 1995) nog een achteruitgang voor deze soort aangeeft. In de onderzochte locaties is de soort alleen tijdens het Nat-Man-onderzoek op Wulperhorst waargenomen op een verterende stronk.

Lentinellus ursinus (Fluweelzaagplaat): een saprotrofe soort op groot, rottend loofhout. Recent (november 2006) in Nederland op een landgoed in de Betuwe op een dikke, oude, ver verteerde beuk waargenomen.

Ossicaulis lignatilis (Fraaie houttrechterzwam): een zeldzame, saprofiet van groot rottend loofhout. De soort is in totaal in 27 km-hokken gevonden waarvan in 11 vóór 1990. Er is geen vooruitgang van deze soort aantoonbaar.

Pluteus umbrosus (Pronkhertenzwam): Een vrij zeldzame, saprotrofe soort, die in Nederland in 80 km-hokken is waargenomen. Ze komt voor op verder verteerde stammen en takken van beuk, maar ook van andere loofbomen, vooral op basenrijkere bodem.

Volvariella bombycina (Zijdeachtige beurszwam): een vrij zeldzame necrotrofe parasiet, die in wonden van oude bomen groeit. De soort komt niet alleen op beuk voor, maar ook op andere loofbomen zoals esdoorn, populier en paardenkastanje. De soort is in 43 km-hokken vóór 1990 en in 62 na 1990 waargenomen, vooral in oudere bossen, parken en lanen. De soort is vrij stabiel gebleven, gaat in ieder geval niet aantoonbaar vooruit.

2.4 Saprotrofe soorten

Een toe- of afname van soorten is alleen te beoordelen voor soorten die ook onderdeel zijn geweest van het Nat-Man-onderzoek of waarvan goede gegevens bekend zijn op basis van andere inventarisaties.

Toename

Van de indicatorsoorten hebben de saprotrofe soorten *Ceriporiopsis gilvescens* en *C. pannocincta*, die ook zes jaar geleden tijdens het Nat-Man-onderzoek zijn waargenomen, zich op de onderzochte locaties kunnen handhaven en/of uitbreiden. Bovendien zijn beide soorten op andere niet eerder onderzochte of slechts gedeeltelijk onderzochte locaties gevonden. Het lijkt erop dat plekken met veel dood hout gunstig zijn voor deze elders zeldzaam waargenomen saprotrofe soorten.

Phleogena faginea heeft zich sinds het jaar 2000 niet alleen op de Dassenburg uitgebreid, maar is ook op drie andere locaties met veel dood hout, Gortelse bos, Speulderbos en landgoed Elswout, aangetroffen. Bovendien is de soort in de afgelopen zes jaar op tal van andere plaatsen ontdekt. Omdat de soort net over onze landgrens wel bekend was, is er al een tijd naar deze soort gezocht. Het is niet uitgesloten dat de soort voor 2000 hier en daar over het hoofd gezien is, maar gezien het aantal waarnemingen in korte tijd over heel Nederland mag de conclusie getrokken worden dat *Phleogena* zich de laatste jaren zeer sterk heeft uitgebreid als gevolg van veranderd bosbeheer. Op plaatsen op de Veluwe met veel recent afgestorven, staande beuken komt de soort zelfs veel voor. De soort groeit op recent afgestorven bomen, hetgeen verklaart dat de soort vooral gevonden wordt op landgoederen met oude bomen en beukenbossen, waarvan de beuken hun leeftijds grens naderen.

Eutypa spinosa is op alle onderzochte locaties op vele bomen waargenomen evenals tijdens het Nat-Man-onderzoek.

Geen toename

Niet van alle saprotrofe soorten kan een dergelijk succesverhaal verteld worden. *Hericum coralloides*, eveneens een saprotrofe soort van dode beukenstammen, is niet waargenomen op de onderzochte locaties met veel dood hout. De soort is bekend van landgoed Wulperhorst waar de soort eind negentigerjaren op één boom twee jaar achtereen is waargenomen. Deze in Nederland zeer zeldzaam voorkomende soort heeft zich op deze locatie niet kunnen handhaven. De soort is momenteel (2006) van drie recente plekken bekend, maar komt steeds alleen op één boom voor. Dit in tegenstelling tot groeiplaatsen in Zweden of Fontainebleau waar de soort op diverse bomen groeit. Kennelijk missen de locaties met dood hout nog (voldoende) geschikte omstandigheden.

Een deel van de saprotrofe indicatorsoorten, zoals de soorten uit het geslacht *Flammulaster*, *Ossicaulis lignatilis* en *Lentinellus ursinus*, is momenteel nog te zeldzaam in Nederland. Het is daarom niet verwonderlijk dat ze nog niet zijn aangetroffen op de onderzochte locaties.

2.5 Necrotrofe parasieten ('hartrotters').

Hartrotters koloniseren grote centrale houtvolumes in oude en verzwakte bomen, bijvoorbeeld via wonden. Veel natuurlijke beukenbosrelicten worden gekenmerkt door een grote diversiteit aan hartrotters. Hartrotters staan bekend als stress-tolerante soorten die zich moeten ontwikkelen onder voor de zwam moeilijke omstandigheden. Een hoge diversiteit aan primaire houtafbrekers resulteert in een hogere diversiteit aan secundaire afbrekers en zijn daarom van groot belang.

Voor deze 'hartrotters' geldt een minder rooskleurig verhaal. Van deze groep soorten is alleen *Pholiota aurivella* en *Hericium erinaceum* op de onderzochte locaties waargenomen. *Hericium erinaceum* op Amelisveerd en op Wolfheze. Op deze laatste vindplaats groeit de soort op een levende beuk op de parkeerplaats van het hotel tegen het Wolfhezerbos aan. Beide groeiplaatsen hebben niet meegedaan met het Nat-Man-onderzoek, maar waren toen als groeiplaats van deze soort al wel bekend. *Inonotus cuticularis*, waargenomen in Wulperhorst in 2000-2001, was daar nu niet aanwezig, het hout van de bewuste boom was intussen te ver verteerd. Net als tijdens het Nat-Man-onderzoek zijn er ook in 2006 weinig 'hartrotters' uit de indicatorsoortengroep aangetroffen. De 'hartrotters' van de indicatorlijst groeien in Nederland vooral in open parken en op landgoederen, daar waar concentraties van oude bomen aanwezig zijn. *Aurantiopsis alborubescens* en *Camarops tubulina* zijn nog niet in Nederland aangetroffen, aangezien ze in België wel zijn waargenomen kunnen ze hier wel verwacht worden.

2.6 Rode Lijst soorten

Vier van de zes soorten van de Rode Lijst die in 2006 zijn waargenomen zijn ook gevonden tijdens het Nat-Man-onderzoek. Alleen *Cerrena unicolor* en *Tyromyces fissilis* zijn niet eerder waargenomen. *Pluteus hispidulus* en *Psathyrella fusca* hebben zich op de groeiplaatsen uit het Nat-man-onderzoek kunnen handhaven. *Psathyrella cotonea* en *Oxyporus latemarginatus* zijn op andere locaties gevonden.

2.7 Conclusie

Veel groot doodhout paddenstoelen waaronder zeer zeldzame soorten nemen aantoonbaar toe als gevolg van veranderd bosbeheer. Concentraties van groot dood hout lijken daaraan een extra bijdrage te leveren, doordat hier relatief meer saprotroof groeiende indicatorsoorten voorkomen, die zich vanuit deze locaties ook verspreiden. De onderzochte 'doodhoutspots' hebben echter nog een beperkte waarde voor bijzondere parasieten die kernhoutrot veroorzaken.

De meeste hier bezochte boslocaties en landgoederen met veel dood beukenhout behoren tot de rijkste groeiplaatsen van bijzondere beukenhoutpaddenstoelen van Nederland (tabel 2.3).

Internationaal gezien zijn de Nederlandse bossen en landgoederen met veel groot dood hout nog relatief arm aan bijzondere houtpaddenstoelen. Waar andere landen bossen bezitten met maximaal 16 Europese indicatorsoorten op beuk (Christensen et al, 2005, Heilman-Claussen, 2006) komt Nederland voor de meeste locaties op slechts één soort uit. Alleen Landgoed Wulperhorst en Amelisweerd hebben in de periode na 1990 respectievelijk vijf en drie Europese indicatorsoorten opgeleverd (tabel 2.3). Bij Wulperhorst gaat het slechts om een klein, geïsoleerd bosperceel, van waaruit de soorten zich voorlopig nog wel kunnen verspreiden, maar dat zijn waarde op de lange termijn waarschijnlijk niet kan vasthouden.

Meer plekken met groot dood hout en vooral meer oude bomen zullen ongetwijfeld bijdragen aan een hogere natuurwaarde van onze bossen. Zoals blijkt uit de snelle opmars van het Beukenkorrelkopje in Nederland kunnen sommige soorten paddenstoelen zich relatief snel vestigen en uitbreiden, mits het substaat dat ze nodig hebben aanwezig is. Andere soorten hebben meer tijd nodig om een plek in het Nederlandse bos te veroveren.

Tabel 2.3. Hotspots beukenbossen op basis van vondsten van indicatorsoorten vanaf 1990.

1 = aanwezig, NB=indicatorlijst Nederland en België; EU=indicatorlijst Europa; RL=Rode Lijst. Rode lijst categorieën: BE=bedreigd, KW=kwetsbaar, GE=gevoelig. Locaties: Da=Dassenberg; Go=Gortelse bos; Sp=Speulderbos; Wo=Wolfbezerbos; We=Werversbergen; El=landgoed Elswout; Gr=landgoederen s'-Graveland; Wu=landgoed Wulperhorst; Am=landgoed Amelisweerd

Indicatorsoorten	NB	EU	RL	Da	Go	Sp	Wo	We	El	Gr	Wu	Am
<i>Aurantioporus alborubescens</i>	x	x										
<i>Camarops tubulina</i>	x	x										
<i>Ceriporiopsis gilvescens</i>	x	x	GE	1		1		1				1
<i>Ceriporiopsis pannocincta</i>	x	x							1		1	
<i>Creolophus cirrhatus</i>	x											1
<i>Eutypa spinosa</i>	x			1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Flammulaster limulatus</i>	x	x	GE									
<i>Flammulaster muricatus</i>	x	x	BE									
<i>Ganoderma pfeifferi</i>	x	x	KW									
<i>Hericium coralloides</i>	x	x	BE								1	
<i>Hericium erinaceum</i>	x	x	BE				1					1
<i>Hobenuelia auriscalpium</i>	x	x	GE								1	
<i>Inonotus cuticularis</i>	x	x	BE								1	
<i>Inonotus nodulosus</i>	x		KW	1	1	1		1	1			
<i>Lentinellus ursinus</i>	x	x										
<i>Ossicaulis lignatilis</i>	x	x	KW									
<i>Phlegena faginea</i>	x			1	1	1			1			
<i>Pholiota aurivella</i>	x				1			1			1	
<i>Pluteus chrysophaeus</i>	x								1	1	1	
<i>Pluteus umbrosus</i>	x	x									1	
<i>Volvarella bombycina</i>	x		KW									
aantal indicator soorten NB-lijst				4	4	4	2	4	5	2	8	4
aantal indicator soorten EU-lijst				1		1	1	1	1		5	3

2.9 Literatuur

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

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

Arnolds, E. & G. van Ommering, 1996. Bedreigde en kwetsbare paddestoelen in Nederland. Toelichting op de Rode Lijst. Rapport IKCNatuurbeheer nr. 24, Wageningen

Christensen, M., J. Heilmann-Clausen, R. Walley & S. Adamcik, 2005. Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests. *EFI Proceedings* 51: 229-237.

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

Heilmann-Clausen, J., 2003. Wood-inhabiting Fungi in Danish Deciduous Forests. Diversity, Habitat Preferences and Conservation. PhD thesis, Royal Veterinary and Agricultural University, Frederiksberg, Denmark.

Heilmann-Clausen, J., 2006. Vedlevande svampar på bok i Halland. *Svensk Mycologisk Tidskrift* 27 (2): 19-28.

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

Kelderman, P., 2006. Het Poederkopje (*Roesleria subterranea*) en haar dubbelganger. *PSL-Nieuws* 13 (1) 2006: 15-16.

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.

Ódor, P., J. Heilmann-Clausen, M. Christensen, E. Aude, K.W. van Dort, A. Piltaver, I. Siller, M.T. Veerkamp, R. Walley, T. Standovár, A.F.M. van Hees, J. Kosec, N. Mantocec, H. Kraigher, T. Grebenc, 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi

and bryophytes in semi-natural forests in Europe. *Biological Conservation* 131: 58-71.

Veerkamp, M.T., 2001. *Phleogena faginea* (Fr.: Fr.) Link en *Entoloma testaceum* (Bres.) Noordeloos nieuw voor Nederland. *Coolia* 44(2): 118-119.

Veerkamp, M.T., 2003. Paddestoelen in bosreservaten. Eiken-haagbeukbossen: Smoddebos, Bentheimer Wald en Samerrott. *Alterra-rapport* 684.

Veerkamp, M.T., 2007. Het Beukenkorrelkopje verovert Nederland. *Coolia* 50 (2):91-93.

Vries, B. de, 2006. Opsporing verzocht: Het beukenkorrelkopje. *Nieuwsbrief Paddestoelenwerkgroep Drenthe* 7: 12-13.

Walley, R. & M.T. Veerkamp, 2005. Houtzwammen op beuk. Kensoorten voor soortentrijke bossen in België en Nederland. *Natuur.focus* 4(3): 82-88.

3 Het belang van doodhoutspots voor mossen

Rienk-Jan Bijlsma & Klaas van Dort

3.1 Inleiding

Het ecologisch belang van dood hout in bossen wordt door de overheid benadrukt met pluspakketten bos binnen de Subsidieregeling Natuurbeheer. Voor zowel Bos met verhoogde natuurwaarde als voor Natuurbos gelden minimale aantallen liggende of staande dode bomen per hectare. De verdere toename van dood hout in het Nederlandse bos lijkt dus een kwestie van tijd. De vraag is echter wel of deze ontwikkeling snel genoeg gaat. Is er aanleiding tot ingrijpen? Zijn er terreinen of omstandigheden waar een versnelde toename van dood hout relatief veel bijdraagt aan behoud of ontwikkeling van bosgebonden biodiversiteit?

Uit een literatuurstudie door Jagers op Akkerhuis et al. (2005, 2006) blijkt dat geleedpotigen, paddenstoelen en mossen verschillend reageren op het type dood hout (loof- versus naaldhout, dun versus dik, liggend versus staand) maar ook dat dikke dode stammen vroeg of laat gunstige levensvoorwaarden scheppen voor al deze soortgroepen. Verder blijkt dat, in vergelijking met het buitenland, het aantal locaties in Nederland met een natuurlijke hoeveelheid (dik) dood hout klein is. Er is dus zeker aanleiding in te zetten op meer dik dood hout.

Dit hoofdstuk oriënteert zich op de vraag op welke manier het bevorderen van dood hout kan bijdragen aan behoud, vestiging of ontwikkeling van doodhoutmosses. Daarbij ligt de nadruk op de rol van de ruimtelijke spreiding van dood hout en het belang van plekken met relatief veel liggend dood hout (die in dit rapport 'doodhoutspots' worden genoemd).

Om inzicht te krijgen in de rol van ruimtelijke spreiding wordt aandacht besteed aan factoren die een rol spelen bij de vestiging en uitbreiding van doodhoutmosses. Hierbij dienen enkele modellen voor het beschrijven van de ruimtelijke dynamiek van planten (metapopulatiodynamiek) als leidraad. De modelresultaten zullen worden vergeleken met gegevens over de verspreidingsstrategieën en habitatspecialisatie van doodhoutmosses in twee gebieden in Nederland.

De naamgeving van de mossen is volgens Siebel & During (2006). In de tekst worden Nederlandse namen gebruikt. Alleen bij de eerste vermelding van een soort wordt de wetenschappelijke naam toegevoegd.

3.2 Ruimtelijke mobiliteit van mossen

Mosses verschillen sterk in ruimtelijke mobiliteit door verschillen in dispersiecapaciteit (via sporen, broedlichamen of door bladfragmenten) en

levensduur van de mosplant (lokale populatie). Door Eriksson (1996) worden voor vaatplanten drie typen populaties onderscheiden, die ook relevant zijn voor mossen:

- Relictpopulaties ('remnant populations'). Deze populaties kunnen zich lang handhaven en vegetatief (klonaal) uitbreiden op plaatsen waar vestiging uit zaad (sporen) niet meer plaatsvindt. Een bekende vaatplant met dit type populatie is adelaarsvaren op de hogere zandgronden. Bij de mossen gaat het o.a. om soorten die in Europa (vrijwel) geen sporenkapsels vormen en zich door grote (zwarte) broedlichamen of door fragmentatie lokaal kunnen handhaven. Voorbeelden zijn Kortharig kronkelsteeltje (*Campylopus brevopilus*), Stobbegaffeltandmos (*Dicranum flagellare*), Gekroesd gaffeltandmos (*D. spurium*) en Zweepmos (*Bazzania trilobata*).
- Bron-putpopulaties ('source-sink populations'). Het betreft hier kort levende populaties ('sinks') die niet bijdragen aan het kolonisatieproces en blijven voortbestaan dankzij voortdurende immigratie vanuit grote, vitale bronpopulaties (massa-effect). Vaak zijn lokale verschillen in habitatkwaliteit de oorzaak van dit proces: vanuit plekken met hoge kwaliteit worden ook plekken met lage kwaliteit en dus een hogere uitsterfkans gekoloniseerd. Bron-putpopulaties komen waarschijnlijk voor bij mossen, maar het verschijnsel is moeilijk aan te tonen.
- Metapopulaties. Dit zijn lokale populaties waartussen regelmatig uitwisseling plaatsvindt en waarbij het lokaal uitsterven van populaties wordt gecompenseerd door herkolonisatie vanuit naburige populaties.

Dood hout verteert betrekkelijk snel en is alleen pleksgewijs aanwezig: het is een tijdelijk en gefragmenteerd substraat. Doodhoutmossen zullen zich dan ook vaak als metapopulatie gedragen met plekken waar deelpopulaties uitsterven (door vertering van dood hout) en andere plekken waar vers habitat (jonge verteringsstadia) wordt gekoloniseerd wat aanleiding geeft tot nieuwe deelpopulaties.

Het klassieke metapopulatiemodel is ontwikkeld voor mobiele diersoorten met een betrekkelijk korte levensduur en gaat uit van een statisch landschap met afzonderlijke habitatplekken ('patches') die al dan niet bezet zijn. Kansprocessen leiden tot lokaal uitsterven. De ruimtelijke samenhang van de plekken bepaalt hoe snel een vrijgekomen plek weer wordt gekoloniseerd, gegeven de dispersiecapaciteit van de soort in kwestie. Dit model is niet van toepassing op landschappen waarin de habitat zelf dynamisch is, zoals in het geval van dood hout of wortelkluiten. In deze gevallen komt de populatiedynamiek bovenop de ruimtelijke habitatdynamiek en moeten soorten steeds op zoek naar geschikt habitat ('habitat tracking', Snäll et al. 2003).

Door Löbel et al. (2006a,b) zijn meta-populatieprocessen beschreven voor op bomen levende (epifytische) mossen in een onderzoeksgebied met groepen van loofbomen temidden van naaldbos in Zweden. Het door hen uitgewerkte metapopulatieconcept is een goed uitgangspunt voor het beschrijven van de ruimtelijke dynamiek van doodhoutmossen. Levende bomen vormen voor epifyten immers ook een tijdelijk en dynamisch substraat. Bij de beschrijving van de ruimtelijke metapopulatiestructuur onderscheiden Löbel et al. (2006a,b) de volgende kenmerken:

- regionale frequentie: het aantal door een soort bezette boomgroepen ('patches') in een regio, beschreven met een regionale frequentieverdeling

- regionale bezettingsgraad ('species occupancy'): de ruimtelijke verdeling van bezette boomgroepen
- lokale abundantie: het absolute of relatieve aantal bezette bomen binnen een boomgroep.

Enkele conclusies uit hun onderzoek naar de oorzaken van verschillen in voorkomen tussen soorten zijn¹:

1. de soortenrijkdom van epifyten per boomgroep wordt het best verklaard door het aantal bomen per boomgroep
2. er is een sterk positief verband tussen regionale frequentie en absolute lokale abundantie (log-getransformeerd); dit verband geldt zowel voor seksueel als asexueel verspreidende epifyten
3. de regionale frequentieverdeling van seksuele soorten vertoont een tweetoppige, die van asexuele soorten een eentoppige verdeling: beide groepen hebben relatief veel zeldzame soorten (de 'satellite species', die maar in enkele boomgroepen voorkomen) terwijl er bij de seksuele soorten ook relatief veel algemene soorten zijn (de 'core species', die in vrijwel alle boomgroepen voorkomen).
4. de kans op voorkomen ('occurrence probability') in een boomgroep neemt bij de meeste soorten toe met het aantal bomen; regionaal zeldzame soorten reageren hierbij positief op de aanwezigheid van dikke bomen; de kwaliteit van de boomgroep (o.a. het grondvlak) is voor de kans op voorkomen van seksuele soorten belangrijk, voor asexuele soorten niet; omgekeerd stimuleert meer ruimtelijke samenhang van boomgroepen de aanwezigheid in een boomgroep van asexuele soorten, maar niet van seksuele.
5. de relatieve lokale abundantie van asexuele soorten hangt vooral samen met de maximum boomdiameter, bij seksuele soorten spelen meer factoren een rol; voor een aantal soorten is de aanwezigheid van grote rotsblokken een belangrijke verklarende variabele; ruimtelijke samenhang van boomgroepen lijkt voor seksuele soorten meer te verklaren van variatie in relatieve lokale abundantie dan voor asexuele.

De conclusies 1-3 wijzen op de werking van metapopulatieprocessen, tenminste voor zich sexueel voortplantende epifyten: de grootte van de populaties lijkt toe te nemen met het areaal van de habitat ('patch') en relatief veel seksuele soorten komen in vrijwel alle boomgroepen voor, waarbij de lokale abundantie verder wordt verklaard door de ruimtelijke samenhang van boomgroepen.

De verschillende processen die van belang zijn bij het beschrijven van de soortenrijkdom van epifytische mossen in boslandschappen worden door Löbel et al. (2006a) samengevat in een theorie waarbij **habitatspecialisatie** (specialisten vs generalisten) en **regeneratieve strategie** (seksueel vs asexueel) belangrijke soortkenmerken zijn. Soortenrijkdom van generalisten zou vooral worden bepaald door massa-effecten (source-sink dynamiek). Voor habitatspecialisten is de

¹ In het onderzoek zijn per loofboom alle mossoorten genoteerd tot een hoogte van 2,4 m (epifyten). Specialisten zijn in voorkomen beperkt tot loofbomen; generalisten komen ook voor op de bosbodem, rotsblokken, dood hout en/of andere boomsoorten.

kwaliteit en de ruimtelijke structuur van de habitat belangrijk. Soorten met een hoge dispersiecapaciteit (seksuele soorten) lijken het meest gevoelig voor habitatkwaliteit; aseksuele soorten voor ruimtelijke configuratie.

In de nu volgende tekst zullen we onderzoeken of dit model en deze conclusies voor epifytische mossen ook gelden voor doodhoutmosses. Met dit doel zullen de Nederlandse doodhoutmosses eerst worden ingedeeld naar habitatspecialisatie en regeneratieve strategie. Vervolgens wordt de aanwezigheid van mosses geanalyseerd op plekken met relatief veel dood hout ('doodhoutspots') ten opzichte van het omringende landschap.

3.3 Habitatspecialisatie en regeneratieve strategie

Habitatspecialisatie

Op dood hout zijn ook mossoorten te vinden met een andere voorkeur dan hout, zoals bodemmosses en epifyten. De mosses met een voorkeur voor dood hout (doodhoutmosses) vormen dus een categorie binnen "mosses op dood hout". In tabel 3.1 is voor de Nederlandse doodhoutmosses het aantal alternatieve substraten vermeld waarop deze soorten regelmatig voorkomen. Dood hout is essentieel voor een klein aantal levermosses. Dit zijn de strikte doodhoutmosses. Verder is dood hout een optimaal substraat voor seksuele voortplanting van diverse soorten die ook op de bodem en op humeuze steilkanten voorkomen (Söderström 1993; Bijlsma 2005).

Het typeren van de habitat van een mossoort, onafhankelijk van de aanwezigheid van de soort, is een lastig probleem bij het opstellen van metapopulatiemodellen (Dunham 2006). Doodhoutmosses stellen eisen aan het stralingsklimaat (relatief veel diffuus licht) en een betrouwbare vochtvoorziening (dood hout > humeuze steilkant > boomvoet). Deze eisen maken habitatkwaliteit afhankelijk van lokale omstandigheden, met name ten aanzien van vestiging. Dit geldt ook voor epifyten (Heegaard 2000, Wiklund & Rydin 2004, Snäll et al. 2005a, Löbel et al. 2006a).

De standplaats van mosses op dood hout kan in eerste instantie worden beschreven als een verdeling van voorkomen over dood hout en andere substraten ('substraatspectrum': Bijlsma 2005). Hiermee worden verschillen tussen soorten in kaart gebracht. In tweede instantie kan hieruit worden afgeleid welke factoren afgezien van het stralingsklimaat (vocht, nutriënten, basen) waarschijnlijk een rol spelen bij de vestiging. Tabel 3.2 geeft een indeling in substraten voor de Nederlandse mosses op dood hout. De doodhoutmosses uit tabel 3.1 behoren tot de soortgroepen D en X (resp. op verterende schors en ontschorst hout). Evenals epifyten (corticolen) verschillen doodhoutsoorten (epixylen, sapro-lignicolen) ook in voorkeur voor boomsoort (Bijlsma 2005; Van Dort & Spier 2006).

Tabel 3.1. Enkele kenmerken van mossen met een voorkeur voor dood hout (doodhoutmossen) in Nederland (naar Bijlsma 2005). Huisigheid (1- en 2-huisig); frequentie van voorkomen van sporenkapsels (generatief) en broedorganen voor vegetatieve voortplanting (vegetatief) in Nederland: 0 (afwezig of niet uit Nederland bekend), + (zelden), ++ (regelmatig), +++ (meestal/vaak aanwezig); sporengrootte; broedorgaangrootte: ¹broedkorrels; ²loslatende blaadjes; ³flagellen (broedtakken), de levermossen hebben broedkorrels; aantal substraten waarop een soort regelmatig voorkomt (maximaal 7: zie tabel 3.2)

		huisigheid	generatief	vegetatief	sporengrootte (µm)	broedorgaangrootte (µm)	aantal substraten
Bladmossen							
<i>Aulacomnium androgynum</i>	Gewoon knopjesmos	2	+	+++	8-12	50-55 ¹	3
<i>Brachythecium salebrosum</i>	Glad dikkopmos	1	+++	0	14-20		3
<i>Callicladium baldanianum</i>	Stronkmos	1	++	0	12-18		3
<i>Dicranodontium denudatum</i>	Priembladmos	2	0	+++	10-15	6000-8000 ²	2
<i>Dicranum flagellare</i>	Stobbegaffeltandmos	2	0	+++	12-16	2000-2300 ³	2
<i>Herzogiella seligeri</i>	Geklauwd pronkmos	1	+++	0	10-14		3
<i>Hypnum imponens</i>	Goudklauwtjesmos	2	+	0	18-22		2
<i>Leptodictyum riparium</i>	Beekmos	1	+++	0	10-23		3
<i>Tetraphis pellucida</i>	Viertandmos	1	++	+++	10-14	30-150 ¹	3
<i>Timmia megapolitana</i>	Vloedschedemos	1	++	0	16-18		2
Levermossen							
<i>Barbilophozia attenuata</i>	Steil tandmos	2	0	+++	10-14	22-32	3
<i>Calyptogeia integrastipula</i>	Langbladig buidelmos	1	+	++	10-13	20-40	2
<i>Calyptogeia muelleriana</i>	Gaaf buidelmos	1	+	++	10-16	20-45	2
<i>Calyptogeia neesiana</i>	Bergbuidelmos	1	0	++	10-14	16-26	1
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Gewoon maanmos	1	+++	+	12-15	26-32	2
<i>Cephalozia catenulata</i>	Donker maanmos	1	+++	++	9-12	14-18	1
<i>Cephalozia connivens</i>	Glanzend maanmos	1	+++	+	12-15	25-35	1
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	Echt maanmos	2	+	+++	8-12	18-23	2
<i>Lepidozia reptans</i>	Neptunusmos	1	++	0	13-15		3
<i>Lophocolea heterophylla</i>	Gedrongen kantmos	1	+++	0	8-11		4
<i>Odontoschisma denudatum</i>	Zanddubbeltjemos	2	0	+++	8-11	20-28	2
<i>Nowellia curvifolia</i>	Krulbladmos	1/2	++	+	8-10	18-20	1
<i>Riccardia latifrons</i>	Breed moerasvorkje	1	+	+	15-17	34-52	1

Tabel 3.2. Indeling van substraten van mossen op dood hout (gewijzigd naar Bijlsma 2005) met voorbeeldsoorten met een voorkeur voor de betreffende substraatgroep.

substraat	voorbeeldsoorten	soortgroep	code
<ul style="list-style-type: none"> • zwak zure tot basische schors van levende loofbomen • zure schors van levende loofbomen 	Bonte haarmuts (<i>Ortbotrichum stramineum</i>)	corticolen	C
<ul style="list-style-type: none"> • stamvoeten van loofbomen op arme en rijke bodem 	Knikkend palmpjesmos (<i>Isotbecium myosuroides</i>)	corticolen	S
<ul style="list-style-type: none"> • weinig tot matig verteerd, ontschorst dood hout • sterk verteerd, ontschorst dood hout 	Krulbladmos (<i>Novellia curvifolia</i>) Viertandmos (<i>Tetraphis pellucida</i>)	epixylen	X
<ul style="list-style-type: none"> • verterende schors van dood (loof)hout 	Glad dikkopmos (<i>Brachybecium salebrosum</i>)	sapro-lignicolen	D
<ul style="list-style-type: none"> • bosbodem met ectorganisch humusprofiel en fijn verdeeld strooisel (takjes, naalden, schorsresten) 	Ijl dikkopmos (<i>Brachybecium oedipodium</i>) Fijn laddermos (<i>Kindbergia praelonga</i>)	sapro-lignicolen	L
<ul style="list-style-type: none"> • amorfe humus op ruwe, zure schors van levende loofbomen (vooral berk en eik) • ectorganisch profiel in oude, droge heide (heidestrooisel en -takjes) 	Steil tandmos (<i>Barbilophozia attenuata</i>) Boskronkelsteeltje (<i>Campylopus flexuosus</i>)	humicolen	H
<ul style="list-style-type: none"> • minerale bodem met endorganisch humusprofiel (humeuze steilkanten) 	Boschoffemos (<i>Scapania nemorea</i>)	terri-humicolen	T

Regeneratieve strategie

De door Löbel et al. (2006a,b) voorgestelde tweedeling in seksuele en aseksuele epifyten is voor mossen te simpel, omdat veel soorten zich zowel seksueel (met sporen) als aseksueel (met broedlichamen of door middel van bladfragmenten) kunnen voortplanten. De afhankelijkheid van de zeldzaamheid van een soort van het 'breeding system' (huizigheid) en de vorming van sporenkapsels en broedlichamen, is besproken door Longton (2006). Hij concludeert dat seksuele reproductie via gemakkelijk te verspreiden sporen van groot belang is voor het vestigen van nieuwe populaties en dat aseksuele reproductie belangrijk is bij het opbouwen en onderhouden van deelpopulaties. Dit onderstreept de noodzaak om onderscheid te maken tussen soorten die zich vooral generatief, vegetatief of zowel generatief als vegetatief voortplanten.

Het voorkomen van verschillende vormen van voortplanting betekent niet, dat sporen altijd dienen voor verspreiding over lange afstanden en broedlichamen voor verspreiding over korte afstanden. Zeer grote sporen (>50 µm) worden waarschijnlijk slecht door de lucht verpreid, terwijl kleine broedkorrels (<30 µm) juist belangrijk kunnen bijdragen aan verspreiding over lange afstanden. De epifyt Knikkersterretje (*Syntrichia papillosa*) verspreidt zich uitsluitend en heel succesvol met broedkorrels van 30(-100) µm groot. Ook Broedkroesmos (*Ulotia phyllantha*) is bij ons nog nooit met sporenkapsels gevonden maar breidt zich sterk uit via broedkorrels. Het tweehuizige doodhoutlevermos *Anastrophyllum hellerianum* (niet in Nederland) vormt zelden sporenkapsels maar produceert wel continu grote hoeveelheden broedkorrels. Bij deze soort zijn sporen en broedkorrels even klein (10-12 µm) waardoor broedkorrels sterk bijdragen aan de verspreiding over lange afstanden

(Pohjamo et al. 2006). In de meeste Nederlandse doodhoutlevermossen zijn de broedkorrels weliswaar groter dan de sporen (tabel 3.1), maar ze zijn nog steeds klein (<25 µm) volgens de indeling van levensstrategieën van mossen in Siebel & During (2006).

In welke mate mossen voor hun langeafstandverspreiding afhankelijk zijn van sporen, broedkorrels en/of bladfragmenten is onbekend. De recente snelle uitbreiding van de epifyt Staafjesiepenmos (*Zygodon conoidens*) ten opzichte van het nauw verwante Echt iepenmos (*Z. viridissimus*) is mogelijk het gevolg van de hogere frequentie waarmee de eerste soort sporenkapsels vormt (Smith 2004), maar ongetwijfeld vindt ook langeafstandverspreiding met broedkorrels plaats (vergelijk Broedkroesmos). Beide iepenmossen produceren broedkorrels van 50-100 µm lang. De invasie van Bros gaffeltandmos (*Dicranum tauricum*) in Nederland na 1950 (nu algemeen) moet wel vooral op rekening komen van verspreiding door bladfragmenten omdat de soort zowel op de Britse eilanden als in Skandinavië zeer zelden sporenkapsels vormt (Smith, 2004; Hallingbäck et al., 2006).

Ondanks deze onzekerheid over de wijze van langeafstandverspreiding is duidelijk dat doodhoutmossen die (in Nederland) nooit met sporenkapsels zijn gevonden speciale aandacht vragen: Priembladmos (*Dicranodontium denudatum*), Stobbe-gaffeltandmos (*Dicranum flagellare*), Steil tandmos (*Barbilophozia attenuata*), en Zanddubbeltjesmos (*Odontoschisma denudatum*). Al deze soorten zijn zeldzaam en komen voor als relictpopulaties in de zin van Eriksson (zie paragraaf 3.2). Het stimuleren van meer dood hout in de nabijheid van bestaande populaties heeft voor deze soorten de hoogste prioriteit.

Het door Löbel et al. (2006b) gevonden positieve verband tussen stamdiameter en het voorkomen van regionaal zeldzame soorten (zie 1.2, conclusie 4) is het gevolg van de hoge leeftijd van dikke bomen. Immers, als een boom langer leeft, neemt de kans toe dat een mos zich op zijn stam kan vestigen (Snäll et al. 2003). Als gevolg hiervan hebben tweehuizige soorten op oude bomen meer kans op de vestiging van zowel een vrouwelijke als een mannelijke plant en dus op de vorming van sporenkapsels (Sparrius et al. 2006). Deze relatie tussen soortenrijkdom en stamdikte speelt wellicht ook een rol bij dood hout ondanks het feit dat 90% van het doodhoutvolume in 45 tot 75 jaar is verteerd (Wijdeven 2005).

3.4 Analyse van doodhoutspots

De hierboven besproken hypothesen voor doodhoutmossen op basis van metapopulatiemodellen van epifytische mossen zijn in enkele terreinen met veel dood hout nader bekeken met gegevens die in eerder onderzoek zijn verzameld. De analyse richt zich op verschillen in de verspreiding van mossen met verschillende habitatspecialisaties en regeneratieve strategieën. De gegevens zijn verzameld in twee gebieden, namelijk de Imbos (Nationaal Park Veluwezoom) en het Speulderbos boven Garderen.

De op dood hout aangetroffen mossen zijn geordend naar voorkeur van substraat (volgens tabel 3.2). De mate van specialisatie wordt uitgedrukt als het aantal substraten waarop een soort voorkomt, variërend van 1 (b.v. Breed moerasvorkje) tot 5 (Geelsteeltje, *Orthodontium lineare*). Onder **specialisten** worden hier soorten verstaan met een voorkeur voor dood hout (substraatgroepen X en D in tabel 3.2) die hoogstens op twee andere substraten regelmatig voorkomen. Dit geldt voor alle doodhoutsoorten in tabel 3.1 m.u.v. Gedrongen kantmos. Ook zijn de huizigheid en de mate van voorkomen van generatieve en vegetatieve voortplanting gescoord (tabel 3.1).

Dood dennenhout op de Imbos

Dood dennenhout wordt voor mossen pas interessant als de schors is verteerd. Vestiging van mossen vindt plaats op het weinig verteerde, ontschorste hout. Naarmate de stam verder verteert, vestigen zich ook bodemmossen en vaatplanten zoals bosbes.

Op de Imbos (Nationaal Park Veluwezoom) ligt in de Kouwerik relatief veel dood dennenhout op een oude bosgroeiplaats met eik. Levende dennen zijn veelal nog als scherm aanwezig. Het is een bekende locatie van strikte doodhoutsoorten op dennenlijken (Bijlsma & Ten Hoedt 2006). Dit gebied is vergeleken met de 2,5 km westelijk ervan gelegen heidebebossing De Nieuwe Aanleg. Beide deelgebieden zijn even groot en op vergelijkbare wijze geïnventariseerd.

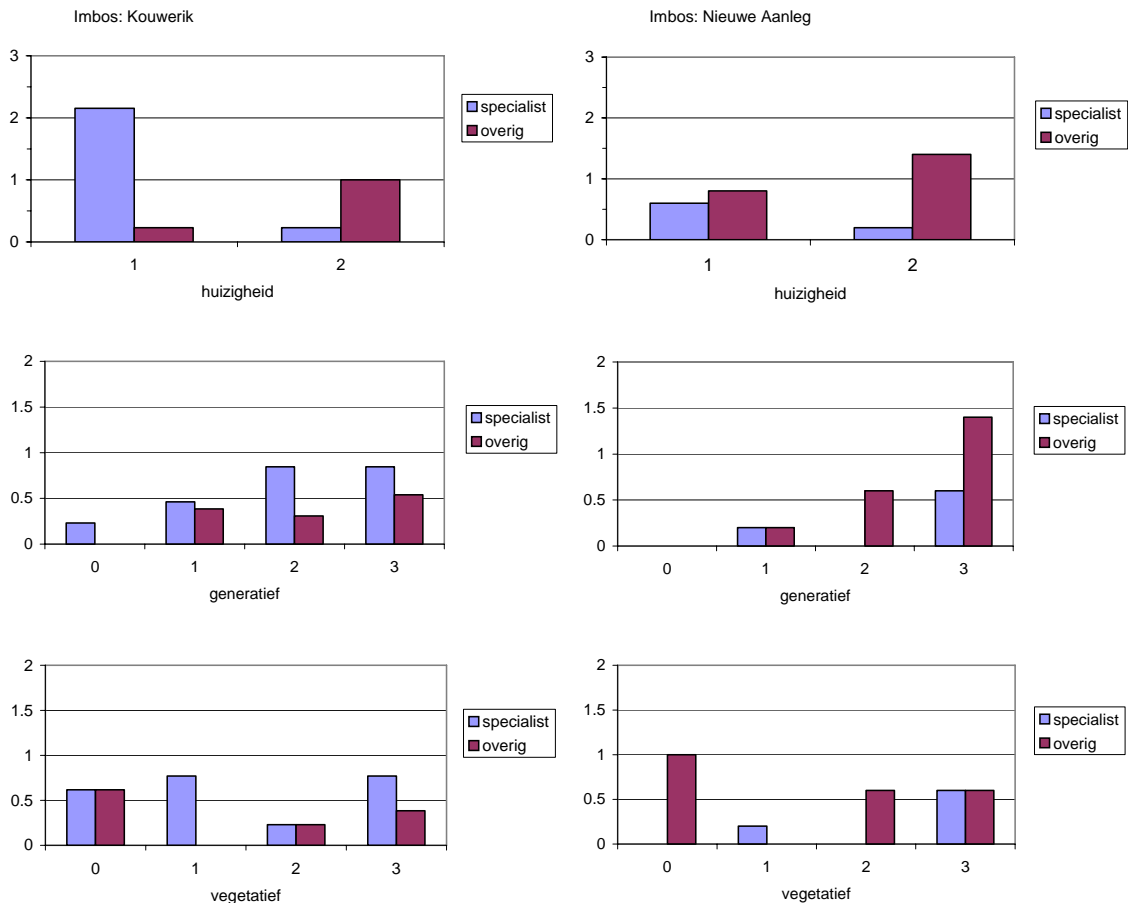
In figuur 3.1 is het gemiddeld aantal specialisten en overige soorten per dode dennenstamstam weergegeven in relatie tot drie soortkenmerken: 1. huizigheid, 2. generatieve en 3. vegetatieve voortplanting (vergelijk tabel 3.1). Het totaal aantal op dood hout gevonden soorten is 17 en 11 voor de Kouwerik resp. Nieuwe Aanleg.

Het verschil in aantal specialisten tussen beide locaties kan het gevolg zijn van het verschil in de hoeveelheid dood hout, dus van de omvang van de doodhoutspot. Waarschijnlijk zijn verschillen in kwaliteit van de deelgebieden (groter aantal dikke stammen en beschutter microklimaat in de Kouwerik) ook belangrijk. Qua huizigheid verschilt de Kouwerik in het aanzienlijk groter gemiddeld aantal 1-huizige specialisten per stam. Het gemiddelde aantal specialisten per stam lijkt in de Kouwerik meer gelijk verdeeld over de categorieën van generatieve en vegetatieve voortplanting dan in de Nieuwe Aanleg. Aseksuele specialisten (generatief=0) zijn alleen in de Kouwerik aangetroffen (Zanddubbeltjemos; Stobbegaffeltandmos buiten onderzoekslocatie).

Deze uitkomsten lijken in overeenstemming met de conclusies 1 en 4 ten aanzien van het voorkomen van epifyten (zie paragraaf Ruimtelijke mobiliteit en metapopulatieprocessen): de soortenrijkdom van de plek ('patch') lijkt gerelateerd aan het aantal dode stammen; de kans op voorkomen neemt toe met het aantal stammen waarbij meer (dikke) stammen aanleiding zijn voor het optreden van meer soorten met een lage regionale frequentie (zoals Krulbladmos en Breed moerasvorkje). Gezien het groter gemiddeld aantal 1-huizige specialisten per stam in de Kouwerik is

mogelijk de kwaliteit van de doodhoutspot inderdaad belangrijker voor seksuele soorten dan voor asexuele (zie ook Discussie).

Het belang van doodhoutspots in de nabijheid van relictpopulaties van asexuele doodhoutsoorten blijkt uit het optreden van de rodelijstsoort Zanddubbeltjesmos op dode dennenstammen in de Kouwerik. Deze soort is hier ook in 1989 gevonden op een onbekend substraat (database Revisie Nederlandse Levermossen, H.M.H. van Melick).



terrein	Imbos Kouwerik	Imbos De Nieuwe Aanleg
oppervlak (m)	500x500	500 x 500
aantal dode liggende stammen (den)	13	5
totaal aantal soorten op dood hout	17	11
aantal doodhoutspecialisten	6	1

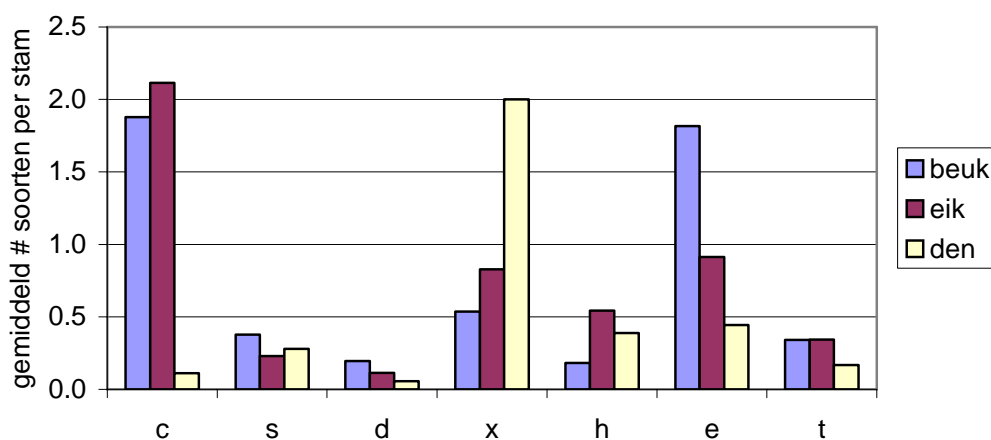
Figuur 3.1. De verdeling van het gemiddeld aantal specialistische doodhoutsoorten en overige mossen per stam dood hout ten opzichte van huizigheid (1 1-huizig, 2 2-huizig) en generatieve en vegetatieve voortplanting (0 afwezig of niet uit Nederland bekend, 1 zelden, 2 regelmatig, 3 meestal/vaak aanwezig) in twee deelgebieden op de Imbos: de Kouwerik (links), een oude bosgroeiplaats, en De Nieuwe Aanleg (rechts), een jonger bos. In de tabel staan enkele statistieken van de deelgebieden.

Dood beuken- en eikenhout in het Speulderbos

De mosflora op dood loofhout komt, in tegenstelling tot die op naaldhout, vooral op rekening van de verterende schors met diverse soorten die ook als epifyt voorkomen en al aanwezig waren op de levende boom.

In het Speulderbos zijn vier proeflocaties onderzocht op het voorkomen van mossen op dode beuken- en eikenstammen. In totaal zijn 82 dode beuken en 35 dode eiken geïnventariseerd (Van Dort & Spier 2006). Een van de locaties is het bosreservaat Pijpebrandje met ca. 40 m³ dood hout per ha (Wijdeven 2005). De proeflocaties samen vormen een belangrijke doodhoutsput.

Van de specialisten, zoals boven gedefiniëerd, komen alleen de bladmosses Gewoon knopjesmos, Glad dikkopmos, Geklauwd pronkmos en Viertandmos voor.

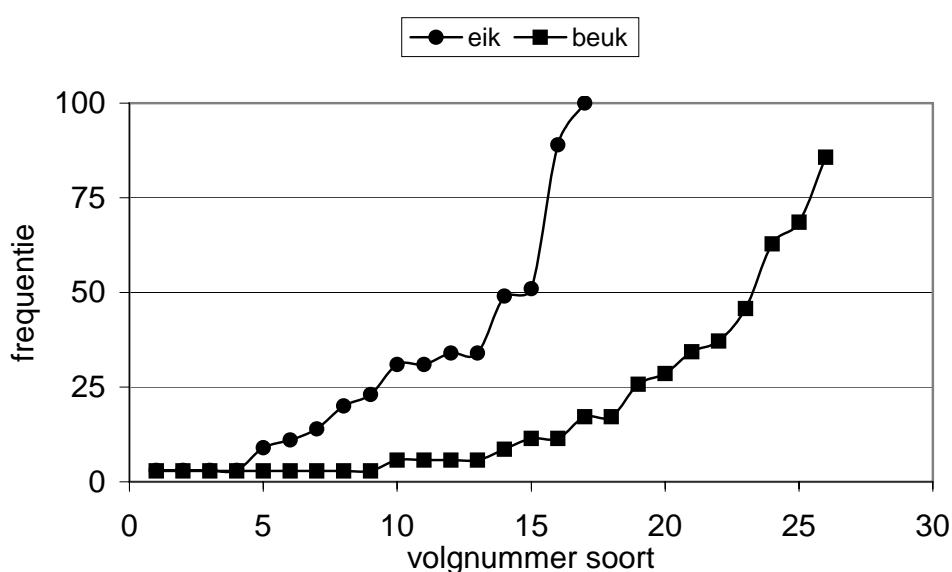


Figuur 3.2. Gemiddeld aantal mossoorten per stam verdeeld over substraatcategorieën voor eik en beuk (Speulderbos) en den (Imbos). C: levende stammen; S: stamvoeten; D: verterende schors; X: ontschorst hout; H: amorfe humus; E: ectorganisch humusprofiel; T: endorganisch humusprofiel (zie ook tabel 3.2).

In figuur 3.2 is het gemiddeld aantal mossoorten per stam weergegeven voor eik en beuk, verdeeld over substraatgroepen. Ter vergelijking zijn de gegevens van den van de Imbos toegevoegd. Uit deze figuur blijkt dat de qua nutriënten en basenstatus armste substraatgroepen (H, X) op dode eik beter vertegenwoordigd zijn dan op dode beuk. Het gaat hierbij vooral om de soorten Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*, substraatgroep H) en Viertandmos (X). De substraatgroep E (met voorkeur voor mineraliserend strooisel) komt het meest voor op beuk, met name door toedoen van Fijn laddermos (*Kindbergia praelonga*) en Fraai haarmos (*Polytrichum formosum*). Dode dennenstammen zijn rijk aan soorten op ontschorst hout (X) maar ten opzichte van eik en beuk arm aan epifyten (C) en soorten van verterend strooisel (E).

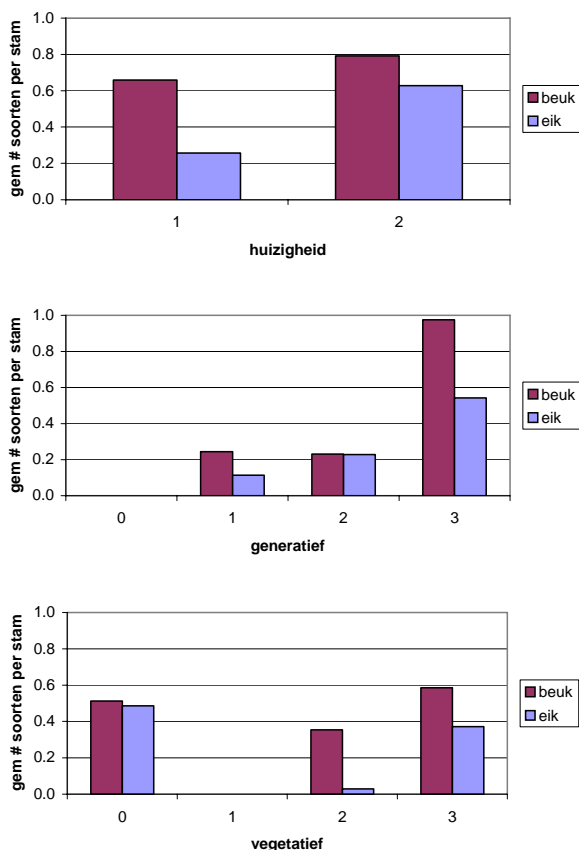
Figuur 3.3 geeft de frequentieverdeling van voorkomen van alle soorten voor dode beuk en dode eik afzonderlijk. Aangezien er 35 eiken- en 82 beukenstammen waren bemonsterd, zijn omwille van vergelijkbaarheid 35 beukenstammen aselekt getrokken uit de beschikbare set. De soorten zijn vervolgens geordend naar het percentage van de stammen waarop ze zijn aangetroffen. Hieruit blijkt dat voor zowel eik als beuk

slechts drie soorten voorkomen op meer dan 50% van de stammen: Gewoon klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme* s.l.: eik 100%, beuk 86%), Bossig gaffeltandmos (*Dicranum montanum*: eik 89%, beuk 63%), Gewoon dikkopmos (*Brachythecium rutabulum*: beuk 69%) en Kussentjesmos (eik: 51%). De verdelingen van soorten voor beuk en eik verschillen vooral in het aantal soorten dat op minder dan 25% van de stammen voorkomt. Hierdoor is het totaal aantal soorten op dode beuk (26) aanzienlijk hoger dan op dode eik (17). Beuk is voor epifyten belangrijker dan eik. 11 soorten komen alleen voor op beuk voor waaronder 3 obligate epifyten; op eik komen 2 soorten voor die niet op beuk zijn gevonden (althans niet in de selectie van 35 bomen). Ook is de verterende beukenschors nutriënten- en basenrijker dan die van eik, waardoor het aantal schaarse soorten (met lage frequentie van voorkomen) op beuk hoger uitvalt. Dit blijkt ook uit de hoge frequentie van het ruderaal Gewoon dikkopmos op beuk (69%) t.o.v. eik (34%).



Figuur 3.3. Mossoorten geordend naar de frequentie van voorkomen (percentage van dode stammen waarop een soort is aangetroffen) op beuk (n=35, aselect getrokken uit 82) en eiken (n=35) in de proefvlakken in het Speulderbos.

Het verschil in soortenrijkdom tussen beuk en eik komt op rekening van de soorten die op minder dan 25% van de stammen zijn aangetroffen. Wat zijn de kenmerken van deze groep? Verschillen de kenmerken voor de soorten op beuk en eik? In figuur 3.4 is voor soorten die op minder dan 25% van de onderzochte stammen voorkomen, nagegaan hoe het gemiddeld aantal soorten per stam is verdeeld over soortkenmerken (huizigheid en mate van generatieve en vegetatieve voortplanting). Hierbij is uitgegaan van alle onderzochte stammen (35 voor eik, 82 voor beuk).



Figuur 3.4. Speulderbos. Gemiddeld aantal mosssoorten per stam verdeeld over de soortkenmerken huizigheid en mate van generatieve en vegetatieve voortplanting voor mossen die op minder dan 25% van de dode beuken of dode eiken voorkomen. Zie figuur 3.1 voor legenda van de x-as.

Van de betrekkelijk zeldzame soorten (op minder dan 25% van de stammen) zijn de eenhuizige soorten bepaald niet succesvoller dan de tweehuizige, gerekend naar het gemiddeld aantal soorten per stam. Voor eik zijn de tweehuizige soorten zelfs bijna 3x zo succesvol als de eenhuizige.

Soorten zonder generatieve voortplanting komen binnen de groep van zeldzame soorten niet voor. Voor zowel eik als beuk zijn de soorten die vaak sporenkapsels vormen het meest talrijk. Beuk verschilt vooral van eik door het groter aantal frequent kapselende regionaal zeldzame soorten.

Schaarse soorten zonder speciale broedorganen (vegetatief=0) komen ongeveer even vaak voor als soorten met goede mogelijkheden voor vegetatieve verspreiding (vegetatief=3), ongeacht boomsoort.

De hoge kwaliteit van dode beuk(enschors) als vestigingsmilieu voor schaars voorkomende mossen vertaalt zich vooral in een aanzienlijk groter aantal soorten per stam, dat frequent sporuleert. Dode eik is voor vestiging dus een selectiever substraat dan dode beuk. Dit lijkt in overeenstemming met conclusie 4 in de paragraaf

Ruimtelijke dynamiek en metapopulatieprocessen die de vestiging van seksuele soorten koppelt aan de kwaliteit van het substraat.

3.5 Discussie

De term doodhoutspot wordt hier gebruikt om plekken met relatief veel liggend dood hout aan te duiden. Met de nadruk op relatief, omdat ook in bosreservaten, zoals het Pijpebrandje in het Speulderbos, de hoeveelheid dood hout toch nog aanzienlijk kleiner is dan in meer natuurlijke bossen in het buitenland (Wijdeven 2005). Doodhoutspots zoals we ze nu kennen, zijn dus ‘normaal’ in natuurlijk bos en alleen al hierom zijn ze nuttig en beslist niet overbodig.

Onderstaande discussie en conclusies zijn gebaseerd op enerzijds een kwalitatieve analyse van doodhoutmossen in slechts twee bostypen met relatief veel dood hout (dennenbos en eiken-beukenbos), beide gelegen op de Veluwe en anderzijds op waarnemingen voornamelijk in dezelfde regio.

Voor zowel specialisten (op grove den van goede kwaliteit: zie hierna) als generalisten (op beuk, in mindere mate eik) lijkt het aantal mossoorten toe te nemen met de totale hoeveelheid dood hout. Waarschijnlijk zijn hierbij vooral de dikke stammen van belang dankzij een groter oppervlak voor vestiging en de langere levensduur van de groeiplaats (vergelijkbaar met het belang van dikke levende bomen voor epifyten).

Doodhoutspots zijn belangrijk voor het behoud van mossen die in de afwezigheid van dood hout lange tijd hebben overleefd in humeuze steilkanten en in heideterreinen (substraten T en H; vergelijk tabel 3.1), maar die optimaal voorkomen op ontschorst dood hout (substraat X) en daar ook fructificeren. Een goed voorbeeld is *Neptunusmos* (*Lepidozia reptans*) (Bijlsma 2005; Bijlsma & Ten Hoedt 2006). Door toenemende beschaduwing en strooiselaccumulatie, of door vergrassing komen hun terrestrische groeiplaatsen steeds meer onder druk te staan. Grove den en waarschijnlijk ook eik lijken het beste substraat te zijn voor deze mossen en dan vooral dikke bomen. Uiteraard is het zaak eventuele doodhoutspots voor deze soorten te projecteren in terreinen met relictvoorkomens.

Hoewel vestiging via vegetatieve voortplanting waarschijnlijk minder eisen stelt aan het de kwaliteit van het substraat (dood hout) dan vestiging via sporen, is er bij soorten die zich vnl. vegetatief verspreiden toch sprake van substraatvoorkeur. Kussentjesmos heeft in het Speulderbos een duidelijke voorkeur voor dode eik ten opzichte van dode beuk. Fructificerende populaties komen voor op verterend eikenhout (Van Dort & Spier 2006) en buiten het Speulderbos ook op sterk humeuze bodem (amorfe humus; substraatgroep H). Het eveneens tweehuizige Steil tandmos komt in het Nationaal Park Veluwezoom op enkele plaatsen voor in het bos (vooral op de ruwe schors van scheve berken), maar lijkt zich alleen over korte afstanden te kunnen vestigen (met broedkorrels) op sterk verteerd eikenhout. Deze bedreigde soort is kennelijk niet gebaat bij doodhoutspots van grove den. Dit geldt ook voor Stobbegaffeltandmos dat optimaal voorkomt op dood eikenhout in gebieden met een

lange bosvoorgeschiedenis. Anderzijds is het tweehuizige Zanddubbeltjesmos, dat in Nederland nooit sporulerend is gevonden en zich met broedkorrels verspreidt, op dood hout op de ZO-Veluwe alleen bekend van grove den.

De doodhoutspots van grove den op de ZO-Veluwe zijn vooral interessant voor eenhuizige specialisten: diverse redelijk tot goed fructificerende levermossen met een voorkeur voor ontschorst dood hout (substraatgroep X). Deze soorten verspreiden zich tenminste ook door sporen en zien kans dood hout van goede kwaliteit (luchtvochtig microklimaat; dikke liggende stammen) over grote afstand te bereiken. Eenmaal gevestigd lijken zich metapopulaties op te bouwen maar het is niet uitgesloten dat er ook (of vooral?) sprake is van source-sinkdynamiek waarbij vanuit vitale populaties habitat met mindere kwaliteit (dunnere stammen) wordt gekoloniseerd en de regionale populatie uitsterft nadat de stammen met vitale populaties zijn verteerd. De vestiging van deze categorie mossen in het Nederlandse bos is een recente ontwikkeling (Bijlsma & Ten Hoedt 2006).

Staannd dood hout, dun liggend dood hout en dik liggend dood hout op direct door de zon beschenen standplaatsen zijn minder of niet geschikt als vestigingsmilieu voor specialisten onder de doodhoutmossen. Voor geleedpotigen en korstmossen is geëxposeerd staannd dood hout wel van groot belang (Jagers op Akkerhuis et al. 2005; Van Dort & Spier 2006).

Verterende schors (substraatgroep S) van beuk en eik, is een belangrijk substraat voor een vrij groot aantal generalisten: soorten zonder duidelijke voorkeur voor dood hout of indien wel, dan ook regelmatig op andere substraten voorkomend. Voor de ruimtelijke dynamiek van deze soorten geldt waarschijnlijk een source-sinkmodel: vanuit plekken met hoge kwaliteit worden ook plekken met lage kwaliteit en dus een hogere uitsterfkans gekoloniseerd. Generalisten lijken zich sneller te vestigen naarmate de frequentie van fructificeren (sporenkapsels) toeneemt. De soortenrijkdom lijkt toe te nemen met de hoeveelheid dood hout (zie boven). Ook hierbij doen zich verschillen voor tussen boomsoorten. Op dode beuk komen aanzienlijk meer (regionaal schaarse) soorten voor dan op eik, waarschijnlijk omdat de verterende schors van beuk meer nutriënten en basen levert dan die van eik. Diverse van deze schaarse soorten komen vooral voor op ectorganische humusprofielen (naalden, takjes) en vestigen zich zo mogelijk op de bosbodem via dood hout (b.v. Riempjesmos, *Rhytidiadelphus loreus*). Omgekeerd wordt in een dichter en donkerder wordend bos dood hout steeds belangrijker voor soorten die in een jonger en opener bos algemeen op de bosbodem voorkomen. Ook hierbij lijkt te gelden dat uiteindelijk kapselfrequentie de snelheid van vestiging bepaalt: de zeer algemene (maar zelden fructificerende) bodemmossen van arme bossen Bronsmos (*Pleurozium schreberi*) en Groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*) zijn niet aangetroffen op de onderzochte dode beuken- en eikenstammen in het Speulderbos.

Doodhoutspots voor mossen zijn dus zowel nodig als nuttig!

3.6 Literatuur

- Bijlsma, R.J., 2005. Dood hout, habitatdiversiteit en mossen. In G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis et al., Dood hout en biodiversiteit. Alterra-rapport 1320, Wageningen; 111-160.
- Bijlsma, R.J. & A.J.M. ten Hoedt, 2006. Spectaculaire bryologische ontwikkelingen op en rond dood naalddhout in 'Neerlands Thüringen' (Zuidoost-Veluwe). *De Levende Natuur* 107: 208-212.
- Damsholt, K., 2002. Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts. Nord.Bryol.Soc., Lund.
- Dort, K.W. van & L. Spier, 2006. Blad-, lever- en korstmossen op dood hout in het Speulderbos. *Buxbaumiella* 74: 45-53.
- During, H.J., 2006. Trends in bryophyte population dynamics. *Lindbergia* 31: 55-64.
- Eriksson, O., 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248-258.
- Hallingbäck, T. et al., 2006. Nationalnyckeln till Sveriges flora og fauna. Bladmossor: Sköldmossor – blåmossor (Bryophyta: Buxbaumia – Leucobryum). ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Heegaard, E., 2000. Patch dynamics and/or the species-environmental relationship in conservation bryology. *Lindbergia* 25: 85-88.
- 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. Alterra-rapport 1320, Wageningen.
- Jagers op Akkerhuis, G., L. Moraal, M. Veerkamp, R.J. Bijlsma & S. Wijdeven, 2006. Dood hout en biodiversiteit. *Vakblad Natuur Bos Landschap* 5: 20-23.
- Löbel, S., T. Snäll & H. Rydin, 2006a. Species richness patterns and metapopulation processes – evidence from epiphytic communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29: 169-182.
- Löbel, S., T. Snäll & H. Rydin, 2006b. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *J.Ecol.* 94: 856-868.
- Longton, R.E., 2006. Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of reproduction? *Lindbergia* 31: 16-23.

- Pohjamo, M., S. Laaka-Lindberg, O. Ovaskainen & H. Korpelainen, 2006. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evol.Ecol.* 20: 415-430.
- Siebel, H.N. & H.J. During, 2006. Beknopte mosflora van Nederland en België. KNNV-Uitgeverij, Utrecht.
- Smith, A.J.E. 2004, The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge University Press, Cambridge.
- Snäll, T., J.Ribeiro & H. Rydin, 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103: 566-578.
- Snäll, T., J. Ehrlén & H. Rydin, 2005a. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* 86: 106-115.
- Söderström, L., 1993. Substrate preference in some forest bryophytes: a quantitative study. *Linbergia* 18: 98-103.
- Sparrius, L.B., R.J. Bijlsma, J. de Bruijn & C.M. van Herk, 2006. Mossen en korstmossen zeggen waar het op staat. *De Levende Natuur* 107: 233-236.
- Wijdeven, S.M.J., 2005. Dood hout in het Nederlandse bos. In G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis et al., 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. Alterra-rapport 1320, Wageningen; 21-43.
- Wiklund, K. & H. Rydin, 2004. Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes. *Funct.Ecol.* 18: 907-913.