

# De betekenis van dood hout voor de schimmelflora<sup>1)</sup>

*Dead wood and the fungal flora*

J. J. Barkman, A. E. Jansen en B. W. L. de Vries

Biologisch Station, Wijster

## Inleiding

Elke levensgemeenschap, dus ook een bos, bestaat uit drie groepen organismen, producenten (groene planten), consumenten (plantaardige parasieten, de meeste dieren) en reducenten. De reducenten breken de dode organische stof af die producenten en consumenten tijdens en na hun leven achter laten en brengen deze weer in circulatie in het oecosysteem door er eenvoudige chemische verbindingen van te maken, opneembaar voor de hogere plant (direct of via mycorrhiza). De groep der reducenten wordt gevormd door schimmels (fungi) en bacteriën, waarbij het materiaal vaak voorbereid is door houtkevers, miljoenpoten, mijten, collembolen, regenwormen, slakken, raderdierjes, mosbeertjes en protozoën.

Op arme zure gronden, en daarop bevinden zich de meeste van onze bossen, spelen bacteriën in dit proces een geringe rol en zijn het vooral de macrofungi die de vertering van bladstroomsel en hout tot humus voor hun rekening nemen. Het onderscheid tussen macrofungi, d.w.z. de fungi met voor het blote oog zichtbare vruchtlichamen (de "paddestoelen") en microfungi (gisten en "schimmels") die microscopisch klein zijn, is kunstmatig. Maar de indeling is wel praktisch. Microfungi vormen een wereld apart met eigen verzamel- en kweektechnieken en eigen specialisten. In dit artikel beperken wij ons tot de macrofungi. Beide hebben trouwens een meestal onzichtbaar mycelium, de „zwamvlok", zijnde een vlok (kluwen) van talloze draden (hyfen) die in de grond of in hout of in een levende gastheer verborgen zit. Dit is de eigenlijke plant die bij de meeste fungi vele, waarschijnlijk vele tientallen jaren oud kan worden en die in tegenstelling tot de vluchtig verschijnende vruchtlichamen permanent in het substraat aanwezig is.

## De betekenis van fungi in het algemeen

Fungi spelen een belangrijke rol in bossen, ook door hun grote aantal soorten, vele met een grote diagnos-

## Summary

*The decomposition of dead wood in forests is mainly effected by fungi. The rate of this process depends mainly on the tree species (increasing for instance in the sequence: juniper, Scots pine, pedunculate oak) and the moisture content of the wood. Moist wood decays more rapidly, except if very wet. There is a succession of fungus species following an increasing degree of decay. The species involved also depend on the tree species (main division between hardwoods and conifers), light and moisture conditions, soil fertility, and the kind of wood: twigs and thin branches tend to dry out more rapidly and have fungi different from thick branches, stems, logs and tree stumps. Standing and fallen trees are different as well. Deciduous wood is richer in species than coniferous wood. Woods on very acid peat, on wet soils and very dry soils are poor in saprophytic fungi. A plea is made for leaving dead, standing and fallen trees untouched and for establishing strictly protected areas, in which no trees are cut or removed, in each of the various forest associations of the Netherlands.*

tische waarde waardoor een veel betere plantensociologische karakterisering van bostypen mogelijk is dan door de groene planten alleen. Zelfs onze cultuurbossen zijn rijk aan fungi. In een gepland sparrbos in het Sauerland zijn 33 soorten hogere planten, 20 soorten mossen en niet minder dan 121 soorten fungi gevonden. Het meest extreme geval is het gaffeltandmos-eikenbos (Dicrano-Quercetum) in Nederland, een eikenkreupelbos op zeer voedselarme stuifzandheuveltjes (vaak voormalig hakhout), dat op 1000 m<sup>2</sup> gemiddeld 1 boomsoort, 2 soorten kruiden, 22 soorten mossen en korstmossen en 106 soorten fungi bevat (Jansen 1981). En dat betreft in beide voorbeelden nog alleen maar de macrofungi.

Ook wat biomassa, produktiviteit en stofomzetting betreft, zijn fungi uiterst belangrijk. Een voorbeeld, ontleend aan Satchell (1969), moge dit illustreren. In een eiken-hazelaarbos op kalk in Engeland was de totale hoeveelheid organische stof 392.000 kg/ha ofwel 795

<sup>1)</sup> Mededeling no. 242 van het Biologisch Station, Wijster.

Mededeling no. 63 van de Vakgroep Vegetatiekunde, Plantenecologie en Onkruidkunde.

MJ/m<sup>2</sup> (het is beter de organische stof in verbrandingswaarde oftewel energie-inhoud uit te drukken). Van deze 795 MJ was 37% levend, 63% dood, waarvan 60,5% strooisel en humus, 2,5% dood hout. De fungi maakten slechts 0,25% van de biomassa uit, maar dat was toch nog 11 maal zo veel als alle algen, bacteriën en alle dieren van eencelligen tot reeën tezamen. Van het energieverbruik (MJ/m<sup>2</sup>/jaar) van alle planten en dieren was 21% voor rekening van de fungi, dat is 3,7 maal zo veel als van alle andere heterotrofe organismen. Van de jaarlijkse produktie van 15.7 MJ/m<sup>2</sup> dode organische stof (voornamelijk bladstrooisel van de bomen en dood hout) werd 59% verteerd, waarvan 46% door fungi. In bossen op arme zure grond is het aandeel van de fungi ongetwijfeld nog hoger dan in dit bos op kalk. Het gold hier bovendien een cultuurbos. In oerwouden zijn niet alleen veel meer oude bomen waardoor meer natuurlijke sterfte optreedt, maar het dode hout blijft bovendien liggen. De afbraak van dood hout is vooral daar een voor het oecosysteem belangrijk proces en dit proces wordt vooral gedragen door de fungi. Deze veronderstelling wordt bevestigd door een recent artikel van Lang en Forman (1978) over biomassa en vertering in een gemengd eikenbos op podzolische bruinaarde in New Jersey (V.S.). In dit bos is sinds minstens 250 jaar niet gekapt of gebrand en het heeft dus enigszins een oerwoudkarakter. Van de 516.000 kg/ha organische stof is 42% levend, 58% dood en daarvan is 90,2% humus en 9,8% dood hout. Van deze 9,8% is slechts 1,1% licht hout (twijgen en takken ligger dan 10 cm), 8,7% zwaar hout en wel 4,1% liggende stammen en 4,6% staande dode stammen.

Organismen die van dode organische stof leven noemt men saprofytten. Onder de fungi zijn echter ook parasieten en mycorrhizasymbionten en ook deze vervullen een zeer belangrijke rol. Hoewel de parasieten in een bos maar 1-2% van alle macrofungi uitmaken, kunnen zij een essentiële rol spelen in het natuurlijke selectieproces van bomen, struiken en kruiden. Men zou met recht kunnen zeggen: "in een gezond bos staan ook zieke bomen". Een bos zonder ziekte is even abnormaal als een mensenmaatschappij die alle ziekte heeft uitgebannen. Tot de vernietiging van het bos leidt dit parasitisme echter meestal niet. In de door ons onderzochte halfnatuurlijke gemengde eiken-berkenbossen is de rol van parasitaire schimmels bescheiden. Tot desastreuze plagen komt het alleen in monocultures en in van nature eensoortige bossen. De laatste vindt men overigens alleen als pionierstadia, op extreme standplaatsen (bijv. elzenbroekbossen, berkenbossen en dennenbossen op hoogveen) en in extreme (bijv. boreale en subarctische) klimaten. De eerste onzer zag een dergelijke plaag in uitgestrekte na-

tuurlijke berkenbossen (*Betula papyrifera*) op Cape Breton Island (Nova Scotia, Canada).

Het verschil tussen saprofytten en parasieten is niet altijd scherp. Men spreekt in de literatuur van "zwakke parasieten" en van "agressieve saprofytten". Sommige parasieten doden hun gastheerboom niet, andere wel en vaak kunnen zij dan nog als saprofyt op hun dode slachtoffer verder leven (saproparasieten). Agressieve saprofytten kunnen behalve dode bomen ook soms nog levende, maar reeds zieke bomen aantasten (Käärik 1974). Ook op een levende gezonde boom kunnen saprofytten voorkomen, bijv. op de van nature dode buitenste schors of levend van het sap dat uit bastwonden vloeit. Deze kunnen soms later het spinthout of cambium binnendringen en zo tot parasieten worden (Jahn 1979), het tegenovergestelde verschijnsel dus van de saproparasieten, die juist als parasiet beginnen. De grens tussen levend en dood hout is niet altijd duidelijk zichtbaar. Jeneverbesstruiken hebben vaak van nature of door sneeuwdruk op de grond liggende, opstijgende stammen. Door het voortdurend contact met het vaak vochtige mosdek kan het hout aan de onderzijde sterven en rotten, terwijl aan de bovenzijde nog steeds nieuwe jaarringen aangroeien. Daardoor kunnen op één stam allerlei verteringstadia met de bijbehorende saprofytische schimmels vlak naast elkaar aanwezig zijn (De Vries 1976).

### Specialisatie bij de saprofytten

In eikenbossen en naaldbossen in Drenthe blijken de saprofytten de grootste fractie van de paddestoelenflora te vormen, nl. meestal 70-80%, waarvan 20-35% op dood hout (Jansen 1981, 1982), de parasieten 1-2%, de mycorrhizasymbionten 14-28%. Al deze groepen zijn weer sterk gedifferentieerd, de parasieten en mycorrhizasymbionten vooral naar gastheersoort, de saprofytten die minder gastheerspecifiek zijn, vooral naar de aard van het substraat. Er zijn speciale soorten saprofytische fungi op dierlijken, op dierlijke mest, op braakballen, op dood gras, op dode varens, op dood mos, op rottende vruchtlichamen van andere paddestoelen. Dennekegels, sparreappels en eikels hebben elk hun eigen saprofytten. Eikeblad heeft heel andere soorten dan eikestammen en -takken. Ook tussen schors en hout is soms verschil in mycoflora. Jahn (1968) beschrijft zelfs twee verschillende pionierassociaties voor gevelde beukestammen, een op de dode schors met o.a. het meniezwammetje<sup>1)</sup> (*Nectria cinnabarina*) en een op ontschorst hout met o.a. de schimmel *Bispora antennata*. De Vries (n.p.) vond dat tien

<sup>1)</sup> Op verzoek van de redactie zijn de Nederlandse namen van paddestoelen toegevoegd voorzover zij deze bezitten.

jaar na een brand in een Deens jeneverbesstruweel de geblakerde jeneverbesstammen nog steeds ten dele andere soorten hadden dan dode stammen in een niet gebrand stuk ernaast.

Een belangrijk verschil is er tussen "licht" hout (twijgen, dunne takken) en "zwaar" hout (zware takken, stammen, stronken). De grens ligt bij ongeveer 6 cm diameter. Elk van beide eigen fungi, terwijl een derde groep soorten indifferent is. Licht hout droogt gemakkelijker uit. Er is ook verschil tussen dode staande en liggende (omgevallen) stammen. In oerwouden en absolute reservaten vindt men beide overvloedig en wel in alle dikten en stadia van verrotting. In cultuurbossen zijn liggende dode stammen schaars en staande dikke boomlijken eveneens. Wel kunnen door dunningsachterstand veel dunne dode staande stammen voorhanden zijn. Typisch voor staande dode stammen zijn bijv. de als parasiet beginnende prachtig oranje-met-gele, heerlijk riekende zwavelzwam (*Laetiporus sulphureus*) op eik en het fraaie, tere, doorschijnend melkwitte porseleinzwammetje (*Oudemansiella mucida*) op beuk. Dikke staande stammen kunnen door rotting van het kernhout hol worden. Zo worden dan weer geheel nieuwe, extreem vochtige en donkere milieus voor fungi geschapen. Wij zagen dit o.a. in de "Urwaldzellen" van het Neuenburger Urwald en het Hasbruch (N.W.-Duitsland), in het oerwoud van Bialowieża, in het Mudus Nationaal Park (een oerwoud in Zweeds Lapland) en in het stricte reservaat van Fontainebleau. In ons land is het verschijnsel regelmatig alleen bij holle knotwilgen waar te nemen.

Op één boom kunnen zo tal van micromilieus ontstaan, hetgeen bijdraagt tot de grote soortenrijkdom van de saprofytische fungi. Jahn (1979) geeft als illustratie hiervan een opsomming van de vele milieus en houtfungi bij de eik. Hoogst merkwaardig is de gaatjes-

zwam *Inonotus nidus-pici* die tegen het "plafond" van spechteholten in eikestammen groeit. Het specialisme van fungi kent net als bij insecten vrijwel geen grenzen. Bij de jeneverbes (*Juniperus communis*) zijn de volgende microgezelschappen van houtfungi te onderscheiden (tussen haakjes enkele van de karakteristieke soorten):

- 1 droge, regenvrije onderzijde van schuine, dikke stammen (*Coniophora betulae*);
- 2 idem maar aan de uiterste stambasis, vanwaar de houtfungi zich tot de uiterste (stambasis, danwaart) kunnen uitbreiden (*Kavinia albovidis*, de franjezwam *Thelephora terrestris*);
- 3 bovenzijde van schuine stammen (het kleverige koraalzwammetje *Calocera viscosa*, *Nidularia farcta*, de kogelwerper *Sphaerobolus stellatus*);
- 4 dode stompen en liggende stammen (het gewone zwavelkopje *Hypholoma fasciculare*, de dennevlamhoed *Gymnopilus penetrans*, de honingzwam *Armillariella mellea*);
- 5 bovenzijde van dode takken en twijgen iets boven de grond (het takruitertje *Marasmius ramealis*);
- 6 onderzijde van op en in de grond liggende takken (talrijke korstzwammen, *Corticaceae*);
- 7 op (in) de grond liggende twijgjes (*Galerina ramicola* nov. sp. n.p., de paardehaartaailing *Marasmius androsaceus*, *Clavicornia taxophila*).

#### De gastheerkeuze

Ook zijn de saprofyten verdeeld in hun voorkeur voor boomsoorten (zie bijv. Jahn, 1969 en Käärk in dit themanummer; laatstgenoemde gaat echter vooral op de typen "bruin rot" en "wit rot" in, minder op de soorten).

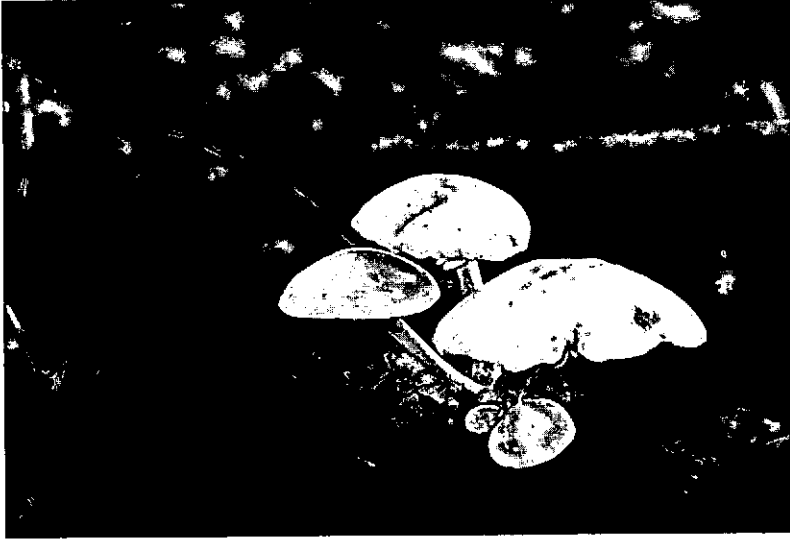
De belangrijkste scheiding is hier in de soorten van hout van loofbomen en van naaldbomen. Op de laatste



Stekeltrilzwam (*Pseudohydnum gelatinosum*).

Foto: Biologisch Station, Wijster.

Porseleinzwam (*Oudemansiella mucida*) op beuk.  
Foto: RIN.



groeien bijv. het kleverig koraalzwammetje *Calocera viscosa*, de stekeltrilzwam *Pseudohydnum gelatinosum*, de koningsmantel *Tricholomopsis rutilans*, de dennezwavelkop *Hypholoma capnoides*, de zwartvoetkrulzoom *Paxillus atrotomentosus*. Op hout van loofbomen groeien b.v. de gele hoorntjes *Calocera cornea*, de bruine anijzswam *Lentinellus cochleatus*, de roodporiehoutzwam *Daedaleopsis confragosa*. Iets meer gespecialiseerd zijn de soorten die gewoonlijk maar op één boomsoort te vinden zijn, maar zeldzaam ook wel op andere soorten voorkomen. *Inonotus radiatus*, de elzeweerschijnzwam, groeit gewoonlijk op elzen, maar kan ook op berken, hazelaars en zelfs wel op naaldbomen voorkomen. *Daedalea quercina*, de doolhofzwam, groeit meestal op eiken, maar ook wel op tamme kastanjes of, nog zeldzamer, op naaldbomen.

Er zijn maar weinig soorten die uitsluitend op één gastheer voorkomen, b.v. de porseleinzwam *Oudemansiella mucida* op beuk, de berkendoder *Piptoporus betulinus* op berk. Ook zijn er maar weinig soorten die op zowat alle boomsoorten kunnen groeien, b.v. de oranje dropzwam *Dacrymyces stillatus*. Soms is er geografisch verschil in gastheervoorkeur. Zo groeit de echte tonderzwam, *Fomes fomentarius*, in Midden-Europa overwegend op beuken, in Noord-Europa overwegend op berken, en in het Middellandse Zeegebied veelal op eiken.

Niet alleen klimatologische verschillen, maar ook standplaatsverschillen kunnen de gastheervoorkeur wijzigen. Zo vinden wij op de jeneverbes soms saprofyten die typisch zijn voor hout van loofbomen, bijv. het gele nestzwammetje (*Crucibulum laeve*), het gestreepte nestzwammetje (*Cyathus striatus*) en het takruitertje (*Marasmius ramealis*). Dit ziet men echter alleen in de grazige, beweidde struwelen op wat rijkere grond (*Squarroso-Juniperetum*), de laatstgenoemde soort

ook in arme struwelen dicht bij de kust (Denemarken, Zuid-Zweden, DDR) (Barkman, 1976). Zeelucht bevat meer zouten en ammoniak dan landlucht en dit heeft kennelijk op bepaalde soorten dezelfde uitwerking als voedelijkdom van de bodem en mest van het vee, die ook ammoniakdampen afgeeft. In de arme onbegraasde heidestruwelen (*Dicrano-Juniperetum*) in het binnenland vinden wij uitsluitend naaldhoutfungi en indifferente soorten op de jeneverbesstruiken. Een uitzondering doet zich alleen dan voor als er loofbomen vlak naast een jeneverbesstruik staan. Het komt dan een enkele keer voor dat er loofhoutsoorten van de eik ook op de jeneverbes te vinden zijn, bijv. de winterhoutzwam (*Polyporus brumalis*) en de gele korstzwam (*Stereum hirsutum*). Jahn (1979) vermeldt dat de aan hout van loofbomen gebonden echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*) een keer is waargenomen op een spar midden in een oud beukenbos waar de soort algemeen was. Te denken is hier aan het verschijnsel vicinisme: massale aanvoer van sporen, waarvan het dan aan enkele lukt om op het vreemde substraat post te vatten en mycelia en vruchtlichamen te vormen. Jahn (1979) nam ook een directe infectie door mycelia waar, die van de ene gastheer (boomstomp) via het strooisel naar de andere toe groeiden. Zie ook Käärik in dit nummer.

De samenstelling van de saprofytenflora wordt ook bepaald door het algemene milieu waarin het dode hout zich bevindt. Zo vermeldt Jahn (1979) dat boomstompen in dichte koele loofbossen andere saprofyten dragen dan op open warme plekken, bijv. de doolhofzwam *Daedalea quercina* en de platte tonderzwam *Ganoderma applanatum* in de dichte bossen, terwijl op zonnige stompen o.a. het ruige elfenbankje *Trametes hirsuta* en het fop-elfenbankje *Lenzites betulina* groeien. De Vries vond een duidelijk verschil in de sa-

profytische houtfungi tussen een jeneverbesstruweel op een N.- en op een Z.-helling in Denemarken (zelfde heuvel, zelfde grondsoort, zelfde beheer).

### De successie op rottend hout

Tenslotte moeten wij een heel belangrijke factor bespreken die de mycoflora sterk beïnvloedt, en dat is de verteringsgraad van het hout. Op elke boomsoort heeft een successie plaats, die min of meer specifiek is, maar ook nog varieert met het milieu (licht-zwaai hout, kopse vlakke-zijkant, zonnig-schaduwrijk, enz.), waarbij vooral het vochtgehalte van het hout van groot belang blijkt te zijn. Hoe groter dit is, des te sneller de vertering. Alleen op zeer natte plaatsen is de vertering juist langzaam (zie Käärik in dit nummer). Hout dat contact heeft met de grond, is door optrekkend water veel vochtiger. Staande dode stammen houden het 20-40 jaar uit, liggende stammen en stronken zijn na 4-9 jaar verrot (Käärik 1974). Meredith (1959, 1960 geciteerd door Käärik, 1974) vond bij verse dennestompen de volgende watergehalten (in % van het drooggewicht): kopse vlakke 39%, vlak bij de grond 88%, onder de grond 131%. Het gemiddelde watergehalte was 70%. In de volgende 5 jaar nam dit door verrotting toe tot 394%. De vermolming leidt tot een hogere watercapaciteit en dat is weer gunstig voor een nog snellere vertering. Het grote watervasthoudende vermogen van rottend hout heeft tot gevolg dat vooral dikke stukken hout heel lang vochtig blijven. Opvallend is dan ook dat in zeer droge zomers, zoals 1959, houtfungi vrijwel de enige paddestoelen zijn die er nog te vinden zijn (Barkman 1960). Sinds 1976 lopen in Wijster verteringsproeven met vooraf gesteriliseerde, even grote en dikke stukken vers takhout van zomereik, groveden en jeneverbes, bedoeld om de verteringssnelheid onder zeer verschillende, natuurlijke milieuomstandigheden te onderzoeken, om de successie op de voet te volgen en om na te gaan welke soorten meer door het substraat (de houtsoort), welke meer door de standplaats bepaald worden.

De gewichtsafname na vijf jaar was voor de diverse houtsoorten zeer verschillend (eik gemiddeld 83%, den 48%, jeneverbès slechts 29%), maar ook sterk milieuafhankelijk: op vochtige en op voedselrijke plaatsen met hoge ruigtekruiden bedroeg het gewichtsverlies van jeneverbeshout 33-39%, in een zeer voedselarm, nat, zuur Sphagnumveentje was dat 13%, in een droge, voedselarme struikheidevegetatie eveneens 13%, en op hete droge zonnige kale humusplekjes slechts 3-7%. Dit klopt heel aardig met de gegevens van Käärik in dit nummer, nl. dat de verrotting optimaal is bij een vochtgehalte van 60-100% van het hout.

Hoewel vochtige standplaatsen gunstig zijn voor het

rottingsproces, wil dat niet zeggen dat er dan ook meer fungi aan dit proces deelnemen. De vertering kan zo snel gaan dat bepaalde soorten er niet aan te pas komen. In een vochtig schaduwrijk dennenbos met veel bosklaverzuring (*Oxalis acetosella*), waar de vertering het snelst verliep, bezette de dennevlamhoed (*Gymnopilus penetrans*) het hout van jeneverbes in korte tijd geheel, slechts tijd en ruimte overlatend voor zes andere soorten. In een droge heide waar de vertering heel langzaam ging, werden, eveneens op hout van jeneverbes, in dezelfde periode, tien soorten saprophytische fungi waargenomen.

De successie van fungi op dood hout is duidelijk te onderscheiden in een aantal fasen, veroorzaakt door chemische en fysische veranderingen in het hout en door prioriteit, concurrentie en allelopathie tussen de houtafbrekende organismen (zie bijv. Käärik 1974). In het algemeen neemt de watercapaciteit van het hout toe en de pH af. Door vertering van het organische materiaal neemt het asgehalte toe, maar niet voor alle elementen gelijk. In rottende eikestammen werd een toename van het kaliumgehalte met een factor 1.4, van stikstof met 1.6, van magnesium met 2.1, van calcium met 2.2 en van fosfor met 3.0 waargenomen (Lang en Forman 1978). De ionenverhouding verandert dus ook bij de vertering van het hout.

Bij het weggroten van zwaar hout zijn een aantal stadia te onderscheiden, die elk, ten dele, eigen paddestoelsoorten hebben (Jahn 1979, Runge 1975, 1980). Op stronken van gekapte gezonde bomen en op gezonde stammen die door storm of blikseminslag geveld zijn of bij het vellen van andere bomen meegeleurd zijn, begint de initiële fase na 0,5-1 jaar, duurt 0,5-2 jaar (naaldbomen soms 4 jaar), is relatief soortenarm en gekenmerkt door Ascomycetes (bijv. de paarse knoopzwam *Ascocoryne sarcoides*) en korstvormige Basidiomycetes (bijv. de dennebloedzwam *Stereum sanguinolentum*). De tweede, optimale fase duurt 4-7 jaar of langer, is zeer soortenrijk en gekenmerkt door Polyporaceae (bijv. het elfenbankje *Coriolus versicolor*) en Agaricales (bijv. diverse zwavelkopjes, *Hypholoma* spp. en de honingzwam, *Armillariella mellea*). De derde en finale fase kan vrij lang duren, bevat naast bijv. de stekeltrilzwam *Pseudohydnum gelatinosum* vooral Agaricales (bijv. het stobbezammetje *Kuehneromyces mutabilis*), waaronder (voor het eerst) ook bodembewonende soorten.

Een liggende stam van enige omvang kan tegelijkertijd alle fasen vertonen: de onderzijde kan door de steeds vochtige omstandigheden al in de finale fase verkeren terwijl de bovenzijde nog in de initiële fase is en de zijkanten in de optimale fase. Een dergelijke stam kan dan ook paddestoelen van alle drie de fasen dragen.



Grijze gaatjeszwam (*Bjerkandera adusta*): midden (jong) en links (oud). Gerimpelde korstzwam (*Stereum cf. rugosum*) onder links en midden rechts.  
Foto: RIN.

### De invloed van het milieu en de hoeveelheid dood hout

Uit het onderzoek in Wijster bleek dat zowel houtsoort als milieu van grote invloed zijn. Het verschil tussen hout van eik, den en jeneverbes was overal duidelijk: 12 soorten werden alleen op eik gezien, 10 alleen op den, 11 alleen op jeneverbes. Maar andere soorten bleken veel meer standplaatsgebonden. Zo kwam de kopergroenzwam (*Stropharia aeruginosa*) alleen in eikenbos voor, maar daar op alle drie houtsoorten; drie elongatae-Alnetum), twee tot grazige en ruderales plekjes.

In 96 jeneverbesstruwelen in Nederland en N.W.-Duitsland zijn tot nu toe 800 soorten paddestoelen gevonden, waarvan 230 soorten op jeneverbeshout. Hiervan behoren 150 soorten tot de resupinate korstvormige fungi. Per struweel ligt dit aantal natuurlijk veel lager. In 29 percelen eikenbos op arme zandgrond in Drenthe werden 314 paddestoelen gevonden, waarvan 93 op hout. Hierbij is echter niet gelet op resupinate (korstvormige) fungi. De verhouding houtfungi/andere fungi ligt dus toch gunstiger dan bij jeneverbesstruwelen. De verdeling over de vier onderzochte bostypen blijkt uit tabel 1. Hoewel dood hout in deze bossen weinig voorkwam, is het percentage houtfungi niet onaanzienlijk. Het laagste is het in het gaffeltandmos-eikenbos (*Dicrano-Quercetum*), ook al staat het in een gunstige verhouding tot de zeer geringe hoeveelheid dood hout aldaar. Opvallend is het grote aantal houtfungi in het hulst-eikenbos (*Violo-Quercetum ilicetosum*), namelijk 68 soorten oftewel 50% van zijn paddestoe-

lenflora, en dat terwijl er vrij weinig hout op de grond ligt. De oorzaak is waarschijnlijk dat de hulst een zeer schaduwrijk microklimaat schept waardoor het hout lang vochtig blijft.

Dat de hoeveelheid dood hout een belangrijke rol speelt, blijkt uit tabel 2. Hierin worden drie oude jeneverbesstruwelen met veel dood hout vergeleken met vier struwelen met weinig dood hout. Bij de eerste categorie is het gemiddelde percentage houtfungi 37%, bij de tweede 25%. Barkman en Bas (ongepubl.) onderzochten de fungi van twee bossen in N.-Duitsland, in elk waarvan zich in het centrum een "Urwaldzelle" bevindt, d.w.z. een stuk bos waar al zeker sinds 150 jaar niet meer is gekapt en waar zich 600-1200 jaar oude bomen bevinden. Het gaat hier voornamelijk om gemengde eiken-beuken-haagbeukenbossen (*Stellario-Carpinetum*) op matig voedselrijke, vochtige leem en zandige leem. Duidelijk blijkt dat het als oerwoud beheerde deel van het Neuenburger Urwald meer fungi heeft en vooral meer houtfungi dan het productiebos ernaast dat tot hetzelfde bostype behoort (tabel 3). Ook zijn de eiken-haagbeukenbossen duidelijk rijker dan het armere en drogere veldbies-beukenbos (*Luzulo-Fagetum*) op zure zandgrond. En ook hier geldt dit met name weer voor de houtfungi. De percentages houtfungi zijn dus hoger in vochtige, rijkere bossen en in oerwouden.

Het grootste "oerwoud" van Europa is dat van Bialowieża (80.000 ha). De helft ervan ligt op Russisch, de helft op Pools grondgebied. In beide delen zijn reservaten ingesteld. Het Poolse reservaat is ongeveer 3600 ha groot en herbergt acht bosassociaties, waarvan één, het linden-haagbeukenbos (*Tilio-Carpinetum*)

hier en daar voedselrijk laagveen en voedselarm hoogveen) en met de vochttoestand (van zeer droog tot nat, zowel met stromend als stagnerend grondwater). Het is geen oerwoud in de stricte zin, want er is nog tot

Tabel 1 De gemiddelde bedekking van dood hout, in percentage van de proefvlakgrootte, en het aantal soorten paddestoelen in de categorie saprophyten op dood hout (tussen haakjes het percentage van het totale aantal paddestoelensoorten van dat vegetatietype).

	dood hout	saprophyten op dood hout
Gaffeltandmos-Eikenbos	0.07	37 (21)
Eiken-Berkenbos	1.5	59 (32)
Violtjes-Eikenbos	1.6	62 (35)
Hulst-Eikenbos	1.0	68 (50)

Tabel 2 Houtfungi in jeneverbesstruwelen.

Veel dood hout:	aantal spp. fungi	alleen op hout	% houtbewoners
Haltern (BRD)	131	47	36%
Kliploot (Dr.)	186	59	32%
Holthe (Dr.)	70	30	43%
<i>Weinig dood hout:</i>			
Smitsveen (Dr.)	59	13	22%
Mepper Zand (Dr.)	156	45	29%
Drouwen (Dr.)	92	19	21%
Ter Horst (Dr.)	120	35	29%

Tabel 3 Aantallen soorten fungi in Neuenburger Wald (N) en Hasbruch (H).

	aantal fungi	aantal houtfungi	percentage houtfungi
N + H, (alle bostypen)	246	74	30%
N + H, Luzulo-Fagetum	61	13	21%
N + H, Stellario-Carpinetum	184	64	35%
N, S-C, "Urwaldzelle" (percelen 1-4)	103	35	34%
N, S-C, produktiebos (percelen 5-9)	75	14	19%

Tabel 4 Houtfungi in bosassociaties oerwoud Bialowieża (naar Nespiak, 1959).

Associatie	vocht	zuurgraad	trofiegraad	% fungi licht hout	% fungi zwaar hout	% houtfungi
1 Salici-Franguletum	++	=	++	19-21	13-19	33-38
2 Carici elongatae-Alnetum	++	=	++	6-7	32-39	38-46
3 Circae-Alnetum	+	=	++	8-17	50-58	65-67
4 Tilio-Carpinetum corydaletosum	+	=	++	10-14	26-32	36-46
5 T-C stachyetosum sylvaticae	±	=	++	9-14	33	42-47
6 T-C typicum	±	=	++	12-13	25-30	39-42
7 T-C caricetosum pilosae	=	=	+	8-10	25-26	34
8 Pino-Quercetum	=	=	+	7-9	8-12	17-18
9 Vaccinio uliginosi-Pinetum	++	++	=	4-13	0-4	8-13
10 Querco-Piceetum	±	+	=	12	12-13	24-25
11 Vaccinio myrtilli-Pinetum	=	+	=	5-13	4-7	11-16

Vocht: ++ = nat, + = zeer vochtig, ± = vochtig, = = vrij droog, = = droog.

Zuurgraad: +++ = zeer zuur, + = zuur, = = neutraal, = = basisch.

Trofiegraad: +++ = eutrafent, + = mesotrafent, = = oligotrafent.

1945 enige menselijke invloed geweest (incidentele kap en vooral een overmatig hoge wildstand), maar daarvan is weinig meer te merken. Houtassortiment en ondergroei zijn in het reservaat spontaan en weerspiegelen daardoor natuurgetrouw de aanwezige milieuvariatie. De situatie kan daarom toch als een modelvoorbeeld gelden voor de oorspronkelijke toestand van de Middeneuropese bossen.

Nespiak (1959) onderzocht uitvoerig de fungi van deze bostypen en deelde ze in in bodemfungi, fungi van licht hout en van zwaar hout. Hieruit hebben wij het aandeel van deze groepen berekend (zie tabel 4). Het beste te vergelijken met de oerwoudpercelen van Neuenburger Urwald en Hasbruch is het Tilio-Carpinetum, een Oosteuropese vicariant van het Westeuropese Stellario-Carpinetum, met een sterk verwante kruiden identieke moslaag. In de boomlaag is de beuk vervangen door fijnspar. Ook in het Tilio-Carpinetum oerwoud is de fractie houtfungi groot. Interessant is het weer om de invloed te zien van de bodemvochtigheid. In de bossen op rijke, neutrale leemgrond (3-8) neemt van het Circae-Alnetum tot het Pino-Quercetum de vochtigheid af van zeer vochtig tot zeer droog en parallel daarmee het aandeel der houtfungi. Nog armer is het bosbessen-dennenbos (Vaccinio myrtilli-Pinetum), maar dit komt waarschijnlijk mede door het vrijwel ontbreken van loofbomen. Het armst is het dennenbos op

hoogveen (rijsbes-dennenbos of *Vaccinio uliginosi*-*Pinetum*).

Opvallend is de verhouding tussen zwaarhoutfungi en lichte houtfungi. Deze is veel groter in de loofbossen (1-7) dan in de gemengde bossen (8 en 10) en het kleinst in de pure naaldbossen (9 en 11). Jansen (1982, tab. 1) komt tot dezelfde resultaten bij vergelijking van Drentse eikenbossen (vier typen) en naaldbossen (vier typen). Dit heeft dus niets te maken met een eventueel intensievere bosbouwkundige exploitatie van naaldbossen in Nederland. Blijkbaar is hout van naaldbomen ongunstiger voor houtfungi dan hout van loofbomen en dan vooral het zware hout. Desalniettemin is behoud van dood hout in naaldbos ook in ons land van groot belang, omdat het voor een groot deel andere soorten herbergt dan loofbos.

### Samenvatting en conclusies

De vertering van dood hout geschiedt voornamelijk door schimmels (fungi). De snelheid hangt vooral af van de houtsoort en van het watergehalte van het hout. Op alle dode hout treedt een successie op van verschillende soorten fungi die elkaar in een vaste volgorde aflossen bij de vertering, waardoor drie fasen te onderscheiden zijn, een beginfase, een optimale fase en een eindfase. Niet alleen de fase (graad van vertering) bepaalt welke schimmels aanwezig zijn, ook de houtsoort en het algemene milieu: bodemvochtigheid, bodemvruchtbaarheid, dicht of open bos. Verder is er verschil tussen schorsfungi en houtfungi, tussen licht (dun) en zwaar (dik) hout, tussen staande en liggende stammen. Hout van loofbomen is rijker aan soorten dan dat van naaldbomen. Zeer zure, zeer natte en zeer droge bodems zijn minder gunstig voor de meeste houtfungi. Door de grote verscheidenheid aan soorten en hun uiteenlopende milieueisen is het voor de diversiteit van de paddestoelenflora op hout van belang zo veel mogelijk milieutypen onder natuurbescherming te stellen. Het is nodig bosteeltsystemen te ontwerpen met voldoende elasticiteit om aan deze organismen meer nissen en microhabitats te bieden dan de huidige systemen doen, zoals impliciet door Hendriks en De Lange (dit nummer) wordt bepleit. Door de korte levensduur van de saprophyten is het nodig dat er steeds weer opnieuw dood hout tot hun beschikking komt. Vertaald in voor het natuurbehoud gewenst beheer betekent dit dus dat het ongunstig is om alle bomen te kappen voor zij van nature sterven, om dode (liggende en staande) stammen te verwijderen en om op grote schaal te sprokkelen. Vooral de fungi van het dode zware hout moeten een kans krijgen; met name staande en liggende stammen (stobben en stronken hebben andere fungi). Zij zijn het meest bedreigd. Er dient met kracht naar gestreefd te worden om van alle natuurlijke

en halfnatuurlijke bostypen in Nederland bepaalde percelen als absoluut reservaat te behandelen, waar dus alle bomen van nature kunnen sterven en het dode hout blijft liggen. Ook voor de cultuurbossen van naaldbomen (met name groveden, douglas, fijnspar en lariks) geldt dit. Uiteraard kunnen zij dan niet als absoluut reservaat beheerd worden: alle verjonging van loofbomen zal voor dit doel in deze percelen steeds verwijderd dienen te worden. Als basis voor de keuze van percelen kan het beste de bostypologie volgens de associaties van de Frans-Zwitserse school dienen, omdat deze associaties zowel door de houtsoorten bepaald worden als door alle kruiden en mossen, waardoor zij ook een getrouwe afspiegeling vormen van alle relevante milieufactoren. Deze reservaten mogen in niet te kleine bossen liggen in verband met de vereiste luchtvochtigheid en beschutting tegen de wind. Al naar het bostype (open-dicht, nat-droog, wel of geen struiklaag) valt te denken aan bospercelen van minimaal 20-500 hectare. De strikte reservaten in het centrum daarvan kunnen veel kleiner zijn, minimaal 5-20 hectare.

### Literatuur

- Barkman, J. J. 1960. De paddestoelenflora in Midden-Drenthe in het droge jaar 1959. *De Lev. Nat.* 63: 77-85.
- Barkman, J. J. 1976. Terrestrische fungi in jeneverbesstruwelen. *Coolia* 19: 94-110.
- Jahn, H. 1962. Pilzbewuchs an Fichtenstümpfen (*Picea*) in westfälischen Gebirgen. *Westfäl. Pilzbr.* 3: 100-122.
- Jahn, H. 1968. Das Bisporetum antennatae, eine Pilzgesellschaft auf den Schnittflächen von Buchenholz. *Westfäl. Pilzbriefe* 7 (3/4): 41-47.
- Jahn, H. 1979. Pilze die an Holz wachsen. Busse, Herford. 268 p.
- Jansen, A. E. 1981. The vegetation and macrofungi of acid oakwoods in the North East Netherlands. Diss. Wageningen. 131 p.
- Jansen, A. E. 1982. Bosbouw en energie: ecologische aspecten, III, De Mycoflora. *Ned. Bosbouw tijdschr.* 54 (7/8): 237-239.
- Käärik, A. A. 1974. Decomposition of wood. In: C. H. Dickinson & G. J. F. Puch, *Biology of plant litter decomposition*, vol. 1: 129-174. Acad. Press. London-New York.
- Lang, G. E. & R. T. T. Forman. 1978. Detrital dynamics in a mature oak forest: Huteson Memorial Forest, New Jersey. *Ecology* 59 (3): 580-595.
- Runge, A. 1975. Pilzsukzession auf Laubholzstümpfen. *Zeitschr. f. Pilzk.* 41: 31-38.
- Runge, A. 1978. Pilzsukzession auf Kiefernstümpfen. *Zeitschr. Mykol.* 44: 295-301.
- Satchell, J. F. 1969. Feasibility study of an energy budget for Meathop Wood. ms. n.p. Voordracht: Symposium on the productivity of the forest ecosystems of the world. Brussel 1969.
- Vries, B. W. L. de. 1973. Schimmels op jeneverbes. *Coolia* 16: 106-109.
- Vries, B. W. L. de. 1976. Over de oecologie van houtbewonende schimmels op *Juniperus communis*. *Coolia* 19: 118-124.