

De betekenis van dode bomen voor hogere planten

The importance of dead trees for vascular plants

S. van der Werf

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum

Inleiding

Vanuit het natuurbeheer bestaat er behoefte aan een herwaardering van de functie van dood hout. Voor het bestuderen van de betekenis van dode bomen voor het bosecosysteem moeten we, zoals zo vaak, uitwijken naar het buitenland, omdat in eigen land hoogstens in een niet-exploiteerbaar moeras e.d. nog enige kansen c.q. boomstammen liggen. Eigen waarnemingen hebben dan ook vooral betrekking op oerwoudresten in N.W.-Duitsland (Neuenburger Urwald, Hasbruch, Baumweg), Polen (Bialowieza), Oostenrijk (Rothwald), Frankrijk (Fontainebleau) en Joegoslavië (Kočevje). Verder nog bossen langs de Rijn ten zuiden van Straatsburg en bij Stockstadt, bij Lenggries (Isar) en incidenteel elders. In eigen land bleven de waarnemingen vrijwel beperkt tot N.W.-Overijssel. Ongetwijfeld zouden bij gericht zoeken (wat veelal niet gebeurde) meer incidentele waarnemingen zijn gedaan, maar de oogst van zovooreerst is zeer mager.

De literatuuroogst blijkt eveneens nogal mager te zijn. Dit wordt wellicht nog versterkt, doordat in de (Wageningse) bosdocumentatie geen ingang blijkt te bestaan voor dit onderwerp. Het vinden van literatuur wordt dan een kwestie van toeval en inventiviteit. Het Neuenburger Urwald is het best gedocumenteerd dankzij vaak uitvoerige beschrijvingen van Nitzschke (1932), Barkman & Groenhuijzen (1965), Londo (1977) en Koop (1981). Hierdoor is ook enige vergelijking in de tijd mogelijk, al ontbreken kwantitatieve gegevens vrijwel en zijn de invalshoeken alle verschillend. Andere literatuur heeft vooral betrekking op N.O.-Noord-Amerika en de Alpen, met vaak een geheel ander klimaat. De resultaten lopen dan ook vaak sterk uiteen.

Volledigheidshalve bespreken we ook kort de rol van levende bomen voor hogere planten. (De beperking "hogere" wordt korthedshalve verder weggelaten.)

Begroeiing van levende bomen

De meest voorkomende en opvallende relatie wordt gevormd door de groep van lianen. Deze wortelen nor-

"Death is a part of life . . ." (Johnson & West, 1973)

Summary

At first a brief survey is given of the role of standing trees, living or dead, as a substratum for plant species. Then fallen trees are discussed in this respect, mainly windfalls. Some 70 windfalls were investigated in a few Dutch peatbogs and in oak-hornbeam and oak-beech forests in ancient woodland reserves in NW-Germany. Three microsites are distinguished: bole, mound and pit, with 80, 27 and 16 species respectively. Of these 57 were confined to the boles, 7 to the mounds and 9 to the pits, whereas 23 species occurred in 2 or 3 microhabitats.

Many of these species are also found in the surrounding "undisturbed" woodland. On the other hand several species belong to drier, wetter, poorer or richer vegetation types, depending on the starting point. (A given tree can be a relatively moist microhabitat in a dry wood, but the same tree can constitute a dry place in an alder carr.) Also species of cut-over dries or non-forest communities, e.g. marshland species in pits, may establish.

Topographical transitions are thus superimposed by microgradients resulting in an enlargement of the number of microhabitats, often in more than one ecological direction. The possible number of species will increase by the log-mound-pit system, and so does their flexibility in case of fluctuations in environmental factors. Boundaries between vegetation types tend to become obscured by these small scale transitions in a more natural woodland, which makes classification more complicated than in heavily managed woodlands.

Few, if any, species in Western Europe are completely depending in their existence on these microsites, but the latter are nevertheless so important, that several species have become rare now because of the missing of suitable microhabitats in our present forest management system. It is therefore and for badly needed further investigations, desired to establish a system of strict woodland reserves in the various forest types in The Netherlands.

maal in de grond, en gebruiken de boom (zowel levend als dood) alleen als steunpunt om zich naar het licht te werken. Dit kan gebeuren middels hechtwortels: klimop (*Hedera helix*), hechtranken: de bij ons alleen plaatselijk verwilderde wilde wingerd (*Parthenocissus quinquefolia*), gewone ranken: heggerank (*Bryonia dioica*), rankende bladstelen: bosrank (*Clematis vitalba*), of windende stengels: hop (*Humulus lupulus*), haagwinde (*Calystegia sepium*), kamperfoelie (*Lonicera periclymenum*), heggeduizendknoop (*Polygonum dumetorum*), vanaf België zuidwaarts ook spekwortel (*Tamus communis*).

Uiterst zelden vinden we een minder vrijblijvende relatie, nl. de op de wortels van els, populier, wilg, hazelaar enz. parasiterende schubwortels. De "gewone" schubwortel (*Lathraea squamaria*), in rivierbegeleidend of ravijnbos, is bij ons nu uitgestorven, de zeer fraaie purperen schubwortel (*Lathraea clandestina*), te vinden op zeer natte plaatsen, is bij ons alleen adventief aangetroffen. Enigszins verwant is het stofzaad (*Monotropa hypopithys*), dat in twee ondersoorten parasiteert op mycorrhiza van resp. beuken en naaldbomen. Bekender en opvallender is de halfparasiet maretakken of vogellijm, "mistletoe" (*Viscum album*), die van verre zichtbaar in de kronen voorkomt van vooral populieren, maar ook wel van appels en soms andere bomen, ten zuiden van de lijn Boulogne-Brussel-Valkenburg (voorts o.a. bij Wageningen en Nederhemert). Andere (onder)soorten leven in M.- en O.-Europa op zilverden en groveden.

Levende bomen in het bos als simpele dragers van "gewone" planten spelen bij ons geen rol van betekenis. Een uitzondering geldt voor knotwilgen (*Carriere & Van der Werf 1976*), maar deze vallen grotendeels buiten het boskader. Vaak blijft het bij hier of daar een eikvaren (*Polypodium vulgare*), meestal op eik zoals dat behoort. In een vochtiger atlantisch klimaat, zoals in Wales en Ierland, is dit verschijnsel frequenter. Vlak over onze grens vinden we dit in het Neuenburger Urwald, waar de eikvaren tot 10 m hoog aan de bomen "kleven". Smalle stekelvaren (*Dryopteris carthusiana*), hoewel zelden, kan er 3 m halen, en bosklaverzuring (*Oxalis acetosella*) tot 2,5 m. Zelfs een hygrofyt als heksenkruid (*Circaea lutetiana*) komt op stammen voor, zij het alleen aan de basis (*Barkman & Groenhuijzen 1965*). De eik met zijn gegroefde schors leent zich daar het beste voor, maar ook scheefstaande beuken kunnen begroeid zijn (*Londo 1977*).

In zware gaffels van verschillende bomen, deels ontstaan na knotten ("Armelechterbuchen", "Kopfhainebuchen") komt klaverzuring in dichte moskussens ook hogerop voor, evenals wijfjesvaren (*Athyrium filix-femina*). *Nitzschke (1932, in Koop 1981)* beschrijft dit nog als een algemeen verschijnsel, maar nu is dit veel zeldzamer geworden. *Koop* schrijft dit toe aan het dich-

ter worden van het bos en het sterven van door oude beheersvormen ontstane sterk vertakte bomen. In het laatste geval is overigens sprake van een min of meer horizontale micro-standplaats, waar zich in moskussens voldoende humus heeft opgehoopt met een redelijke vochtvoorziening. Bodemkundig zouden we kunnen spreken van een soort "veraarding". Hetzelfde zien we aan de voet van bomen, maar daar is dan al een overgang naar de normale bodem.

Dode staande bomen

Bij dode bomen lijkt de rol op het eerste gezicht niet groter. Dat is echter moeilijk te beoordelen. Dode bomen worden ten onzent als regel snel verwijderd, deels in tegenstelling met bijv. Engeland (duizenden dode iepen!). Als er al dode bomen langer blijven staan, is dat meestal het gevolg van dunningsachterstand, waarbij jonge boompjes het moeten afleggen tegen concurrentie van soortgenoten (of soms van een sneller groeiende menghoutsoort, zoals groveden tegen Amerikaanse vogelkers!). Deze dunne bomen spelen echter nog geen rol als standplaats voor planten. De factor tijd is zeer belangrijk.

Het aantal dode staande bomen kan sterk variëren, o.a. afhankelijk van de ontwikkelingsfase van het bos. De kroon breekt er vaak eerder uit, zodat bijv. *Koop (1981)* per hectare 118 m over 12 stammen verdeeld vond, dus gemiddeld slechts 10 m. Door uitdroging valt de schors al gauw af, waarna het hout min of meer (droog) geconserveerd wordt. De reeds begonnen afbraak kan tot stilstand komen tot de bomen, soms na 30-40 jaren, neervallen (*Käärik 1974* deels gebaseerd op *Jahn 1968*). Wij vonden zelf in de Alpen (*Engadin, Vorderrhein*) dit jaar vele skeletten van verdroogde bomen, zowel staand als liggend, helemaal gebleekt en zonder enige begroeiing (of alleen lichenen). De liggende hingen meestal op enige afstand boven de grond, steunend op de daar vaak dichte betakking, zodat het effect vergelijkbaar was. In gebieden met meer storm en regen blijven echter minder bomen dood staan, en minder lang.

Koop (1981) vond in vermolmd hout van staande boomlijken "vaak planten, die elders in het bos niet voorkomen: muursla (*Mycelis muralis*), bergbasterdwederik (*Epilobium montanum*) en wilgeroosje (*Chamaenerion angustifolium*)", naast wijfjesvaren en witte klaverzuring, die we ook op levende bomen al tegenkwamen. Hoewel we de eerste twee daar sporadisch op liggende stammen vonden en de derde nog wel eens op opgewipte kluiten, ging het daarbij waarschijnlijk bijna steeds om min of meer horizontale molmstukken op geringe hoogte. Op verticaal dood hout komen o.i. nauwelijks planten voor. Wel kan het van onderaf overgroeid worden door lianen (klimop, bosrank), die

door hun gewicht en de beschutting tegen uitdroging en conservering de afbraak enigszins kunnen bevorderen.

Dode liggende bomen

Over de voor afbraak benodigde tijd wordt zeer uiteenlopend bericht, wellicht mede afhankelijk van de criteria, maar o.i. toch vooral van het klimaat. Faliński (1976) komt na 10 jaar successieonderzoek tot 20-30 jaar na omvallen (waarbij bijna de helft toen al dood was). Uit andere gebieden worden zowel kortere (Engeland 8-9 jaar, atlantisch) als veel langere tijden (New York, 70 jaar, droog, continentaal) vermeld (Käärik 1974, Stone 1975). Uit Oostenrijk wordt voor fijnspar en zilverden 100-150 jaar opgegeven, waartegenover de beuk zeer snel wegtrot (Mayer e.a. 1972).

Opvallend is de relatieve schaarste aan geheel vermolmd, of zelfs dichtbegroeide en halfvermolmd stammen in Neuenburg, zulks in tegenstelling tot 1965. Anderzijds vonden we in 1982 veel meer weinig of niet vergane stammen, vermoedelijk van de orkanen van 1972 en latere wellicht min of meer aansluitende windworpen. De resten van 1965 zouden kunnen dateren uit de oorlog, toen er in de omgeving veel gekapt is.

Het bekendste voorbeeld van begroeiing op dode boomstammen is dat van de lijnvormige natuurlijke verjonging van fijnspar (*Picea abies*) ("Leichenverjüngung") o.a. uit het Schwarzwald (Dieterich e.a. 1970), Oostenrijk (Zukrigl e.a. 1963, Mayer e.a. 1972), Bialowieza (Faliński 1976) en eigen waarnemingen aldaar, in Slovenië en in het Engadin. Dit trekt des te meer de aandacht, omdat in eroundliteratuur steeds weer de geringe natuurlijke verjonging vooral in oude opstanden wordt genoemd, waarbij dan nog de beuk (*Fagus sylvatica*) zijn aandeel – voor zover aanwezig – steeds uitbreidt. Echter: het boomlijk als standplaats lijkt weinig stabiel, zodat na 1-2 m groei vaak breuk of omval voorkomt.

Mayer e.a. (1972) vonden in het oerwoud Neuwald 1,5 maal zo veel fijnsparverjonging per m² op hout als op de grond, en bij zilverden (*Abies alba*) zelfs viermaal zoveel. Zou het ontbreken van voldoende dood hout mede een verklaring kunnen zijn voor de veelvuldige teruggang van de zilverden? Bij de beuk was deze verhouding slechts 0,4, maar die verjongt zich meestal toch wel. Overigens vonden wijzelf vaak rijenverjonging van beuk op omgevallen zilverden in het oerwoud van Kočevje, Z.-Slovenië (Van der Werf 1968).

Van andere bomen en struiken zijn weinig vermeldingen. In Neuenburg vonden we alleen haagbeuk (*Carpinus betulus*), soms al enkele meters hoog, en verder vooral framboos (*Rubus idaeus*) en ook lijster-

bes (*Sorbus aucuparia*) en soms braam. In Hasbruch dezelfde soorten en nog zwarte els (*Alnus glutinosa*) en meidoorn (*Crataegus monogyna*). In Baumweg vonden we tijdens een kort bezoek alleen lijsterbes. In moerasbos van de Otterskooi (N.W.-Overijssel) zijn lijsterbes en braam (*Rubus fruticosus*) de belangrijkste soorten, met daarnaast zwarte bes (*Ribes nigrum*) en sporkehout (*Frangula alnus*). Op permanent natte stammen, die in het water liggen, komen veel minder houtige gewassen voor, alleen wat lijsterbes, zachte berk (*Betula pubescens*) en els. De stammen zijn hier echter zelden dikker dan 1-2 dm, wat dus weinig plaats en tijd biedt. Naar verhouding de rijkste oogst kwam uit een Essen-lepenbos (*Fraxino-Ulmelum*) bij Stockstadt am Rhein, waar we op slechts 4 omgevallen bomen esdoorn (*Acer pseudo-platanus*), es (*Fraxinus excelsior*), rode aalbes (*Ribes rubrum*), vogelkers (*Prunus padus*), bosrank en meidoorn vonden.

Het verschijnsel van op rijen verjongen moet niet worden verward met een andere vorm van lineaire "verjonging". Op permanent vochtige plaatsen, zoals in elzenbroek, kunnen de zijtakken van omgevallen nog levende bomen gewoon doorgroeien en daarbij zonedig omhoog krommen, terwijl ook slapende knoppen kunnen uitlopen. Hierdoor kunnen rijen individuen van dezelfde soort ontstaan, van enkele tot soms meer dan 10. De oude stam zakt daarbij vaak deels in de slappe grond weg. In de Otterskooi vonden we dit heel sterk bij grauwe wilg (*Salix cinerea*) en vrij sterk bij eik (*Quercus robur*) en es. Een onderaan 15 cm dikke eikestam (tak) bleek ca. 15 jaar oud te zijn, met de breedste jaarring halverwege van 8 mm. Bij berk is dit niet te vinden en bij els slechts sporadisch: die is hier bij het omvallen meestal al dood (hier is ook successie gaande!). Wel slaan els, zachte berk en lijsterbes incidenteel op uit de wortelmasse van inmiddels dode bomen.

In wilgenbossen, zoals in de Biesbosch en bij Voorst, zakt de oude stam niet weg. Anderzijds kunnen takken ook verder van de stam weer jonge bomen vormen, als ze ergens in de grond komen en wortelen. Dit beeld is veel onoverzichtelijker. De grens tussen leven en dood wordt op deze wijze minder evident.

De kruidlaag op boomlijken is veel soortenrijker, maar veel minder gedocumenteerd. In Neuwald is de eerste 10-30 jaar in een dicht tapijt van "zure" mossen alleen veel klaverzuring te vinden en wat stekende wolfsklauw (*Lycopodium annotinum*) (Mayer e.a. 1972). Middelloude kadavers zijn al minder zuur, basenrijker, met o.a. veel smalle stekelvaren en schaduwkruiskruid (*Senecio fuchsii*). Op oudere sterk vergane lijken met klaverzuring, muursla, boshavikskruid (*Hieracium sabaudum*) en veel minder acidofielen wordt het verschil met de omgeving steeds kleiner.

Barkman en Groenhuijzen (1965) beschrijven de successie in vijf stadia, waarbij na vele mossen tegen het einde van het derde stadium de eerste hogere planten optreden. Op sterk vermolmden stammen van het vierde stadium worden dat er vele, waarvan er negen worden genoemd, waaronder het zeer zeldzame klein heksekruid (*Circaea alpina*). Koop (1981) noemt 20 soorten met name, maar wellicht zijn het er meer, omdat hij enkele malen slechts in algemene zin naar vertegenwoordigers van bepaalde soortengroepen verwijst. Zelf vonden we op 14 onderzochte stammen 28 kruiden (1-10 soorten per stam, gemiddeld 4).

In het Gierstgras-Beukenbos (*Milium-Fagetum*) is, naast gierstgras (*Milium effusum*) zelf en klimop, vooral witte klaverzuring algemeen op stammen of (vooral beuk) alleen in gaffels. Dit zijn normale soorten voor dit bostype, evenals het sporadische dalkruid (*Maianthemum bifolium*). De smalle en hier veel algemenere brede stekelvaren (*Dryopteris dilatata*) vindt men meestal in armer bos. Dit geldt nog veel sterker voor bosbes (*Vaccinium myrtillus*), die in tegenstelling tot 1965 (Barkman & Groenhuijzen) slechts een enkele keer werd aangetroffen. De vermoedelijke reden is de grote verschuiving van sterk verrotte (en dan sterk zure!), naar vrij recent omgevallen bomen. De grote brandnetel (*Urtica dioica*) is daarentegen een zeer nitrofiel element.

In het Eiken-Haagbeukenbos (*Stellario-Carpinetum*) is het assortiment groter en gevarieerder. Gierstgras en klaverzuring zijn ook hier de algemeenste soorten. Heksenkruid en wijfjesvaren duiden de rijkere en vochtiger standplaats aan, waarbij stekelvaren hier relatief nog armer aandoet. Opmerkelijk is in Neuenburg de frequentie van de zeldzame en niet op de vlakke grond voorkomende smalle beukvaren (*Thelypteris phegopteris*), vrijwel de enige soort die voor zijn bestaan helemaal afhankelijk lijkt van boomstammen en wortelkluiten.

In de natste delen van Hasbruch, Alno-Padion met min of meer bewegend water, zijn wijfjesvaren het algemeenst. Evenals grootbloemmuur (*Stellaria holostea*) en – nog steeds – witte klaverzuring en gierstgras komen deze hier nauwelijks of niet meer op de grond voor. Ruwe smele (*Deschampsia cespitosa*) en kruipbaterbloem (*Ranunculus repens*) zijn de normale vochtplanten; hondsdraf (*Glechoma hederacea*), kleefkruid (*Galium aparine*), robertskruid (*Geranium robertianum*) en reuzezwenkgras (*Festuca gigantea*), enigszins nitrofiel Alno-Padion-soorten. Kamperfoelie en vooral smalle stekelvaren doen hier wat "arm" aan.

In het Wintereiken-Beukenbos (*Fago-Quercetum petraeae*) van Baumweg komt de armoede van de bodem ook in de begroeiing van de boomlijken tot uitdrukking, met bosbes, bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*), dalkruid, zevenster (*Trientalis europaea*) en brede ste-

kelvaren. Wilgeroosje geldt hier als normale kapvlakte-soort, maar klimop en witte klaverzuring zijn als iets "rijkere" soorten te beschouwen. De hier algemene adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*) vestigt zich niet. Op het enige aangetroffen boomlijk van het Reichswald (zelfde bostype) werd alleen stekelvaren gevonden.

Op vier stammen in Essen-Iepenbos langs de Bovenrijn vonden we 14 kruiden, waaronder verscheidene gewone (blauwsporig bosviooltje (*Viola reichenbachiana*), klimop, boszegge (*Carex sylvatica*), drienermuur (*Moehringia trinervia*), robertskruid) tot meer nitrofiel (hondsdraf, ruw beemdgras (*Poa trivialis*), kluwenzuring (*Rumex conglomeratus*), kleefkruid, klein springzaad (*Impatiens parviflora*), reuzebalsemien (*L. glandulifera*), grote brandnetel) soorten van dit bostype. Stinkende gouwe (*Chelidonium majus*) en kruipbaterbloem zijn meer nitrofiel zoomplanten, resp. droog en juist vochtig. Wilgeroosje is een kapvlakte-element, maar van armere bossen, veldzuring (*Rumex acetosa*) van corresponderend hooiland. Opvallend was het voorkomen van moeraskers (*Rorippa islandica*), moeraswalstro (*Galium palustre*), blaartrekende boterbloem (*Ranunculus sceleratus*) en kattenstaart (*Lythrum salicaria*), alle moerasplanten die niet in het bos voorkwamen. Ze groeiden op een 1,5 m boven het water hangende eik.

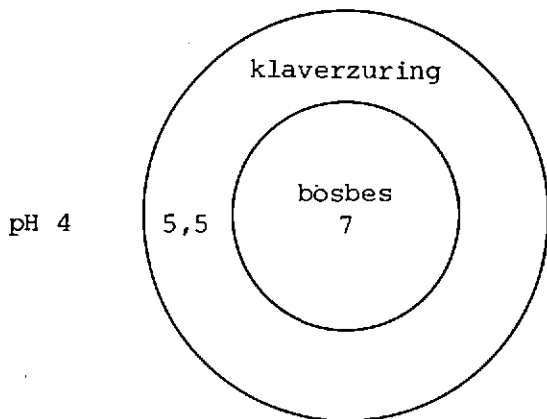
In de Otterskooi waren er in de zomer van 1982 van 33 onderzochte stammen 25 begroeid met 20 verschillende kruiden (1-6 per stam). De op de oppervlakkig vaak wat drogere veengrond liggende stammen zijn vooral met brede (en smalle) stekelvaren en rankende helmbloem (*Corydalis claviculata*) begroeid, en verder met enkele vochtsoorten. Op permanent natte stammen, die in de brede sloten lagen, zijn veel meer soorten te vinden. Twaalf soorten werden uitsluitend hier aangetekend, vrijwel allemaal moerasplanten, die voor een belangrijk deel niet in de naaste omgeving voorkomen. Deze is nl. te droog (land) of te nat (sloot). Overigens is ook hier brede stekelvaren het algemeenst, maar voor de rankende helmbloem is het er kennelijk te nat.

Het vrij veelvuldige voorkomen van nitrofiel soorten kan in zoverre verwonderen, omdat hout een uiterst laag stikstofgehalte heeft. Rijp houtweefsel bevat 0,03-0,10% N, en C/N-quotiënten van (meestal) 350-500, bij sitkaspar zelfs 1250, worden genoemd (Käärik 1979)! Weliswaar zijn er ook bacteriën die N uit de lucht kunnen binden, maar over hun rol hierbij is weinig bekend. Houtafbrekende paddestoelen hebben een extreem economisch gebruik van N in hun metabolisme.

De plaats van een boomstam blijft herkenbaar, zolang saprophyten als witte klaverzuring, robertskruid en smalle beukvaren standhouden (Faliński 1976). Daar-

bij treedt sterke verzuring op en ontstaat een roodbruine, ligninerijke, vezelige, vochtige bosturf met zeer geringe basenverzadiging.

Een illustratie vonden we in het Hirschbachtal bij Lenggries/Isar. Een Zilverdennen-Beukenbos op dolomietkalk werd gekenmerkt door o.a. mannetjes-orchis (*Orchis mascula*), bingelkruid (*Mercurialis perennis*) en lieve-vrouwe-bedstro (*Galium odoratum*). De pH was hoog, rond 7, in een nabij beekje zelfs 8. Op de plaats van een geheel vermolmde zware stronk groeide echter bosbes, een typische wortelaar van zure humus, en de pH was dan ook niet meer dan 4. Daaromheen was een overgangszone van ca. 0,5 m breedte, waar de molm was "weggezwommen". Hier domineerde de witte klaverzuring bij een pH die ook intermediair was.



De indirecte betekenis van dood hout

Over de zijdelingse werking is weinig bekend. In de beschutting van stam en dode takken, vooral van de kroon, kan een aantal planten zich beter ontwikkelen: hoger worden, tot bloei komen. Dit kan het gevolg zijn van een zekere bescherming tegen vraat van vooral grotere grazers en knabbelaars, o.a. wilde zwijnen (Faliński 1976). Waar veel betreding is, kan de bescherming daártegen o.i. nog belangrijker zijn. Vestiging of uitbreiding van bramen, frambozen, en andere als stikstofindicatoren bekend staande planten wijst op een zekere verrijking binnen enkele jaren. Deze heeft deels betrekking op het plotselinge extra aanbod aan organisch materiaal, deels op vermelde omzetting van hetgeen al op de bodem aanwezig was, na lichtstelling.

Vlak naast een zware stam nemen enkele soorten toe, b.v. bingelkruid in het Hasbruch, groot springzaad (*Impatiens noli-tangere*) in de Otterskooi. Naast genoemde bescherming is ook te denken aan grotere vochtigheid in een druiplijn langs de stam, in combinatie met geringe verdamping. Bosrank, rankende helm-

bloem en andere klimplanten kunnen een sluier vormen tegen of over dode stammen en takken.

Anderzijds is de bodem op de plaats waar stammen liggen niet toegankelijk voor andere planten (Faliński 1976: 12-15% van de oppervlakte). Volgens hem geldt dit nog vijf tot tien jaar na volledig verval voor vele soorten, o.a. daslook (*Allium ursinum*).

Kluiten en kuilen

Een bespreking van dode bomen kan niet volledig zijn zonder het met windworpen verbonden systeem van opgewipte wortelkluiten en bijbehorende kuilen. Hierover is vrij veel bekend, vooral uit N.-Amerika (overzichten in Lyford & MacLean 1966 en vooral Beatty 1981), minder uit Europa (Faliński 1976; Koop 1981). De oppervlakte hiervan wordt zeer verschillend opgegeven: New Brunswick 36% kluit + 12% kuil (Lyford & MacLean 1966), New York 25% kluit + 25% kuil (Beatty 1981), Massachusetts 14% kluit en kuil samen (Stephens 1956), Neuenburg + Hasbruch 3,3% kluit en kuil samen (Koop 1981), Bialowieża 2% kuil (Faliński 1976). Ook de verhouding tussen kluit en kuil, voor zover aangegeven is dus sterk verschillend.

Nu kunnen kuilen door inwaaiend blad en van de kluit stortend zand weer genivelleerd worden, op bepaalde bodemtypen in twee tot drie decennia (Lyford & MacLean 1966). Gegraven kuilen bevestigden snelle accumulatie al na drie jaar. Daarentegen waait op de kluiten het blad vaak weg of het spoelt er af. Het vochtgehalte is daar vaak groter en het spoelt er af. De temperatuuramplitude veel aanzienlijk (Beatty 1981). Deze differentiatie is ecologisch van belang, o.a. voor de kieming van houtige grassen, die daarvoor bijv. vaak een relatief minerale bodem prefereren.

De hoge cijfers uit Amerika zijn zeker deels toe te schrijven aan de afmetingen van zware bomen uit het vrij recent nog aanwezige oerwoud. De nivellerende invloeden van de mens zijn hier ook veel geringer (grondbewerking, veeweide e.d.). Daarnaast zullen in het continentale N.O. van Amerika reliëfverschillen wellicht beter bewaard blijven dan in het atlantische N.W.-Europa. De boomsoort (vlak- of diepwortelaar) en de bodemgesteldheid zijn mede bepalend. Grondbewerking en hoge grondwaterstand werken windworp sterk in de hand. Herontwikkeling van fijne wortels draagt, naast het gehalte aan leem, klei of stenen, bij tot grotere stabiliteit van de kluitstellingen.

Voorts is van belang of de ontwortelde boom al dood was of nog leefde. In het eerste geval zijn ook de wortels dood en wordt er maar een geringe kluit opgewipt. We zagen al dat dit in Bialowieża op 45% van de bomen van toepassing is, tegen slechts 7% in Neuenburg en Hasbruch.

Voor houtige gewassen is de kluit vaak minstens zo

belangrijk als de dode stam. De concurrentie van de kruidlaag is er veel geringer, en de minerale bodem is beter bereikbaar. Op het hoogste deel, de kam, vinden we bij ons vooral berken, ook daar waar deze pionier in het belendende bos weinig of niet voorkomt. Aan struiken vinden we vooral framboos, een kapvlaktesoort, en lijsterbes. Ook in N.O.-Amerika vond Hutnik (1952) vooral twee soorten berk bij voorkeur op de kammen.

Rode (1955, in Lyford & MacLean 1966) meldt uit de Sovjet-Unie een groot aantal bomen op de kluiten, maar geen in de kuilen. Ervaringen bij Bled in Joegoslavië (Van der Werf 1968) op stormvlakten op 1400 m (kapvlakten waren er bij de wet verboden!) leerden dat fijnspaar zich uitsluitend verjongt op kluiten naast de kuilen, o.a. door nachtvorsten. Minder extreem zijn de verhoudingen in een bos in O.-Canada (Lyford & MacLean 1966), waar het voorkomen van bomen in kuilen verwaarloosbaar en van geringe dimensie was, en op de talrijke bulten relatief drie maal zo groot als op vlakke plaatsen.

In een bos in New York werden in 48 proefvakken 66 soorten planten gevonden, waarvan alleen de 21 minstens tienmaal voorkomende in detail werden onderzocht (Beatty 1981). Daarvan groeiden negen soorten significant meer op de 25% bulten, zeven in de 25% kuilen en maar vier op de 50% ongestoorde grond. Slechts één soort vertoonde geen voorkeur.

Intussen was een deel al eerder aanwezig, maar zou afgestorven zijn, als het niet met kluit en al boven de concurrentie was uitgetild. Overigens ontstaan in moerasbos rond de stamvoeten van normale levende bomen vaak ook al bulten met sterk afwijkende begroeiing. In natte delen van de Otterskooi bestaat ruim 90% uit zeggenrijk Elzenbroek (*Alnetum glutinosae*) met 0-10 cm diep open water, en de rest, om stamvoeten, uit een stekelvarenrijke begroeiing, die eerder naar Elzen-Eikenbos (*Lysimachio-Quercetum*) tendeert. Windworp kan dit effect versterken. Het pH-verschil over enkele dm is groot: resp. ruim 6 en ruim 4. De meeste van de 10 daar waargenomen soorten op wortelkluiten kwamen slechts incidenteel voor. Alleen rankende helmblom en brede stekelvaren waren frequent.

In Neuenburg en Hasbruch zijn 20 soorten op kluiten genoteerd (Koop 1981 en eigen waarnemingen), ten dele dezelfde als op boomstammen, zoals framboos, witte klaverzuring, gierstgras en in Neuenburg de zeldzame smalle beukvaren. Daarnaast zijn er ook soorten als dubbelloof (*Blechnum spicant*), zwarte rapunzel (*Phyteuma migrum*), bergvlier (*Sambucus racemosa*), tormentil (*Potentilla erecta*) en zandhoornbloem (*Cerastium semidecandrum*), waarvan de laatste paar overigens niet in het bos voorkomen. Sommige zijn min of meer nitrofiële kapvlaktesoorten.

De kuilen vormen in het algemeen een veel minder gunstige microstandplaats. In bossen van New York staan de kuilen in winter en vroege voorjaar alle tijdelijk onder water en komt ook sterke ijsvorming voor, waardoor kleine planten en de weinige houtige zaailingen sterk worden beïnvloed (Stone 1975). Faliński (1976) vindt de kuilen in het Eiken-Haagbeukenbos van Bialowieża een "vreemd" element in het bossysteem, waar in het begin weinig begroeiing is door onder water staan en door woelen van dieren. De successie begint dan ook met water- of moerasplanten. *Synusia* met ijle zegge (*Carex remota*) en bloedzuring (*Rumex sanguineus*) komen veel voor, maar zijn zeer veranderlijk in de tijd. Volgens waarnemingen aan één kuil was deze in 8 jaar geheel vlak geworden, waarbij de ijle zegge was verdwenen.

In het voorjaar van 1982 vonden wij in een zeer nat Eiken-Haagbeukenbos ten oosten van Verdun in, maar vooral aan de rand van kuilen met water op 10-30 cm diepte soorten uit het Elzenbroek, o.a. veel de kensoort elzenzegge (*Carex elongata*), verder andere zeggen, moeraswalstro enz. Deze kuilen zijn overigens o.i. meer afkomstig van granaatinslagen uit de Eerste Wereldoorlog dan van windworpen, en in deze zeer taaie oude klei dus blijkaar zeer persistent.

In het Noordwestduitse Eiken-Haagbeukenbos vond Koop (1981) weinig soorten, maar in het nog nattere Alno-Padion worden vaak echte moerasplanten aangetroffen, zoals moerasvergeetmijnet (*Myosotis palustris*). In het drogere Gierstgras-Beukenbos zijn alleen de kuilen nat, waardoor soorten uit beide voorgaande bostypen optreden: meestal wijfjesvaren, verder boswederik (*Lysimachia nemorum*), heksenkruid, ruwe smele, kruipboterbloem, bloedzuring. Ook niet-bosplanten komen voor, o.a. lidrus (*Equisetum palustre*), greppelrus (*Juncus bufonius*), pitrus (*J. effusus*). In andere grotendeels dichtgevallene kuilen van hetzelfde bostype vond Londo (1977) alleen speenkruid (*Ficaria verna*), en op de rand muskuskruid (*Adoxa moschatellina*). In het nog drogere Wintereiken-Beukenbos zijn weinig waarnemingen in kuilen. Koop vermeldt naast enkele mossen alleen pitrus en dubbelloof, en dan nog vnl. op de kuilranden.

In moerasbossen van N.W.-Overijssel vonden wij weinig kuilen. De bomen kunnen in deze slappe bodem al heel jong omvallen en wortelen zeer oppervlakkig. Hierdoor kan wel een hele wortelplaat worden opgewipt, maar met zo weinig diepgang, dat er nauwelijks een kuil ontstaat. Anderzijds kan bij wat grotere bomen (hier: elzen) de kuil onevenredig diep zijn, omdat de staande boom door zijn gewicht een eind in de bodem is gezakt. Met enige oplettendheid is dit wel te zien.

Samenvatting en conclusies

In totaal werden op enige van de weinige geschikte plaatsen in Nederland of vlak daarbuiten bij rond 70 windworpen 80 verschillende soorten op dode boomstammen gevonden, 27 op kluiten en 16 in kuilen. Hiervan waren er resp. 57, 7 en 9 niet op beide andere microhabitats gevonden. Anderzijds waren er slechts 4, die op alle drie werden gesignaleerd, van de in totaal 96 soorten. Bij intensiever onderzoek zouden deze getallen zeker stijgen.

In vele gevallen hebben we te maken met soorten van het omringende bostype of het daarbij behorende kapvlaktegezelschap. Daarnaast zijn er echter vaak soorten van het naast verwante drogere, nattere, armer of rijkere type, al naar gelang de uitgangssituatie. Dezelfde boom kan in een droog bos als vogtleverancier werken, en in een nat bos als heuvel, net als de bijbehorende kluit. Geheel nieuwe (micro)standplaatsen kunnen zelfs ontstaan, zoals water of althans natte plekken in kuilen, waardoor ook niet-bosplanten zich kunnen vestigen.

De microgradiënten, veroorzaakt door het systeem van boomlijken, kluiten en kuilen, zijn gesuperponeerd op de edafisch bepaalde natuurlijke overgangen en mozaïeken. Door vergroting van het aantal microstandplaatsen, vaak in meer dan één ecologische richting, neemt het aantal mogelijke soorten toe. Ook de flexibiliteit is groter: bij schommelingen of verschuivingen in het ecosysteem is de kans op zich handhaven groter. Een per standplaats verschillende soorten is min of meer aangewezen op de hierboven beschreven variatie. Afhankelijkheid in absolute zin van dit soort microhabitat bij ons waarschijnlijk nauwelijks, maar is in relatieve zin zo belangrijk, dat sommige soorten bepaald zeldzamer zijn geworden door het ontbreken van voldoende microhabitats.

De bostypologie krijgt door een en ander minder scherpe grenzen dan in goed onderhouden cultuurbossen. Dit is overigens toch meer schijn dan werkelijkheid: niet de wetmatigheid neemt af maar de overzichtelijkheid. De natuur is altijd ingewikkelder dan haar afgeleiden. De beschrijvingen zullen gedetailleerder moeten worden, en in vegetatieopnamen zullen microhabitats afzonderlijk aangegeven moeten worden.

Het is duidelijk dat de levensgemeenschap bos positief wordt beïnvloed door dode bomen en het microreliëf dat ze veroorzaken. Ook de instandhouding via natuurlijke verjonging wordt positief beïnvloed, als vestigingsplaats en in moerasgebieden ook door tijdig nieuw uitlopen. Veel is echter nog zeer onvoldoende bekend en wacht op nader onderzoek, waarbij ook het tijdsaspect (o.a. successie) aandacht moet krijgen.

Een basisvoorwaarde is echter dat de mogelijkheden daartoe in Nederland in voldoende mate in de verschillende bostypen worden gecreëerd, bijvoorbeeld in de vorm van strikte bosreservaten, zoals in andere landen al eerder is gebeurd (o.a. Dieterich e.a. 1970). Tot zolang moeten we ons behelpen met incidentele waarnemingen. Bijdragen van lezers met rechtstreekse gegevens of met plaatsaanduidingen zijn daarbij welkom. De noodzaak van een dergelijke oproep is eigenlijk beschaamd, maar we zouden wel dankbaar zijn voor reacties.

Literatuur

- Barkman, J. J. & S. Groenhuijzen. 1965. De voorjaarsexcursie naar Noordwest-Duitsland. *Buxbaumia* 19 (1/2): 1-29.
- Beatty, S. W. 1981. The role of treefall and forest microtopography in pattern formation in understory communities. Thesis Cornell Univ.
- Carriere, C. & D. van der Werf. 1976. Plantegroei op knotwilgen en andere geknotte bomen. Doct. verslag Geobotanie, Kath. Univ. Nijmegen.
- Dieterich, H., S. Müller & G. Schlenker. 1970. Urwald von morgen. Bannwaldgebiete der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg. Stuttgart, 174 pp.
- Faliński, J. B. 1976. Windwürfe als Faktor der Differenzierung und der Veränderung des Urwaldbiotopes im Licht der Forschungen auf Dauerflächen. *Phytocoenosis* 5 (2): 85-108.
- Hart, G., R. E. Leonard & R. S. Pierce. 1962. Leaf fall, humus depth, and soil frost in a northern hardwood forest. U.S. Forest Serv. Northeast Forest Exp. Sta. Note 131.
- Hutnik, R. J. 1952. Reproduction on windfalls in a northern hardwood stand. *J. Forestry* 50: 693-694.
- Johnson, W. C. & D. West. 1973. Decay is a part of life in a Memorial Forest. *American Forests* 19 (8): 57-58.
- Käärik, A. A. 1974. Decomposition of wood. In: *Biology of plant litter decomposition*, vol. 1, p. 128-174.
- Koop, H. 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Wageningen 1981, 112 pp.
- Londo, G. 1977. Bossen en natuurbeheer. *Ned. Bosb. Tdschr.* 49 (7/8): 219-228.
- Lyford, W. H. & P. W. MacLean. 1966. Mound and pit microrelief in relation to soil disturbance and tree distribution in New Brunswick, Canada. *Harvard Forest Paper* 15, 18 pp.
- Mayer, H., S. Schenker & K. Zukrigl. 1972. Der Urwaldrest Neuwald beim Lahnsattel. *Centralbl. f.d. gesamte Forstwesen* 89 (3): 147-190.
- Stephens, E. P. 1956. Uprooting of trees, a forest process. *Soil Sci. Proc.* 20: 113-116.
- Stone, E. L. 1975. Windthrow influences on spatial heterogeneity in a forest soil. *Mitt. Eidgenoss. Anst. f.d. forstl. Versuchswesen* 51: 77-87.
- Werf, S. van der. 1968. Impressies van de bosbouw in Joegoslavië. Scriptie afd. Houtteelt, Landbouwhogeschool, Wageningen, 51 pp.
- Zukrigl, K., G. Eckhardt & J. Nather. 1963. Standortkundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen. *Mitt. forstl. Bundes Versuchsanst. Mariabrunn Wien*, 62.