



1

Sombere honingzwam, fijnspar

GERRIT JAN KEIZER,
MYCOLOOG/
BOSECOLOOG EN AUTEUR
EN ALS ONDERZOEKER,
ADVISEUR EN
MTA-DOCENT/
OPLEIDER VERBONDEN
AAN ARBORI & FUNGI

De in dit artikel gepresenteerde waarnemingen en conclusies zijn de uitkomst van over tientallen jaren verspreid onderzoek naar de effecten van aantasting van zomereiken door de sombere honingzwam (*Armillaria ostoyae*) in Nederland – met de nadruk op de provincies Drenthe, Overijssel, Gelderland, Utrecht, Zuid-Holland, Noord-Brabant en Limburg – en in België, Duitsland en Denemarken. Recent werden de onderzoeksdata aangevuld met veldwaarnemingen uit Polen (Bialowieza) en Litouwen.

De aanleiding voor het schrijven van dit artikel wordt gevormd door het in Bomen 26 verschenen artikel 'Eikensterfte ernst, oorzaken en beheer' van Anne Oosterbaan (2014). In zijn artikel wordt nauwelijks aandacht besteed aan de mycologische aspecten van de recent toegevoegde achteruitgang en sterfte van inlandse eiken in relatie tot vermesting, verdroging en verdichting van de bodem.



Eikensterfte en de sombere honingzwam

Een volgens een vast patroon verlopende aantasting van door vermisting en verdroging verzwakte inlandse eiken

Vermesting, verdroging en vernatting

De laatste jaren vindt in door overbemeste voerdersakkers gedomineerde provincies op arme zandgronden een door extreme ammoniakbelasting plaatselijk altijd nog toenemende nitrificatie of vermisting plaats (Arnolds, et al., 2011). De overbemesting leidt in oostelijk Nederland en Nordrhein-Westfalen tot een zo forse achteruitgang van de vitaliteit van zomereiken, dat in het Duitse grensgebied voor massale sterfte van de eiken wordt gevreesd (LWH Nordrhein-Westfalen, 2011), een fenomeen dat zich in de jaren '80 van de vorige eeuw ook bij het destijds met extreme verzuring geassocieerde 'Grosse Waldsterben' van door de sombere honingzwam aangetaste fijnsparen in het Duits-Tsjechische grensgebied voordeed (foto 01).

De bosbodem was daarbij vergeven van rhizomorfen, cambiumkillers die tot een meter per jaar kunnen groeien en zich ondergronds via wortelwortelcontact van boom naar boom kunnen verplaatsen. De op schoenveters lijkende rhizomorfen hebben een kern van witte zwamdraden (hyfen), die door een zwart melaninelaagje worden omgeven, dat ondoordringbaar is voor zuren (foto 02). Bij het passeren van het Nederlands-Duitse grensgebied van de destijds in hoog tempo naar het westen oprukkende sombere honingzwam vond

een gedeeltelijke wisseling van de oorspronkelijk voornamelijk als gastheer optredende (harsrijke) fijnspaar naar de (loozuur- of tanninerijke) zomer- en wintereik plaats.

Naast vermisting en verzuring spelen bij de sterfte van de zomereiken factoren als verdroging of droogtestress en vernatting (Oosterbaan, 2014) en de daarmee geassocieerde inklinking of verdichting (zuurstofgebrek) van de bodem een belangrijke rol, omdat de met de wortels van de eiken in symbiose levende schimmelmantels en mycelia van de ectomycorrhizasymbionten onder de paddenstoelen en zwammen of macrofungi 10-20% meer zuurstof nodig hebben dan de boomwortels (Kuyper, 1996).

Als gevolg van zuurstofgebrek in het bodemvoedselweb (of soil food web) sterven de daar deel van uitmakende ectomycorrhizavormende macrofungi als eerste, waarna de wortels onbeschermd achterblijven. Daarnaast heeft het met name met vermisting geassocieerde verdwijnen van boomsoortspecifieke ectomycorrhizasymbionten een verstoring van het evenwicht in de nutriënten- en mineralenhuishouding in de bodem als gevolg, waardoor de aanmaak van afweerstoffen in de boom (assimilatie) stagneert en wortelparasieten (eikhaas, spoelvoetcollybia) en bladparasieten (meeldauw) een kans krijgen (Keizer, 2012).



3

Eikenmeeldauw (anamorf)

Boomsoorteigen ecosysteem van de zomereik

Voor de uitgangspunten van het concept van het boomsoorteigen ecosysteem wordt naar 'De verborgen boom' (Keizer, 2012) verwezen. In dit artikel wordt met de weergave van de belangrijkste aspecten van het boomsoorteigen ecosysteem van de zomereik (*Quercus robur*) en de wintereik (*Quercus petraea*) volstaan.

Van de oorspronkelijk inheemse loofbomen staan de zomer- en wintereik op de eerste plaats van boomsoorteigen ecosystemen met de meeste van de boom afhankelijke paddenstoelen of zwammen, waarvan de boom op zijn beurt eveneens afhankelijk is. Het boomsoorteigen ecosysteem van oorspronkelijk inheemse eiken wordt gekenmerkt door een totaal van 98 soorten met de boom geassocieerde macrofungi, waarvan 90 ectomycorrhizasymbionten en saprotrofe en (necrotroof) parasitaire soorten exclusief aan beide eiken zijn gebonden. Van de ectomycorrhizasymbionten leven 55 soorten exclusief samen met de zomer- en wintereik. Daarnaast delen beide eiken 69 soorten met de beuk (*Fagus sylvatica*).

Van de saprotrofe paddenstoelen en zwammen zijn 30 soorten exclusief aan beide eiken gebonden. En van de (necrotroof) parasitaire macrofungi zijn er vijf exclusief met zomer- en wintereik geassocieerd, waarvan er één, de biefstukzwam (*Fistulina hepatica*), tevens op tamme kastanje (*Castanea sativa*) voorkomt.

Mycologische aspecten van eikensterfte

Als het eerste blad zich aan de eiken ontwikkelt, worden veel eiken in eerste instantie door rupsen van met name de kleine wintervlinder (Oosterbaan, 2014) en/of van de grote wintervlinder en de eikenspanner aangevreten. In tweede instantie, als het tanninegehalte in het blad toeneemt, volgt vaak volledige ontbladering door de eikenprocessierups.

De eiken reageren daarop met het activeren van

het sint-janslot. In de lucht en in de bladknoppen van het secundaire blad zijn overwinterde sporen van de anamorf of ongeslachtelijke voortplantingsvorm van de eikenmeeldauw (*Microsphaera alphitoides*) aanwezig (foto 03), die er door de verminderde afweer van het blad in slagen om de bovenzijde van het blad met hyfen en sporen af te dekken en het blad via de bladmondjes binnen te dringen, waardoor de geïnfecteerde bladmondjes worden afgesloten en de fotosynthese gedeeltelijk stagneert. Als de eik daarnaast ook nog te lijden heeft van hitte en/of langdurige droogtestress en als gevolg hiervan vervroegd in een rusttoestand geraakt en het bladgroen zo veel mogelijk uit het blad terugtrekt, slaat de schimmel pas echt toe en zijn aangetaste eiken op afstand te herkennen aan hun wit bestoven bladeren.

Om schimmelweefsel en sporen te vormen, onttrekken de zwamdraden suikers aan het blad, waardoor boven op de honderd procent, die al door volledige kaalvraat verloren is gegaan, nog eens tot dertig procent van de door het sint-janslot geproduceerde energie niet meer voor de boom beschikbaar is. De eik zal in dat jaar (meestal) afzien van reproductie en de resterende energiereserves in de vorm van zetmeel in de mergstralen en zo laat mogelijk in de stamvoet en de wortels opslaan, om te voorkomen dat de ectomycorrhizasymbionten een extra aanslag op de toch al mankerende koolhydratenreserves kunnen doen om (voortijdig) vruchtlichamen te vormen. Onder deze omstandigheden kan de symbiotische relatie tussen de ectomycorrhizasymbionten en de boom van gebalanceerd parasitisme in eenzijdig parasitisme van de kant van de symbiont overgaan. Het onthouden van suikers aan de mycelia van de symbionten zorgt op zijn beurt weer voor een (tijdelijk) slechtere bescherming van de boomwortels tegen aanvallen van parasieten met door de schimmel geproduceerde antibiotica en fungiciden en voor een verminderde aanvoer door de symbionten van voor het assimilatieproces noodzakelijke mineralen, waardoor minder afweerstoffen tegen bladvraat worden gevormd. Hierdoor wordt het blad het daarop volgende jaar (nog) gevoeliger voor aantasting en vraat en kan het nog minder bijdragen aan het opbouwen van energiereserves, waardoor het totale afweersysteem van de boom ernstig verzwakt. Wanneer deze cyclus zich gedurende een aantal opeenvolgende jaren voltrekt, zal de veerkracht van de eiken zodanig afnemen, dat de bomen uiteindelijk niet kunnen overleven en



4A

Zomereik, maaischade worteldoek asfalt



4B

Zomereik, honingzwam primaire bastbeeld

zullen ze zich als laatste stuip trekking alsnog via noodbloei trachten te vermeerderen en verspreiden, waarbij zeventig tot tachtig procent van de eikels, die normaal gesproken een energiereserve voor vijf jaar meekrijgen, loos of steriel is (foto 08), waardoor de reproductie bijna volledig stagneert (Keizer, 2012).

Onder dergelijke omstandigheden kan de met rhizomorfen in de bodem aanwezige sombere honingzwam gemakkelijk toeslaan.

Voor uitgebreide informatie over de aan vermeting gerelateerde achteruitgang en sterfte van zomer- en wintereiken in relatie tot de aantasting door de sombere honingzwam wordt naar de pagina's 59-61 en 71 in 'De verborgen boom' (Keizer, 2012) verwezen.

Sombere honingzwam en zomereik

De aantasting van zomer- en wintereiken door de sombere honingzwam verloopt volgens een vast patroon. Infecties door het mycelium en/of de rhizomorfen van de sombere honingzwam treden met name daar op waar straat- of laanbomen en bomen in berm, parken of langs bos- en voet- of fietspaden (te) dicht op de vaak op latere leeftijd

van de boom aangebrachte verharding in stedelijk gebied en het buitengebied staan. De hierdoor ontstane verdichting van en het zuurstofgebrek in de bodem heeft sterfte van de wortels aan de verdichte zijde als gevolg. Daarnaast spelen maaischades aan wortelaanzetten en de stamvoet in berm en langs paden in parken een belangrijke rol als invalspoort voor de sporen en rhizomorfen (foto 04a).

De afgestorven wortels worden vervolgens door 'slappend' in de bodem aanwezige rhizomorfen gekoloniseerd, die in het cambium en de houtvaten uitgroeien en na verloop van tijd voor primaire bastworp aan de stamvoet zorgen. De eik reageert hierop met de vorming van wondweefsel (callus) met een glad oppervlak, dat de stamvoetwond vanaf de zijkanten overgroeit, waarbij een verticale 'naad' in het midden overblijft (foto 04b). Achter het onvolledig gesloten wondweefsel blijven het mycelium en/of de rhizomorfen actief, waardoor na verloop van tijd secundaire 'bastworp' optreedt. Op foto 05a en 05b is te zien hoe zich de primaire en secundaire bastworp in vijf jaar tijd bij een met een beschadigde wortelkluut verplaatste zomereik heeft ontwikkeld (Ubels, 2014).



5A

Te verplaatsen zomereik, bastworp callus, 2009



5B

Verplaatste zomereik, secundaire bastworp spinhout, 2014



6

Zomereik, cambiumlek ('frothy flux') Armillaria, hoornaar



8

Zomereik, Armillaria, plaques eikel (noodbloei)

Als het mycelium en/of de rhizomorfen vervolgens via de stamvoet in het cambium en de houtvaten 'opstijgen', treedt stagnerend water- en nutriëntentransport met uitreding van wittig, zurig ruikend, tanninerijk schuim ('frothy flux') op als begeleidend symptoom. Op het slechts enkele uren in deze vorm aanwezige schuim foerageren insecten als vlinders, wespen, hoornaars en vliegen (foto 06). Na enkele uren verandert het schuim in zwarte lekbanen (foto 07a), die na indroging als zwarte vlekken op en tussen de bast achterblijven (foto 07b).

Dergelijke lekbanen worden soms voor een infectie met *Phytophthora ramorum* aangezien. Volgens Mefert (2014) komt deze bodemschimmel of oömyceet in ons land echter niet op zomer- en wintereik, maar wel op Amerikaanse eik (*Quercus rubra*) en beuk voor. Besmetting zou via wortelcontact met (te) dicht op deze bomen geplante geïnfecteerde rododendrons plaatsvinden. Voor een samenvatting van het aantastingspatroon wordt naar de tweede druk van het Stadsbomen Vademecum 3c (IPC, 2014) verwezen.

Na de secundaire bastworp breekt meestal het

door een zwart melaninelaagje afgedekte, een intensieve witrot veroorzakend mycelium (plaques: foto 08) het aan de buitenlucht geëxposeerde spinhout van buiten naar binnen af (foto 09a; 09b), waardoor uiteindelijk een stabiel boomlijk resteert (foto 10; 11), tenzij de rhizomorfen en/of het mycelium of de plaques tot op grote hoogte in de stam en/of de takaanzetten zijn opgestegen, waardoor uitbraak van kroondelen of kroonbreuk optreden kan (foto 12). Hierbij blijft de 'afdruk' van de rhizomorfen in het spinhout meestal gedurende langere tijd zichtbaar (foto 13). Voorafgaand aan het volledig afsterven vertoont de boom vaak noodbloei met massale productie van steriele of onvolledig ontwikkelde eikels als kenmerk. Zoals eerder werd aangegeven, is bij noodbloei 70-80% van de eikels steriel (foto 08), in een mastjaar is (meer dan) 70% fertiel. Ook de sombere honingzwam kan na sterfte en/of het kappen van de boom noodbloei vertonen in de vorm van een massale productie van vruchtlichamen op de onderstam en/of rondom de stamvoet of stobbe. Omdat de sombere honingzwam een necrotrofe of facultatieve parasiet is, vindt



7A

Zomereik, Armillaria, lekbaan



7B

Zomereik, Armillaria, lekbanen



9A

Zomereik, stamwond, Armillaria



9B

Zomereik, witrot, Armillaria



11

Zomereik, Armillaria, boomlijck

intensivering van de houtafbraak ten behoeve van de ontwikkeling van voor de sporenverspreiding over afstand noodzakelijke vruchtlichamen pas plaats als de boom (grotendeels) gestorven is of (voortijdig) wordt gekapt. Om die reden hebben Oosterbaan en de door hem benaderde beheerders van aangetaste eikenopstanden bij nog in levende zijnde eiken geen vruchtlichamen aan kunnen treffen.

Zoals Oosterbaan (2014) ook aangeeft, is het volgtijdelijk toeslaan van de eikenprachtkever (*Agrilus biguttatus*) bij verzwakte zomer- en wintereiken (foto Casus I-G) pas mogelijk na verregaande voorafgaande infecties van het cambium en de houtvaten door rhizomorfen of plaques en/of mycelium van de als primaire parasiet optredende sombere honingzwam.

Recent wordt overigens in Oost-Nederland aan de stamvoet van jonge en oude zomereiken het toenemend voorkomen van de spoelvoetcollybia (*Gymnopus (Collybia) fusipes*) geconstateerd. Bij oude eiken veroorzaakt het mycelium gedeeltelijke kroonuitval, jonge eiken sterven binnen twee tot drie jaar.



10

Zomereik, Armillaria, witrot plaques



12

Zomereik, Armillaria, uitgebroken tak frothy flux



13

Zomereik, afdruk rhizomorfen

Casus I

De casus betreft een zomereik, die 80 jaar geleden op enkele meters afstand van een geasfalteerde landweg op een landgoed werd aangeplant. Augustus 2010 werd op ooghoogte de uitbreiding van tanninerijk wittig schuim ('frothy flux') waargenomen, waarop talrijke insecten foerageerden (foto I-A). Enkele uren later was het witte schuim overgegaan in zwarte lekbanen, waarvan de sporen tot op heden op de stam aanwezig zijn gebleven. Aan de stamvoet werd het voor aantasting door de sombere honingzwam kenmerkende, na primaire bastworp ontstane gladde bastbeeld vastgesteld (foto I-B).

In 2011 trad verdergaande primaire en secundaire bastworp op (foto I-C), waarbij achter de afgevallen bast rhizomorfen werden waargenomen. Foto I-D toont de toestand van de stamvoet in 2012, foto I-E de toestand in 2013. Juli 2014 was de bast over de helft van de afstand tussen de aantasting aan de stamvoet en de plek waar het witte schuim uittrad afgeworpen, waarbij het (dode) spinhout bloot kwam te liggen (foto I-F), wat inmiddels oppervlakkig door het witrot veroorzakende mycelium is afgebroken. In het spinhout zijn 'afdrukken' van de met de bast afgevallen rhizomorfen achtergebleven (foto I-G).

Op de plek op de stam waar eerder uitbreiding van de sapstroom was opgetreden, waren nu enkele uitvliegopeningen van de eikenprachtkever aanwezig (foto I-H).



I.A

Cambiumlek, Armillaria vlinder (2010)



I.B

Zomereik, Armillaria, bastworp (2010)



I.C

Zomereik, Armillaria, bastworp (2011)



I.D

Zomereik, Armillaria, bastworp (2012)



I.E

Zomereik, Armillaria, bastworp (2013)



I.F

Zomereik, Armillaria, bastworp (2014)



I.G

Zomereik, Armillaria, witrot rhizomorfen (2014)



I.H

Zomereik, eikenprachtkever (2014)

Casus II

De casus betreft een ongeveer 100 jaar oude zomereik, die dicht op een geasfalteerde rijweg in een regelmatig gemaaide berm staat (foto II-A). Op afstand valt de boom op door een slechte bladbezetting, dode takken en vervroegd geel verkleurend blad. De aan alle zijden regelmatig aangemaaide stamvoet vertoont primaire en secundaire bastworp (foto II-B; II-C), achter de afgefallen bast zijn rhizomorfen (foto II-D) en zwarte melanineplaques aanwezig. En rondom de stamvoet worden talrijke uitvliegopeningen van de eikenprachtkever aangetroffen (foto II-E).



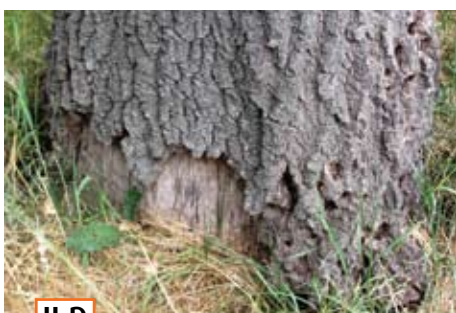
II.B

Zomereik, Armillaria, stamvoet



II.C

Zomereik, Armillaria, bastworp



II.D

Zomereik, Armillaria, rhizomorfen



II.E

Zomereik, Armillaria, eikenprachtkever



II.A

Zomereik, Armillaria, overzicht

Literatuur

- E. Arnolds, P. Bremer & R. Chrispijn (2011). Paddenstoelen als indicatoren van vermeting en verzuring in Overijssel. *Coolia* 54 (1), pagina 16-35.
- C. van Dun (2014). Leeftijdsbepaling door zwammenonderzoek. Artikel naar aanleiding van een interview van Gerrit Jan Keizer op locatie. *Bomennieuws*, zomer 2014, pagina 6-7.
- IPC Groene Ruimte (2014). *Stadsbomen Vademecum 3C. Ziektes en aantastingen*. Gedeeltelijk door G.J. Keizer geredigeerde, verbeterde en aangevulde 2e druk, Arnhem, pagina 241 (Phytophthora) en 263 (sombere honingzwam).
- G.J. Keizer (2012). De verborgen boom. Het boomsoortigen ecosysteem van onze inheemse loof- en naaldbomen. A3 boeken, Geesteren.
- Th. W. Kuyper (1996). *Mycorrhiza. Betekenis en toepassing in de boomverzorging*. Biologisch Station, Centrum voor Bodemecologie, Wijster.
- Landesbetrieb Wald und Holz Nordrhein-Westfalen (2011). *Eichenvitalität war in 2010 so schlecht wie nie zuvor. Was erwartet uns in 2011? Warn- und Informationssmeldung Forst-, Wald- und Baumschutz*. Nr. 1 / vom 18.04.2011.
- J. Meffert (2014). *Persoonlijke mededeling*.
- A. Oosterbaan (2014). *Eikensterfte ernst, oorzaken en beheer*. *Bomen* #26, pagina 12-17.
- M. Ubels (2014). *Verplaatste eik is niet te redden*. Op Keizerslanden 60.000 euro aan gemeenschapsgeld verspild. *Krantenartikel naar aanleiding van een interview van Gerrit Jan Keizer*. *De Stentor*, Deventer. Woensdag 23 juli, pagina 21-22.
- K. van Zomeren (2010). *Bomen kunnen bijna alles – maar niet zonder paddenstoelen*. Inleidend hoofdstuk naar aanleiding van een interview van Gerrit Keizer. In: *Bijzondere bomen in Nederland. 250 verhalen*. Bomenstichting, Utrecht | Boom uitgevers, Amsterdam, pagina 12-15.