



Dood stamhout vol leven: bomen als bronnen van schimmelrijkdom

Het is bekend dat dode boomstammen een belangrijke bron zijn van biodiversiteit en een essentiële rol spelen in de koolstof- en nutriëntenkringloop van bossen. Maar wat betekenen ze voor de rijkdom aan schimmels? Dat is nu onderzocht in dode stammen van acht loofboom- en zeven naaldboomsoorten. Hiervoor is gebruikgemaakt van het stamafbraakexperiment LogLife, waar sinds 2012 de afbraak van dode boomstammen wordt gevolgd. Het project loopt nog steeds door, maar hier presenteren we vast de resultaten van de schimmelmilieus en de afbraakstadia van de stammen in de periode 2012-2019. Andere organismen – zoals verschillende groepen ongewervelden, mossen en spechten – en de bijbehorende afbraak-snelheden zullen in vervolgartikelen aan bod komen.

— Frank Sterck, Shanshan Yang, Lourens Poorter, Ute Sass-Klaassen, Nico Dam, Mirjam Veerkamp, Emiel Brouwer, Mariet Hefting, Juul Limpens, Eiko Kuramae & Hans Cornelissen (Bosecologie en Bosbeheer, Wageningen University & Research)

> In 2012 hebben wij twee “bomenkerkhoven” aangelegd, te weten in een larixbos op zandige bodem op Landgoed Schovenhorst bij Putten en in een populierenbos op kleiige bodem in Hollandse Hout in Flevoland. Van acht loofboom- en zeven naaldboomsoorten zijn tien bomen (vijf voor iedere locatie) met een stamdiameter van 25±3 centimeter gekapt. De stam van elke gekapte boom is daarna in vijf stamstukken van een meter gezaagd. De in totaal vijftig stamstukken van elke boomsoort zijn vervolgens op de twee boslocaties over vijf proefvlakken verdeeld om de stamafbraak te volgen (figuur 1). De vijf herhalingen (dodestamreplica's) per locatie, proefvlak en boomsoort stellen ons in staat om stammen tussentijds op verschillende tijdstippen te oogsten. Zo kunnen we gedetailleerde informatie verzamelen over het afbraakproces en de bijbehorende organismen. Inmiddels zijn vier van de vijf stamreplica's geoogst na één, twee, vier en

acht à tien jaar. De laatste oogst staat gepland na vijftien jaar, omdat houtafbraak lang kan duren. We beschrijven de belangrijkste stamafbrekende paddenstoelen (vruchtlichamen van schimmels) over een periode van acht jaar (2012-2019, figuur 2) en de DNA-analyses van de stammonsters waarmee we de schimmelrijkdom (sporen en schimmeldraden, mycelium) in de stammen konden opsporen.

Successie van paddenstoelen

De soortensamenstelling van de paddenstoelen (met focus op *Basidiomyceten*) is in de herfst van 2012 tot en met 2019 in kaart gebracht. Door de jaren heen nam het aantal waargenomen soorten paddenstoelen gestaag toe: in totaal zijn over de acht jaar 225 soorten gevonden (figuur 3). De soortensamenstelling verschoof door de jaren heen van saprofytische pioniersoorten, zoals bijvoorbeeld de paarse korstzwam (*Chondrostereum purpureum*), via soorten met vrij forse vruchtlichamen zoals verschillende soorten zwavelkoppen (*Hypholoma* sp.), naar sterk gespecialiseerde soorten met kleinere vruchtlichamen zoals *Mycena*'s en hertenzwammen (*Pluteus* sp.) en soorten die niet met houtafbraak maar met mos geassocieerd zijn, zoals het oranje deel trechtertje (*Rickenella fibula*, figuur 2). Eenzelfde successie is bekend van waarnemingen uit andere bossen.

In ons experiment was de volgorde van successie onafhankelijk van de boomsoort. De successie verliep wel sneller voor boomsoorten met makkelijk afbreekbare stammen, zoals de es (*Fraxinus excelsior*). Het aantal paddenstoelen per stam vertoonde een minder rechtlijnig patroon: na een stijging in de eerste vier tot vijf jaar volgde een geleidelijke afname. In het algemeen (ook rekening houdend met aantallen boomsoorten) werden er op loofbomen meer paddenstoelsoorten waargenomen (met een maximum van 94 soorten op acht boomsoorten in 2017) dan op naaldbomen (met maximum van 68 soorten op zeven boomsoorten in 2019).

Houtstructuur en houtchemie

De hogere aantallen paddenstoelen op loofboomsoorten in vergelijking met naaldbomen hebben waarschijnlijk te maken met verschillen in houtstructuur en houtchemie. Loofboomsoorten vertonen een grotere diversiteit in houtstructuur (meer variatie in celtypes en houtvatgrootte, en meer parenchym (vulweefsel) in de zogenaamde houtstralen) dan naaldhoutsoorten. Dat leidt onder andere tot een betere toegankelijkheid en daardoor snellere kolonisatie van het spinhout door schimmels via grote vaten (in vergelijking met de kleine transportcellen in naaldbomen). Naast de verschillen in houtstructuur, spelen ook verschillen in houtchemie en eventuele aanwezigheid van kernhout een rol. Alle naaldbomen in deze studie, met uitzondering van de reuzenzilverspar (*Abies grandis*), vormen kernhout. Van de loofboomsoorten is de eik de enige soort die kernhout vormt. Kernhout heeft een minder open structuur en is geïmpregneerd met – afhankelijk van de houtsoort – meer of minder toxische inhoudsstoffen. Daardoor wordt kernhout minder makkelijk gekoloniseerd en afgebroken dan spinhout. Hogere nutriëntengehaltes (stikstof

en fosfor) maken de bast en het spinhout van loofboomstammen aantrekkelijk voor veel schimmelsoorten. Daarentegen zitten in de bast van naaldbomen meer fenolen en tanninen, en bevat naaldhout een hogere lignineconcentratie die bij de schimmels minder in de smaak valt. Dergelijke chemische verschillen verklaren deels de verschillen in de aangetroffen schimmelmilieus, vooral tussen soorten loof- en naaldbomen. Daardoor loopt de totale soortenrijkdom aan paddenstoelen op loofbomen en naaldbomen op tot 122 en 120 soorten in 2017 en 2019, respectievelijk na vijf en zeven jaar afbraak. De verschillen in paddenstoelengemeenschap tussen loof- en naaldbomen betekenen dat beide boomsoortengroepen samen een extra grote bijdrage kunnen leveren aan de rijkdom in paddenstoelsoorten in bossen. De resultaten bevestigen het idee dat verschillende boomsoorten met een diversiteit aan houtstructuren niet alleen gedurende het boomleven maar ook daarna tot meer biodiversiteit leiden.

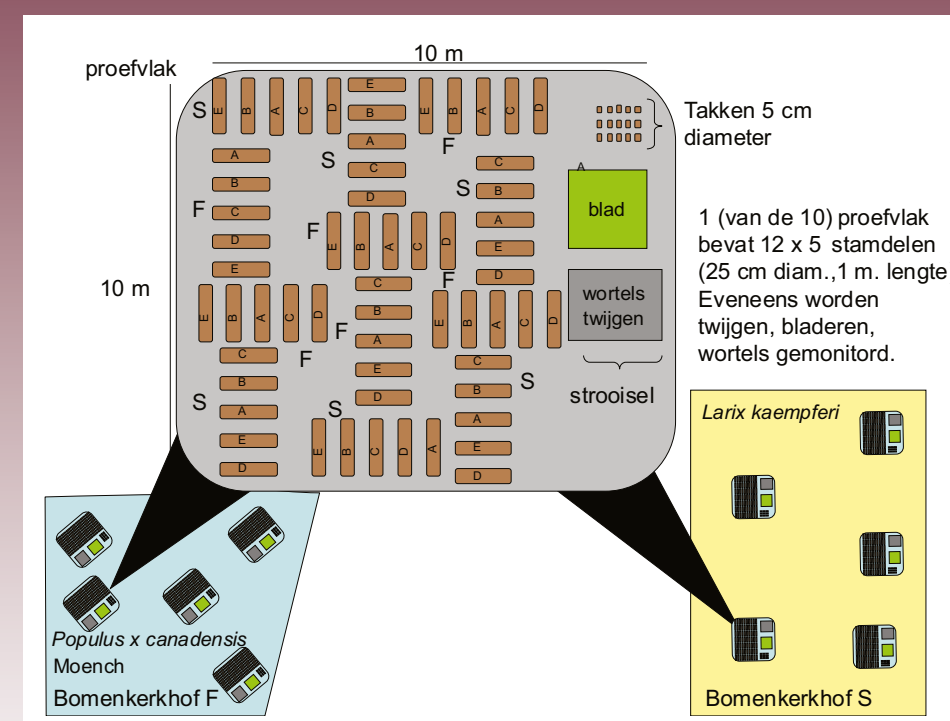
Verdeling schimmelmilieus binnen stammen en door de tijd

Niet alle schimmels vormen paddenstoelen. Om een beeld te krijgen van de totale schimmelmilieus hebben we de observaties van de paddenstoelen aangevuld met DNA-analyses van sporen en schimmeldraden in verschillende stamdelen. Er zijn analyses uitgevoerd op de bast, het spinhout en het oudere hout (kernhout bij eik en de meeste naaldbomen) in het centrum van de stam. Voor de analyses zijn stamdelen gebruikt die één respectievelijk vier jaar in het bos hebben gelegen. Het aantal soorten schimmels verschilde sterk per boomsoort. Het hoogste aantal werd aangetroffen in de bast van stammen die één jaar lagen (figuur 4, met een maximum van circa 140 soorten in de essenbast). Na vier jaar waren er nog

maar een paar boomsoorten met bast over, bij de andere soorten was de bast inmiddels (bijna) volledig verteerd of bedekt met een dikke laag mos. De aantallen soorten schimmels in de stamdelen verschilden niet systematisch tussen loof- en naaldbomen, en evenmin tussen afbraakjaar één en vier. Daarentegen zijn de verschillen in soortensamenstelling en de functionele groepen groot (figuur 5). Het aandeel pathogene schimmels was hoger in enkele loofboomsoorten. De reden kan zijn dat ze tijdens het leven van de boom beter toegang hadden via de grote vaten. Loofbomen hebben eveneens een minder goede afweer dan naaldbomen die bijvoorbeeld harsen produceren. We zien dat in het eerste jaar bij de meeste boomsoorten witrottschimmels en nauwelijks bruinrottschimmels aanwezig waren. Bruinrottschimmels observeerden we pas in het vierde jaar. Witrottschimmels verteren lignine en hemicellulose en bruinrottschimmels breken cellulose en overgebleven hemicellulose af. Er zijn echter grote verschillen in het aandeel van wit- en bruinrottschimmels tussen boomsoorten. In het eerste afbraakjaar is het aandeel van witrottschimmels bijvoorbeeld veel hoger in het hout van naaldbomen in vergelijking met loofbomen (met uitzondering van eik). Bij loofbomen is dat aandeel echter substantieel hoger in het vierde jaar, en ook het aandeel bruinrottschimmels is hoger bij veel loofsoorten.

Sturing van de schimmelmilieus

Deze studie bevestigt daarmee, maar nu op systematische experimentele wijze, een belangrijke rol van de toegankelijkheid van het hout (groter bij loofbomen dan naaldbomen), het voedsel voor verschillende schimmels (nutriënten en verhouding lignine/cellulose) en de verdedigingskenmerken (dichtheid van bast en houtweefsel) in het sturen van de schimmelmilieus. Daarnaast



Figuur 1. Het stamafbraakexperiment LogLife bestaat uit tien proefvlakken: vijf in een populierenbos (*Populus x canadensis* Moench) in Hollandse Hout in de Flevopolder (F) en vijf in een larixbos (*Larix kaempferi*) op Landgoed Schovenhorst (S) bij Putten. De afbeelding toont het experimentele ontwerp in één van de proefvlakken. In dit proefvlak liggen de stammen van twaalf boomsoorten afkomstig uit één van de twee regio's (F of S), georganiseerd in setjes van vijf (gecodeerd A-E). Naast het volgen van boomstammen zijn er de experimenten uitgelegd om de afbraak van wortels, twijgen en bladeren te volgen.



Figuur 2. Een aantal paddenstoelsoorten ter illustratie. Sparrenkorstzwam (*Amylostereum chailletii*) heeft een voorkeur voor naalddhout en is waargenomen op beide locaties in de periode 2013-2019. Gewone zwavelkop (*Hypholoma fasciculare*) komt op zowel loof- als naalddhout voor middels myceliumstrengen die door het hout groeien. Waarnemingen vooral in de periode 2013-2019. Bruinwit matje (*Leptosporomyces fuscostratum*) is een korstzwam met opvallend oranjebruine rhizomorfen. Alleen waargenomen in 2015, 2016 en 2017. Hertenzwammen (hier *Pluteus chrysophaeus*, *Gele aderhertenzwam*) zijn soorten van latere afbraakstadia. Roze kaaszwam (*Rhodonia placenta*) is een nieuwe soort voor de Flevopolders en werd waargenomen in 2019 op één stam van douglasspar. Oranjegeel trechttertje (*Rickenella fibula*) is een kleine soort en groeit op mos. Dennenbloedzwam (*Stereum sanguinolentum*) is een soort van naalddhout. Waargenomen vanaf 2012 (op beide locaties). Na 2014 nam het voorkomen sterk af. In 2016 alleen nog op Schovenhorst. Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*) is een secundaire loofhoutafbreker die bij uitzondering op naalddhout groeit. De eerste waarnemingen zijn van 2014, maar alleen op populier. De soort wordt vanaf 2015 regelmatig waargenomen op berk, eik en populier. In 2016 neemt het aantal waarnemingen alweer sterk af. Er zijn nauwelijks waarnemingen op es, slechts twee in 2019. *Pezizula cf. eucrita* (dennenschorsbekertje (cf)) is een soort die alleen in het eerste jaar massaal in Schovenhorst voorkwam, op zilverspar en douglas.

konden we aannemelijk maken dat de toegankelijkheid van de stammen vooral sturend was voor de schimmelmengte in het eerste jaar, terwijl de lignine-celluloseverhouding meer sturend leek te zijn voor de schimmelmengte in het vierde jaar. Omdat alle boomstammen in dezelfde twee bomenkerkhoven lagen, konden we laten zien hoe verschillen in anatomische en chemische kenmerken van verschillende boomsoorten en het stadium van houtafbraak de samenstelling en rijkdom aan schimmels beïnvloeden.

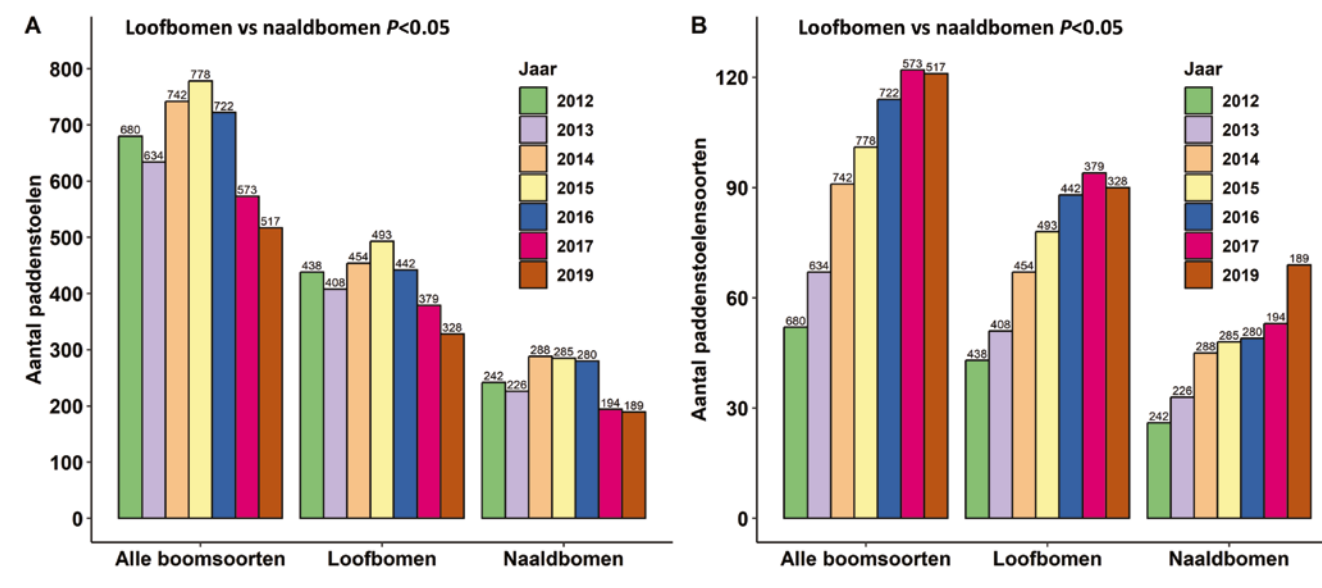
Tips voor het beheer

Van de in totaal 128 paddenstoelsoorten die we nader geanalyseerd hebben, heeft 41 procent een

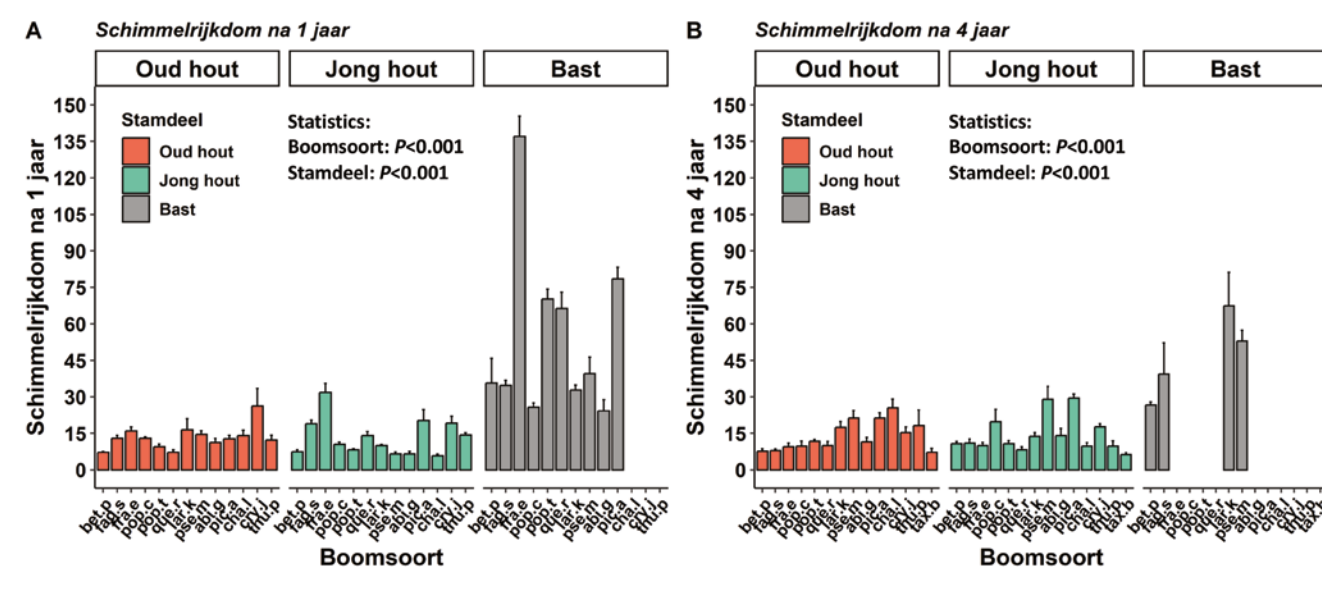
voorkeur voor een specifieke boomsoort en 34 procent voor een specifiek jaar in de stamafbraak. De anatomische en chemische kenmerken van dode stammen zijn een belangrijke sturende factor voor de samenstelling van een rijkdom aan schimmels. Dergelijke stamkenmerken worden bepaald door de boomsoort, met grote verschillen tussen loofbomen en naaldbomen, en het stadium van houtafbraak. De bosbeheerder kan de schimmeldiversiteit van het bos dus verhogen door te sturen op een grote variatie aan dode stammen – bij voorkeur afkomstig van verschillende boomsoorten (met name loofbomen – en dood hout in verschillende afbraakstadia. Gemengde opstanden bieden

dus grote kansen voor een rijk schimmelleven, vooral met boomsoorten die sterk verschillen in stameigenschappen. Dunnen en/of ringen zonder te oogsten zal het volume staande en liggende dode stammen verhogen en kan een continu aanbod van dode stammen in verschillende afbraakstadia borgen. Daarnaast is het belangrijk dat behalve dunne stammen ook dikke stammen aanwezig zijn, omdat de laatste verteringsstadia alleen voorkomen bij voldoende dikke stammen. Diversiteit aan dood hout kan zo bijdragen aan een grote diversiteit van nieuw schimmelleven. Dood hout leeft!<

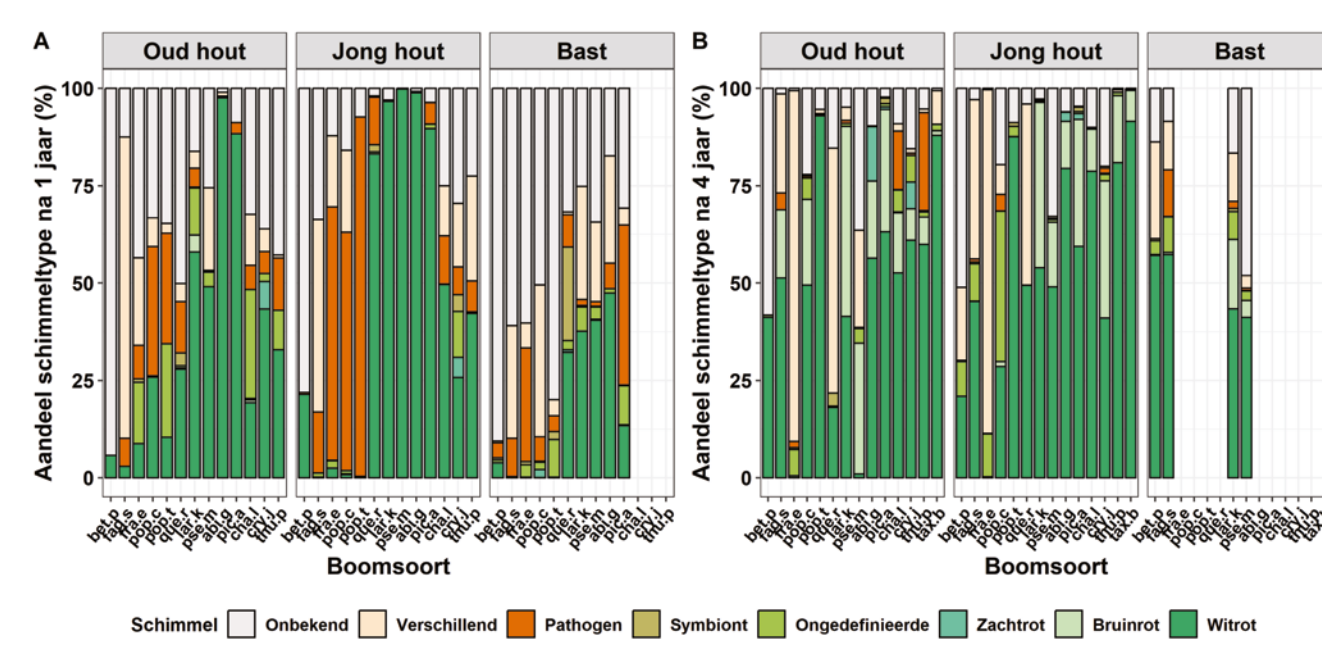
frank.sterck@wur.nl



Figuur 3. Getelde vruchtlichamen en soorten op boomstammen in 2012-2019. In 2018 waren de aantallen waarschijnlijk vanwege de droge zomer laag en is er geen telling uitgevoerd.



Figuur 4. De schimmelrykdom ofwel het aantal schimmelsorten in oud hout (dicht bij de kern), jong hout (spinhout) en de bast na één jaar en vier jaar afbraak.



Figuur 5. Het aandeel van verschillende schimmelmengten in stamdelen van de verschillende boomsoorten na één en vier jaar van stamafbraak in de bast, het jonge spinhout en oud hout. De functionele groepen van de aangetroffen schimmels zijn weergegeven in verschillende kleuren (legenda). De schimmels die het belangrijkst zijn voor de afbraak van stammen zijn witrot, bruinrot, zachtrot en andere saprotrofe typen.