

BERKEZWAM EN ECHE TONDERZWAM; GOEDE BUREN OF VERRE VRIENDEN?

Nico en Marjo Dam, Abersland 10-26, 6605 MB WIJCHEN

Coolia 39(1): 6-14. In an attempt to statistically ascertain our impression that *Piptoporus betulinus* and *Fomes fomentarius* only rarely occur together on the same Birch trunk, the fruitbodies of both fungi were counted in three Birch copses. All fruitbodies were found exclusively on dead wood. When both fungi occurred together on the same trunk ("joint occurrence"), they were often spatially well separated, with *P. betulinus* growing higher up the trunk and *F. fomentarius* nearer to the base. Inside the wood the parts infected by the two fungi were readily distinguished by the type of rot produced; the mycelia were separated by black zone lines.

The number of joint occurrences found was compared with the probability distribution calculated under the assumption of mutually independent distribution of both fungi over the dead Birches in each copse. In two copses the number of joint occurrences did not deviate significantly from the most probable value, but in the third copse it was significantly lower. Possible interpretations viz. explanations are discussed. We tentatively conclude that infection by either *P. betulinus* or *F. fomentarius* makes additional infection by the other fungus less likely.

In de gebieden waar wij met enige regelmaat paddestoelen zoeken zijn Berkezwam (*Piptoporus betulinus* (Bull.:Fr.) P. Karst.) en Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius* (L.:Fr.) Kickx) verreweg de meest opvallende buisjeszwammen die op Berk groeien. Berkezwammen kunnen in vrijwel ieder bos waar wat Berken staan worden aangetroffen; Echte tonderzwammen, hoewel duidelijk minder algemeen, kom je bij ons ook regelmatig tegen, en in ieder geval vaker op Berk dan op Beuk. Het was ons opgevallen dat, in die bossen waar beide soorten samen voorkomen, ze slechts uiterst zelden allebei op eenzelfde berkestam zitten. Nu is antagonisme tussen verschillende schimmels geen onbekend verschijnsel. Een bekend voorbeeld is het verdringen van de Dennemoorder (*Heterobasidion annosum*) door de Kaarsvetzwam (*Phlebiopsis gigantea*) (Rishbeth, 1963). We vroegen ons af of zo'n antagonisme bij Berkezwam en Echte tonderzwam ook een rol zou kunnen spelen. Om na te gaan hoe vaak Berkezwam en Echte tonderzwam nu eigenlijk samen op één stam zitten, hebben we het afgelopen jaar in een drietal berkenbosjes waar zowel Berkezwam als Echte tonderzwam goed vertegenwoordigd waren, het voorkomen van beide soorten geturfd. De resultaten daarvan willen we hier beschrijven.

Over de oecologie van Berkezwam en Echte tonderzwam

In de literatuur is al het nodige over de levenswijze van zowel Berkezwam als Echte tonderzwam geschreven. Hieronder volgt een samenvatting van de in dit

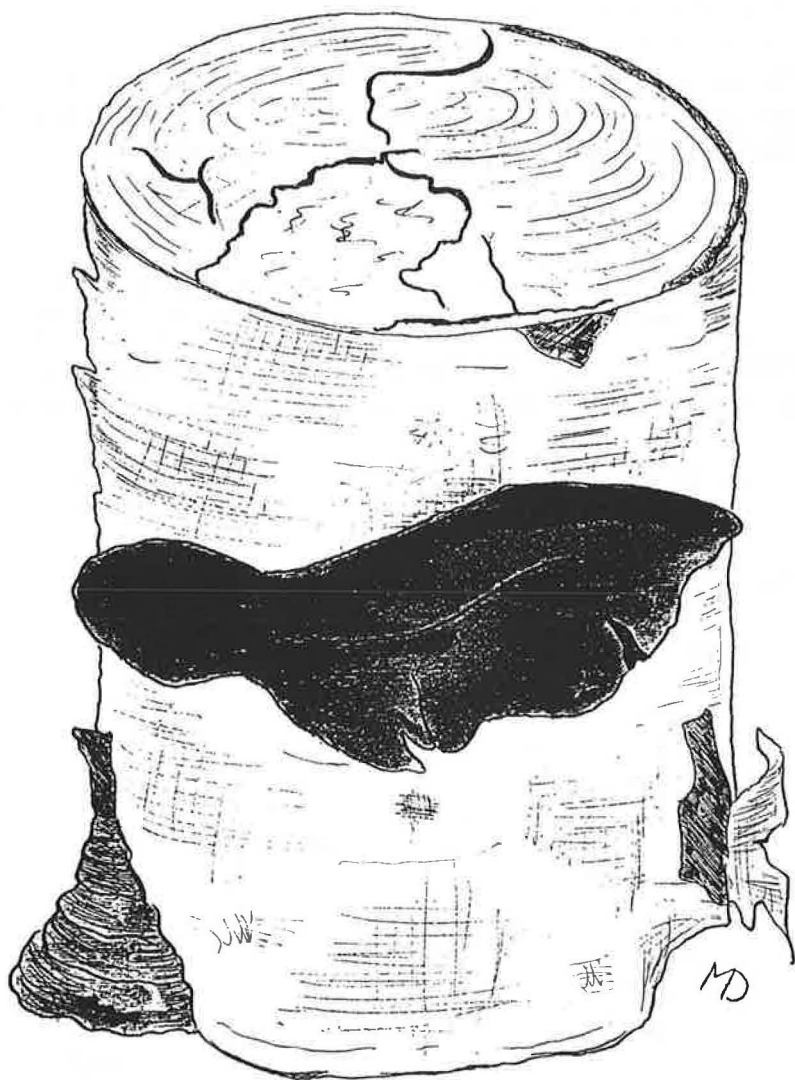
verband meest relevante gegevens.

Zowel Berkezwam als Echte tonderzwam leven van houtafbraak, waarbij de Berkezwam bruinrot en de Echte tonderzwam witrot veroorzaakt (zie bijv. Jahn (1979); hierin staan ook goede kleurenfoto's van beide soorten). Beide soorten kunnen op dood hout gevonden worden, maar de vraag of ze ook parasitisch kunnen leven lijkt, tot onze verrassing, nog niet te zijn beantwoord (zie tabel 1).

TABEL 1
Levenswijze van Berkezwam en Echte tonderzwam volgens de literatuur;
k.i. staat voor kunstmatige infectie (positief of negatief resultaat).

Auteur	<i>P. betulinus</i>	<i>F. fomentarius</i>
Jahn (1979)	(Zwakte)parasiet	Saprofiet en zwakteparasiet
Ryv. & Gilb. (1993/4)	Saprofiet	Saprofiet en hartrot in levende bomen
Schwarze (1993/4)	"Houtafbraak"	"Houtafbraak"
Adams (1982)	Saprofiet, k.i. +, maar alleen bij geringde bomen	
MacDonald (1937)	Parasiet, k.i. -	
Henningson (1965)	Parasiet, k.i. + (ook op Ratelpopulier!)	

In de natuur lijkt de Berkezwam strikt gebonden te zijn aan Berk, hoewel haar mycelium in cultuurproeven in staat blijkt om vrijwel iedere soort hout af te breken (zie bijv. MacDonald (1937) en Henningson (1965)). De Echte tonderzwam is van verschillende loofhoutsoorten bekend, maar komt in noordelijke streken vooral op Berk, in zuidelijke streken vooral op Beuk en Eik voor (Jahn, 1979; Ryvarden & Gilbertson, 1993; Schwarze, 1994). Over het gedrag van de mycelia van beide soorten wanneer ze met elkaar geconfronteerd worden lijkt vrijwel niets bekend te zijn. Volgens Schwarze (1993, 1994) zou mycelium van de Berkezwam in cultuurproeven de neiging hebben om dat van de Echte tonderzwam te verdringen.



Figuur 1. Een doorgezaagd stuk berkestam waarop vruchtlichamen van *P. betulinus* (midden boven, een oud exemplaar) en *F. fomentarius* (links onder) dicht bij elkaar groeiden. Let op de strikte begrenzing van het licht gekleurde hout (met mycelium van de Echte tonderzwam) en de donkere grenslijnen in het hout.

Wat, waar en wanneer

De drie berkenbosjes waarin we Berkezwam en Echte tonderzwam geteld hebben, liggen alle op het landgoed Westerheide, ten westen van Arnhem (Amersfoort coördinaten (185; 447)). Twee bosjes bestaan vrijwel uitsluitend uit Ruwe berk (*Betula pendula*), met slechts een enkele Zomereik (*Quercus robur*) of Grove den (*Pinus sylvestris*) er tussen. Eén van deze bosjes (B1) ligt in de west-geëxponeerde rand van een groter, inhomogeen complex, en bevat 90 Berken (dode en levende) op een oppervlakte van ca. $30 \times 30 \text{ m}^2$. Het andere bosje (B2), een in oost-west richting verlopende strook van ongeveer $55 \times 130 \text{ m}^2$ tussen twee percelen open terrein, bevat 796 Berken. Het derde bosje (B3) was minder homogeen; op een oppervlakte van ongeveer $60 \times 60 \text{ m}^2$ kwamen hier, naast 298 Berken, ook vrij veel andere boomsoorten voor. Alle bosjes liggen op zure, pleistocene zandgrond; in de kruidlaag overheersen Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) en Groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*).

In deze bosjes hebben we, laat in de herfst, alle aanwezige dode en levende Berken met of zonder Berkezwam en/of Echte tonderzwam geturfd. Afgebroken stammen zijn meestal dubbel geteld (zowel het nog staande als het op de grond gevallen stuk). Afgebroken takken zijn ook meegeteld, voor zover ze dikker dan 10-12 cm waren. De resultaten staan in tabel 2.

Vruchtlichamen van zowel Berkezwam als Echte tonderzwam werden uitsluitend op dood hout aangetroffen. In de enkele gevallen dat de Berkezwam in levende Berken zat ($6 \times$ in B2), betrof het altijd vruchtlichamen op dode zijtakken van de hoofdstam. Op de nog staande, maar dode, Berken waar Berkezwam en Echte tonderzwam samen op voorkwamen, waren beide soorten vaak (maar niet altijd) opvallend ruimtelijk gescheiden, met Berkezwammen op het bovenste en Echte tonderzwammen op het onderste deel van de stam (scheiding typisch op 2-4 m hoogte). Deze ruimtelijke scheiding was veel minder uitgesproken op omgevallen stammen. Ook in die gevallen waar vruchtlichamen van Berkezwam en Echte tonderzwam dicht bij elkaar op eenzelfde stam te vinden waren, bleek er toch, in het hout, een opvallende ruimtelijke scheiding van de mycelia op te treden. In figuur 1 staat een schets van zo'n stuk stam, met vruchtlichamen van Echte tonderzwam (links onder) en Berkezwam (midden boven). Het mycelium van de Echte tonderzwam blijkt gelokaliseerd te zijn in een kolom waarbinnen het hout door een zeer intensieve witrot is aangetast. Op het onderste zaagvlak (niet afgebeeld) zit deze kolom direct onder het vruchtlichaam van de Echte tonderzwam, op de bovenste doorsnede is ze iets gedraaid, waarschijnlijk door iets getordeerde groei van de boom. De rest van

de doorsnede heeft de lichtbruine kleur die typisch is voor de door Berkezwam veroorzaakte bruinrot (Adams, 1982). Beide mycelia zijn van elkaar gescheiden door een opvallende zwarte lijn. Ook door het lichtbruin gekleurde deel lopen enkele van deze zwarte lijnen. Dit laatste duidt er waarschijnlijk op dat er mycelia van verschillende individuen van de Berkezwam in het hout zitten (Adams, 1982).

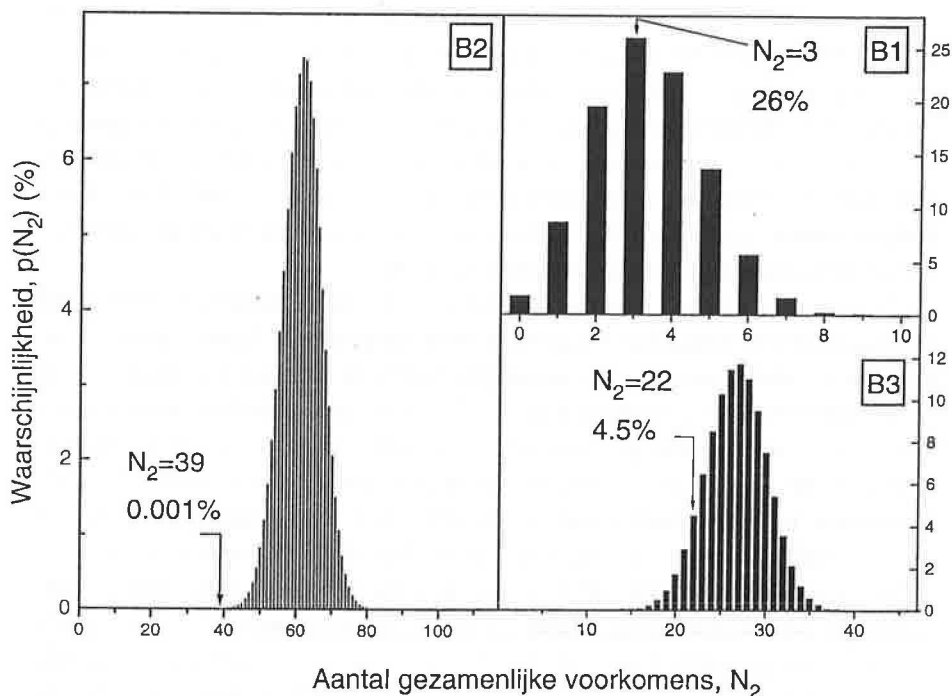
Enige voorzichtige interpretatie

Naar aanleiding van de oorspronkelijke vraagstelling - "Komen Berkezwam en Echte tonderzwam inderdaad relatief zelden samen op één berkestam voor?" - vallen met de gegevens in tabel 2 wel enige uitspraken te doen. Daartoe vergelijken we de getelde aantallen gezamenlijke voorkomens, N_2 , met een berekening die de kans op een bepaald aantal gezamenlijke voorkomens geeft onder de *aanname* dat alle Berkezwammen en Echte tonderzwammen willekeurig (dus: zonder elkaar te beïnvloeden) over alle dode Berken verspreid zouden zijn. De resultaten van die berekening, voor alle drie bosjes, staan in figuur 2, waarbij de benodigde aantallen T_D , N_F en N_P uit tabel 2 zijn gehaald. De pijlen geven de waarden voor N_2 aan die we in ieder bosje daadwerkelijk gevonden hebben, en de daarbij behorende berekende kansen om die waarden te vinden.

Uit de figuur voor bosje B2 blijkt dat het geturfde aantal gezamenlijke voorkomens uiterst laag is in vergelijking met de berekende kansverdeling (de meest waarschijnlijke waarde zou $N_2=61$ zijn, met een meer dan $1000\times$ grotere waarschijnlijkheid). Aangezien er bovendien een relatief groot aantal bomen bij deze telling is betrokken, is dit een statistisch uiterst significante conclusie. Het tegendeel lijkt het geval in bosje B1. Hier is het gevonden aantal gezamenlijke voorkomens gelijk aan de meest waarschijnlijke berekende waarde. Echter, aangezien er

TABEL 2
Aantallen al dan niet aangetaste Berken.
FF staat voor *F. fomentarius*, PB voor *P. betulinus*.

Symbool	B1	B2	B3	Omschrijving
T	90	796	298	alle aanwezige stammen (ss. lat.)
T_L	63	445	210	alle levende bomen
T_D	27	351	88	alle dode stammen (en dikke takken)
N_F	9	184	50	aantal stammen met FF of beide
N_P	10	117	47	aantal stammen met PB of beide
N_2	3	39	22	aantal stammen met FF en PB



Figuur 2. Kansverdelingen van het aantal gezamenlijke voorkomens van *P. betulinus* en *F. fomentarius* bij gegeven aantallen van de afzonderlijke soorten en potentiële substraten. De aantallen gezamenlijke voorkomens die daadwerkelijk in de drie verschillende bosjes werden aangetroffen, zijn gemarkeerd met pijlen. Hierbij is ook de berekende kans op die aantallen gegeven.

in dit bosje slechts uiterst weinig aangetaste bomen voorkwamen, is het moeilijk om in dit geval statistisch verantwoorde uitspraken te doen. De situatie in bosje B3 is intermediair; het gevonden aantal gezamenlijke voorkomens is wat aan de lage kant (meest waarschijnlijke waarde in dit geval $N_2=27$, met een bijna drie maal grotere waarschijnlijkheid), maar niet zo onwaarschijnlijk laag als in bosje B2.

Samenvattend volgt uit figuur 2 dat over de situatie in bosje B1 weinig te zeggen valt, maar dat in bosjes B3 en (vooral) B2 Berkezwam en Echte tonderzwam inderdaad relatief weinig samen op één stam lijken te groeien. Deze conclusie kan tweeledig geïnterpreteerd worden: ofwel de aanname waarmee we de

berekening gedaan hebben is onjuist, ofwel onze manier van tellen is niet goed. Dat laatste is helaas niet denkbeeldig. Enerzijds hebben we alleen vruchtlichamen geteld, zodat we over het al-dan-niet aanwezig zijn van niet-fructificerende mycelia niets kunnen zeggen. Anderzijds lijkt, door de vaak geconstateerde ruimtelijke scheiding van Berkezwam en Echte tonderzwam wanneer ze samen op een nog staande stam zitten (zie boven), de kans relatief groot dat er bij het doorbreken van zo'n stam een stomp met alleen Echte tonderzwammen en een stamdeel met alleen Berkezwammen resulteren. Die zouden met onze manier van tellen ten onrechte niet als een gezamenlijk voorkomen worden geturfd.

Niettemin, er zijn wel wat aanwijzingen voor dat de aanname van afwezigheid van wederzijdse beïnvloeding, waarmee de berekeningen voor figuur 2 gedaan zijn, niet juist is. Allereerst is er de opvallende beperking van het mycelium van de Echte tonderzwam tot één enkele kolom in het hout, ingesloten door het mycelium van de Berkezwam. Strikt genomen kunnen we ook hier niet echt zeker van zijn, aangezien we niets over de situatie op microscopisch niveau weten. Van de Berkezwam is echter bekend dat ze als een soort reincultuur in het hout zit (Adams, 1982), en gezien de intensiteit van de door de Echte tonderzwam veroorzaakte witrot (het wit verkleurde hout van de stam van figuur 2 was haast boterzacht) lijkt het aannemelijk dat binnen die kolom ook voor niets anders meer plaats is. De zwarte grenslijn tussen de mycelia duidt ook op een goed gedefinieerde scheiding, al is ook hier weer niet uit te sluiten dat het in feite alleen de grens van een mycelium van de Berkezwam indiceert. In cultuurproeven waarin mycelia van Berkezwam en Echte tonderzwam geconfronteerd werden, werden geen zwarte grenslijnen waargenomen (MacDonald, 1937), maar er worden wel grenslijnen gevormd bij ontmoetingen tussen verschillende individuen van de Berkezwam in hout (Adams, 1982).

Ten tweede is er natuurlijk het gegeven dat beide soorten van het berkehout leven, en er zal dus allicht concurrentie om voedsel optreden. Weliswaar zou je verwachten dat de "witrotter" Echte tonderzwam meer van het hout kan gebruiken dan de "bruinrotter" Berkezwam, maar ook laatstgenoemde blijkt enzymen te bezitten die lignine kunnen afbreken (MacDonald, 1937), en dat zou dan toch tot concurrentie om alle voedingsstoffen leiden. Toch is ook deze voedselstrijd niet per se een reden voor het elkaar uitsluiten; een volwassen Berk is in principe groot zat om aan verschillende mycelia een plaats te bieden. Wel zou voedselconcurrentie een rol kunnen spelen bij de initiële vestiging van mycelia in de boom. Zowel Berkezwam (Adams, 1982) als (vermoedelijk) Echte tonderzwam (Schwarze, 1994) verspreiden zich voornamelijk door sporen. Uitzaaïing vanuit een eenmaal gevestig-

de groeiplaats naar naburige bomen via rhizomorfen (zoals bij de Honingzwam (*Armillaria spp.*)) of via wortelcontact (zoals bij de Dennemoorder) lijkt bij geen van beide soorten voor te komen. Daar boomschors in het algemeen een onneembare barrière vormt, krijgen sporen pas een kans als ze kiemen op een wondplek, waar het hout direct aan de buitenlucht ligt. Aangezien de meeste wonden, in de vorm van afgebroken twijgjes en takken, in de windgevoelige kruin te verwachten zijn, zou je ook de meeste infecties (en dus de meeste vruchtlichamen?) hoog in de boom kunnen verwachten. Dit is in overeenstemming met het patroon dat we bij de Berkezwam gezien hebben, maar niet met dat van de Echte tonderzwam, die in het algemeen dichter bij de bodem te vinden was. Dat laatste is meer karakteristiek voor soorten die zich via wortelcontact verspreiden (zoals bijv. de Dennemoorder). Dit zou er op kunnen duiden dat de Berkezwam in de vestigingsfase in staat is om de Echte tonderzwam te verdringen, terwijl de Echte tonderzwam zich mogelijk ook via wortelcontact zou kunnen verspreiden.

Samenvattend kunnen we eigenlijk alleen maar concluderen dat Berkezwam en Echte tonderzwam inderdaad relatief zelden op eenzelfde Berk voorkomen, althans in twee van de bosjes die wij onderzocht hebben. Naar de oorzaken daarvan valt op dit moment slechts te gissen, en het is zelfs maar de vraag of deze conclusie te generaliseren valt. Volgens Rayner & Boddy (1988, p. 392) bestaan er fysiologisch sterk van elkaar verschillende "rassen" van de Berkezwam, en die zouden zich allemaal wel eens anders ten opzichte van de Echte tonderzwam kunnen gedragen.

Tenslotte willen we het Geldersch Landschap bedanken voor toestemming om de tellingen uit te voeren, Leo Jalink voor kritisch commentaar op een eerste versie van dit verhaal, John Slippens (KUN) voor hulp bij de reproductie van figuur 1 en Ger van den Hoek (Oxford) voor kopieën uit het helaas vrijwel niet te achterhalen proefschrift van T.J.H. Adams.

Literatuur

- Adams, T.J.H., 1982. *Piptoporus betulinus*, some aspects of population biology. Ph.D. thesis, University of Exeter (niet gepubliceerd).
- Henningson, B., 1965. Physiology and decay activity of the Birch conk fungus *Polyporus betulinus* (Bull.) Fr. *Studia Forestalia Suecica* 34: 5-77.
- Jahn, H., 1979. Pilze die an Holz wachsen. Busse Verlag, Herford.
- MacDonald, J.A., 1937. A study of *Polyporus betulinus* (Bull.) Fries. *Annals of applied Biology* 24: 289-310.
- Rayner, A.D.M., Boddy, L., 1988. Fungal decomposition of wood; its biology and ecology. J.

- Wiley & Sons, Chicester etc.
- Rishbeth, J., 1963. Stump protection against *Fomes annosus* III: Inoculation with *Peniophora gigantea*. *Annals of applied Biology* 52: 63-77.
- Ryvarden, L., Gilbertson, R.L., 1993. European polypores, part 1. *Fungiflora*, Oslo.
- Ryvarden, L., Gilbertson, R.L., 1994. European polypores, part 2. *Fungiflora*, Oslo.
- Schwarze, F., 1993. Wood rotting fungi: *Piptoporus betulinus* (Bull.:Fr.) Karsten. *The Mycologist* 7: 122-123.
- Schwarze, F., 1994. Wood rotting fungi: *Fomes fomentarius* (L.:Fr.) Fr. *The Mycologist* 8: 32-34.

RECTIFICATIES

In Coolia 38(4) zijn een paar storende fouten geslopen in het artikel van C. Uljé: Is mijn paddestoel een inktzwam?

- Pag. 162, regel 6. Bij 'Geen setulae en/of sclerocystiden' moet worden toegevoegd: **op de hoed.**
- Pag. 163. Directe sleutel tot de subsecties. Keuzestap 2 moet worden:

2. Hoed én steel met setulae	subsect. <i>Setulosi</i>
2. Anders	3
- Pag. 165, iets onder het midden. Sleutel naar de soorten in subsect. *Micacei* (Fr.) Sing. Stap 1 is verwisseld. Moet zijn:

1. Steel zonder setulae	2
1. Steel met setulae	3

In dezelfde Coolia, in het artikel van T. Stijve: *Arsenicum* in paddestoelen:

- Pag. 187. In plaats van de op drie plaatsen genoemde *Sarcoscypha coronaria* lees *Sarcosphaera coronaria*.