

Mosgemeenschappen op greppelkanten in de Flevolandse bossen

P. Bremer

De vegetatiekunde houdt zich vooral bezig met het indeling van begroeiingen van planten inclusief de moslaag. In verschillende habitats vormen mossen echter een zeer belangrijk onderdeel. Blad- en levermosses zijn dan opgenomen als ken- en differentiërende soorten van de onderscheiden syntaxa. Voorbeelden hiervan zijn de hoog-, laag- en trilvenen. Binnen associaties kunnen verschillende synusia's worden onderscheiden. Dit zijn delen van plantengemeenschappen met een specifieke soort-samenstelling in een zelfde vegetatielaag met een eigen microhabitat, periodiciteit en gebruik van het habitat. Anderzijds komen ook op zichzelf staande mosbegroeiingen voor, zoals die op boomstammen en -stronken (Barkman 1958), maar ook op stenen, rotsen en greppelkanten.

Over terrestrische mosgemeenschappen zijn een beperkt aantal Nederlandse studies verschenen (o.a. Strijbosch 1973; Van den Pol et al. 1976; Kruijsen 1982; During & Verschuren 1988). Recent is het initiatief genomen om te komen tot een overzicht van de Nederlandse mosbegroeiingen (Van Dort & Siebel 1995). Een dergelijk overzicht bestaat al voor verschillende habitats in Midden-Europa (Von Hübschmann 1986). Studies naar mosbegroeiingen op greppelkanten hebben zich tot nu toe vooral gericht op de dynamiek van deze begroeiingen (o.a. During & Ter Horst 1985).

Aan een onderzoek naar de mosgemeenschappen op greppelkanten in Flevolandse bossen werd in 1985 begonnen en kwam voort uit de wens het vestigingsmi-

lieu van varens beter te kunnen omschrijven. De volgende vraagstellingen werden geformuleerd:

- Welke mosgemeenschappen kunnen worden onderscheiden?
- Welke ecologische factoren differentiëren de verschillende mosgemeenschappen?
- Wat is de positie van de Flevolandse typen in relatie tot het 'oude land'?

Bij het begin van deze studie was globaal bekend welke variatie aan vegetatietypen was te verwachten (Bremer & Ott 1990). Van te voren werd verwacht dat met name de variatie aan grondsoorten bepalend zou zijn voor het voorkomen van de typen. Uit andere studies is bekend dat juist ook zuurgraad, vochtigheid en dikte van de humuslaag een rol spelen.

Voor de vegetatie in Flevoland geldt dat vaak sprake is van *onverzadigde* syntaxa. Het duidelijkst is dat aangetoond voor berm- en bosgemeenschappen (o.a. Van der Toorn et al. 1969, Bremer 1997). Gezien de rijkdom aan sporeplanten in Flevoland kan verondersteld worden dat juist voor deze groep wel sprake is van een verzadiging. Of wel dat de sporeplanten die gezien de ecologische omstandigheden aanwezig kunnen zijn, ook inderdaad aanwezig zijn. Bij het begin van de studie is als hypothese gesteld dat de mosgemeenschappen wat hun soort-samenstelling betreft *verzadigd* zijn.

Het onderzoek vormt een onderdeel van

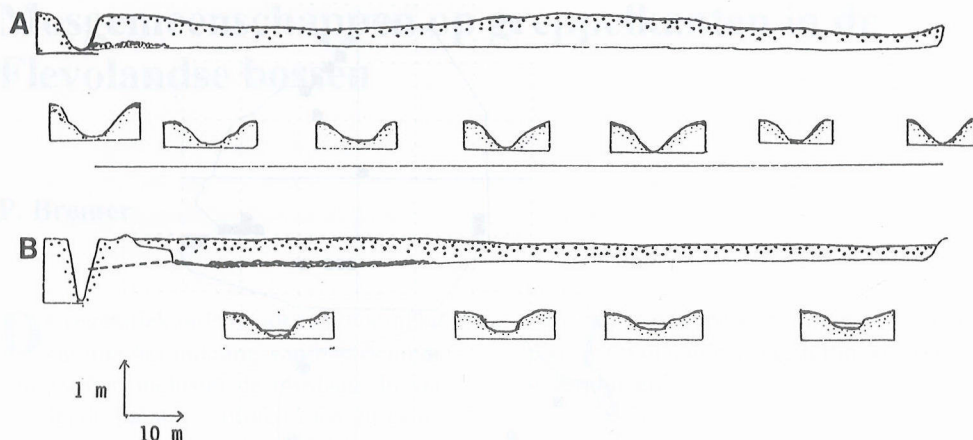


Figuur 1: Ligging van de opnamen in Flevoland op grond van kilometerhokken.

een ruimer onderzoek naar de betekenis van polderbossen voor zaadplanten, varens, mossen en paddestoelen, waarbij speciale aandacht is besteed aan de greppels als habitat (o.a. Bremer & Ott 1990, Bremer 1994). Juist in mosbegroeiingen kunnen andere paddestoelen voorkomen dan daarbuiten (Arnolds 1982). In Flevoland vormen greppels het belangrijkste habitat voor zeldzame varens (Bremer 1988). Op de vraag wat de betekenis is van de mosgemeenschappen als vestigingshabitat voor varens wordt in dit artikel verder niet ingegaan.

Methode

Het onderzoek werd uitgevoerd met behulp van vegetatieopnamen met een oppervlak van 1 - 16 dm² (gemiddeld 5,3 dm²) in de periode 1985 - 1992. Opnamen werden vooral gemaakt in het voorjaar. Bij de keuze van de opnamen is uitgegaan van goed ontwikkelde, homogene begroeiingen zonder of met weinig recente erosie. Deze werden veelal door acrocarpen gedomineerd of acrocarpen had een groot aandeel. Opnamen met vooral pleurocarpen werden als referentie meegenomen en zijn slechts ten dele in dit artikel betrokken. De locatiekeuze had als uitgangspunt de variatie



Figuur 2: Lengte- en swarsdoorsneden van greppel: a) greppel in keileem van het Voorsterbos; b) greppel in klei-op-zand profiel met sterke randmeerkwel in het Bremerbergbos.

binnen de polderbossen zo goed mogelijk weer te geven. In totaal werden 125 opnamen gemaakt, waarvan 114 van acrocarpe mosbegroeiingen in Flevoland. Als referentie voor bepaalde typen werd een beperkt aantal opnamen buiten de polders gemaakt. Opnamen werden vooral gemaakt in de Noordoostpolder en Oostelijk Flevoland (Figuur 1).

Per opname werden gegevens verzameld over: locatie (bos, kavelnummer, eventueel greppelnummer), datum, grootte van proefvak, bedekking van boom-, struik-, kruid- en moslaag, overheersende soorten in boom- en struiklaag, samenstelling van het strooisel, dwarsdoorsnede van de greppel (bovenbreedte x diepte), relatieve hoogte van de opname (hoogte vanaf greppelbodem: greppeldiepte x 100 %), relatieve hoogte van het waterpeil in de greppel, expositie, inclinatie, grondsoort, humusgehalte van bovenste 1 - 4 cm en zuurgraad (pH H₂O, pH KCl). De zuurgraad werd gemeten aan verzamelde grond tot ca. 2 cm

onder de moslaag. In kalkhoudende grond (positieve reactie op 10 % HCl, of bodem rijk aan schelpen) werd in de regel geen pH bepaald en op grond van eerdere metingen uitgegaan van pH KCl 7,0. Voor correlatieberekeningen is gebruik gemaakt van SPSS, voor multivariate analyse van CANOCO (DCA ordinatie). De vegetatieopnamen werden ingevoerd in Turboveg, waarna binnen dit programma met TWINSpan een eerste ordening werd gemaakt, die daarna binnen SHIFTTAB verder werd geordend en aangepast (Hennekens 1995).

Voor de synoptische tabel (Tabel 1) werden de volgende criteria gehanteerd:

- een soort is kensoort als zij exclusief in een bepaald type voorkomt, dan wel vrijwel exclusief;
- een soort is differentiërend voor een bepaald type als de frequentie tenminste 30 % hoger ligt dan in andere typen;
- de bedekkingscijfers van een differen-

tiërende soort dienen binnen een type hoger te zijn dan buiten dit type.

Kenmerken van het greppelmilieu en van opnamen

Greppels komen in de bossen van de Noordoostpolder en een deel van Oostelijk Flevoland veel voor. Bij de inrichting van Zuidelijk Flevoland is vooral voor ontwatering met drainagebuizen gekozen, waardoor bosgreppels zeldzaam zijn. In de Noordoostpolder zijn veel bosgreppels in de oorlogsjaren met de hand gegraven. In hun lengterichting bestaat dan ook veel variatie in diepte en hoogte van aanliggende 'grondwal'. In Oostelijk en Zuidelijk Flevoland zijn bosgreppels machinaal gegraven. Over het algemeen zijn ze ondieper (vaak niet dieper dan 0,5 m; in de Noordoostpolder tot meer dan 1 m) en niet direct aangesloten op de kavelsloten (Figuur 2). De greppels doorsnijden een groot aantal grondsoorten met een verschillende opbouw (Figuur 3). De meeste opnamen zijn gemaakt op greppelkanten met een bodem bestaande uit keileem of zand. Relatief weinig opnamen zijn gemaakt op lutumrijke gronden, omdat in veel kleibossen greppels ontbreken.

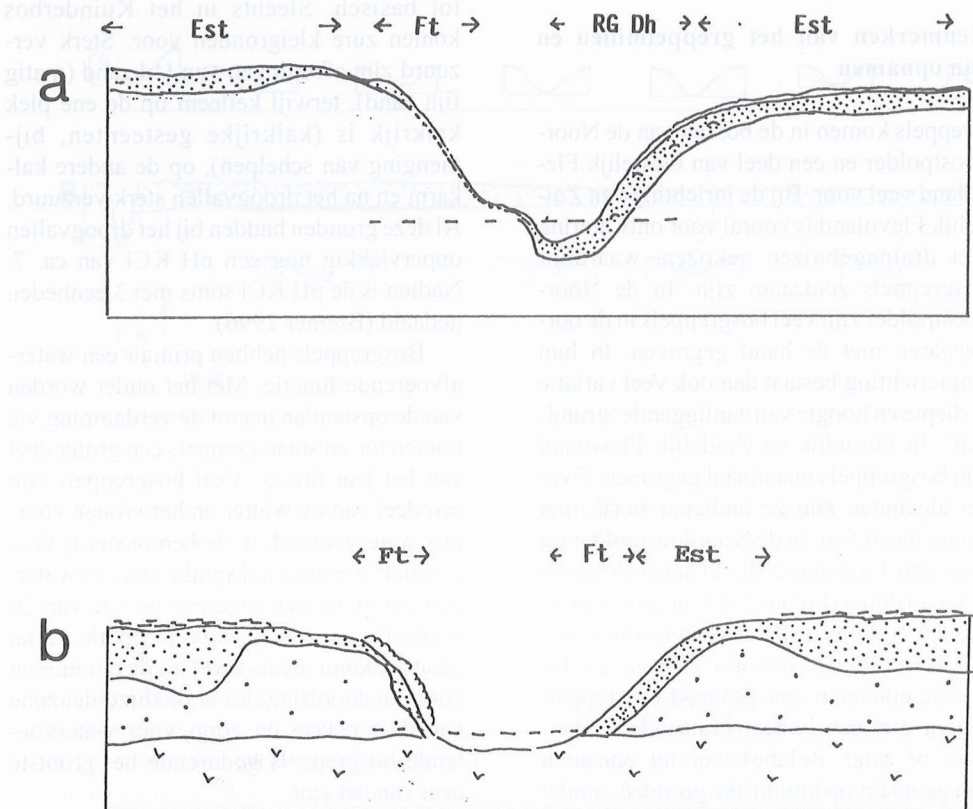
In Flevoland is een groot aantal boom- en struiksoorten geplant. De verdeling van de gemaakte opnamen wijkt hier vanaf. *Fraxinus excelsior* en *Quercus robur* zijn sterk oververtegenwoordigd, *Populus* juist ondervertegenwoordigd. Onder *Populus* zijn de greppels vaak ondiep en verruigd en enkel begroeid met pleurocarpe mossoorten. Bij de selectie van mosopnamen is gekozen voor mosrijke begroeiingen, wat samengaat met een geringe bedekking van de kruidlaag en matige tot hoge bedekking van de boomlaag. De pH-waarden van greppelkanten kunnen sterk verschillen. Van 84 opnamen is de pH KCl bekend. Opvallend is de geringe vertegenwoordiging van de categorie van pH KCl 5,1 -

6,0. De lutumrijke gronden van Flevoland zijn steeds rijk aan schelpen en zijn neutraal tot basisch. Slechts in het Kuinderbos komen zure kleigronden voor. Sterk verzuurd zijn afzettingen van Urkzand (matig fijn zand), terwijl keileem op de ene plek kalkrijk is (kalkrijke gesteenten, bijmenging van schelpen), op de andere kalkarm en na het droogvallen sterk verzuurd. Al deze gronden hadden bij het droogvallen oppervlakkig nog een pH KCl van ca. 7. Nadien is de pH KCl soms met 3 eenheden gedaald (Bremer 1996).

Bosgreppels hebben primair een waterafvoerende functie. Met het ouder worden van de opstanden neemt de verdamping via bomen toe en staan greppels een groter deel van het jaar droog. Veel bosgreppels zijn een deel van de winter en het vroege voorjaar watervoerend. In de bemonsterde bosgreppels was meestal sprake van een waterpeil dat onder een relatieve hoogte van 20 % bleef staan. Slechts op een beperkt aantal plaatsen komt lokale kwel uit de randmeren voor die doordringt tot in de rhizoïdenzone van de moslaag en zorgt voor watervoevende bosgreppels gedurende het grootste deel van het jaar.

De meeste opnamen werden halverwege de greppelwanden gemaakt, relatief weinig onderaan of bovenlangs greppels (gemiddelde 48,9 %). De expositie vertoont een onregelmatige verdeling. Dit wordt veroorzaakt door het feit dat in sommige bossen bijna alle greppels een zelfde looprichting hebben. In het Kuinderbos bijv. lopen de meeste greppels van noordwest naar zuidoost, in het Urkerbos van oost naar west.

De verdeling van de leeftijd vertoont een tweetoppige curve. Aanplanten in Zuidelijk Flevoland en een aantal bossen in Oostelijk Flevoland zijn jonger dan 30 jaar. Ouder dan 30 jaar zijn de oudste aanplanten in Oostelijk Flevoland (o.a. Roggebotzand) en de bossen van de Noordoostpolder.



Figuur 3: a. Dwarsdoorsnede van greppel in keileem met mosvegetatietypen. Op korte afstand kunnen grote verschillen bestaan in pH. b. Dwarsdoorsnede van greppel met fijn zand-op-veenmosveen met mosvegetatietypen. RG Dh = Rompgemeenschap *Dicranella heteromalla*, Ft = *Fissidentium taxifolii*, Est = vegetatie van *Eurhynchium striatum*, -- = voorjaarsspeil.

Classificatie

De volgende typen mosvegetatie kunnen worden onderscheiden:

- *Bryum pseudotriquetrum* - *Aneura pinguis*-type

Dit type heeft als kensoorten *Bryum pseudotriquetrum*, *Aneura pinguis* en *Riccardia*

chamaedryfolia (Tabel I). Het type komt voor op neutraal substraat, matig fijne zandgrond en zware zavel, in kwelgebieden met een belangrijk deel van het jaar hoge waterstanden en een verzadigde bodem. Het is gebonden aan ondiepe greppels (0,3-0,5m) met steile kanten (40-60°). De boomlaag bestaat onder andere uit *Fraxinus excelsior*, *Alnus glutinosa* en *Salix cinerea*. De groeiplaatsen krijgen relatief veel licht; in de

direkte omgeving komt altijd *Calamagrostis epigejos* voor. De locaties (Zee- wolde, Bremerbergbos, Spijkbos) waren ten tijde van de opnamen 21 - 26 jaar oud (Tabel II). Het type heeft een pionierskarakter. Bij het ouder worden van het bos kan het door sterkere beschaduwning achteruitgaan (Spijkbos), of na dunning door een sterke toename van *Calamagrostis epigejos* (Bremerbergbos). Bij Zeewolde is een deel van de groeiplaatsen verloren gegaan door stadsuitbreiding.

- *Bryoerythrophyllum recurvirostre* - *Fissidens taxifolius*- type

In dit type heeft komt *Bryoerythrophyllum recurvirostre* met hoge frequentie voor en is kensoort. Kalkminnende soorten als *Distichium inclinatum* en *Fissidens adianthoides* zijn eveneens kensoort, maar komen met lage frequentie voor. *Fissidens taxifolius* en *Pellia endiviifolia* zijn constante soorten. Het type komt voor op neutraal fijn zand en keileem. Het betreft ondiepe tot matig diepe greppels met steile kanten (gem. 61°). In de boomlaag komt *Fraxinus excelsior* vaak voor, wat betekent dat sprake is van een goede lichtvoorziening. De belangrijkste groeiplaatsen van dit type liggen in het Kuinderbos, vooral in het veenafbraakgebied en in mindere mate in Urker- en Voorsterbos op keileem. Het type is niet bekend van Oostelijk of Zuidelijk Flevoland. Bij successie kan het overgaan in dominantietypen van diverse soorten pleurocarpen (*Eurhynchium striatum*, *Eurhynchium praelongum*).

- *Fissidens taxifolius*-type (soortenrijke vorm)

Dit type wordt gekenmerkt door *Fissidens taxifolius*, die een groot aandeel van de vegetatie voor zijn rekening kan nemen. Op grond van het opnamenmateriaal kunnen

geen kensoorten worden aangegeven. Wel is *Calliergonella cuspidata* differentiërend voor dit type en het vorige. *Plagiomnium undulatum* en *Eurhynchium hians* kunnen sterk op de voorgrond treden. In successie kan het type overgaan in een dominantietype van *Eurhynchium striatum* of andere pleurocarpen. Het komt voor op neutrale substraten: fijn zand en keileem in Kuinder-, Urker- en Voorsterbos. In de boomlaag neemt *Fraxinus excelsior* vaak een belangrijke plaats in.

- *Fissidens taxifolius*-type (soortenarme vorm).

Dit type heeft een sterke verwantschap met het vorige type, maar komt uitsluitend voor op lutumhoudende grond (lichte zavel - zware zavel), die steeds neutraal tot basisch is. Het type heeft geen kensoorten. *Pohlia melanodon* differentieert dit type en het hierna te bespreken type. *Eurhynchium hians* differentieert alle typen waarin *Fissidens taxifolius* een belangrijke rol speelt.

In de boomlaag kunnen een groot aantal bomen en struiken voorkomen; meestal komt *Fraxinus excelsior* voor.

Het type is niet strikt aan greppelkanten gebonden en vertoont dan ook een grote variatie in inclinatie. Het kan ook groeien op de bosbodem, meestal als sprake is van enig microreliëf bovenop rillen of zelfs tractorsporen. In jonge *Fraxinus* opstanden kan het voorkomen op dit microreliëf in schaduw van bijv. *Sambucus nigra* of *Prunus padus*. Dit type kan al binnen 20 jaar na aanplant aanwezig zijn, maar is dan vaak soortenarm met *Fissidens taxifolius* en *Eurhynchium hians*. Het is het algemeenste mosvegetatietype in de Flevolandse kleibossen.

- *Fissidens incurvus* - *F. taxifolius*-type

Dit type is nauw verwant aan het vorige.

Cluster	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Aantal opnamen	9	13	25	9	1	5	11	10	19	7	4
gem. aantal soorten	5,6	6,6	4,9	4,9	-	5,2	6,4	3,8	5,7	4,7	3,8
totaal aantal soorten	20	25	24	17	-	9	23	14	30	16	8
Gemiddelde bedekking	83	84	86	79	-	84	83	95	91	91	99
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Riccardia chamaedryfolia</i>		78	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aneura pinguis</i>	55	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-
<i>Fissidens taxifolius</i>	-	62	100	56	-	-	9	-	-	-	-
<i>Bryoerythrophyllum recurvir.</i>	-	100	4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fissidens adianthoides</i>	-	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Distichium capillaceum</i>	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chiloscyphos polyanthos</i>	-	23	12	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiomnium undulatum</i>	-	7	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eurhynchium hians</i>	-	7	24	11	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pohlia melanodon</i>	-	-	6	11	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fissidens incurvus</i>	-	-	4	100	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conocephalum conicum</i>	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-
<i>Fissidens bryoides</i>	-	18	-	-	-	100	73	-	11	-	-
<i>Rhizomnium punctatum</i>	11	8	4	-	-	-	82	-	37	-	25
<i>Atrichum undulatum</i>	11	15	4	44	-	-	64	100	79	-	50
<i>Dicranella heteromalla</i>	-	-	-	-	-	-	18	20	84	86	50
<i>Isopterygium elegans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	86	25
<i>Pellia epiphylla</i>	-	-	-	-	-	-	18	-	-	-	100
<i>Lophocolea heterophylla</i>	-	-	-	9	-	-	18	10	68	14	-
<i>Mnium hornum</i>	-	23	-	-	20	50	-	31	100	50	-
<i>Ceratodon purpureus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	16	-	-
<i>Polytrichum formosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	-
<i>Lepraria incana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	-
<i>Brachythecium rutabulum</i>		78	38	72	78	100	60	27	60	26	-
<i>Eurhynchium praelongum</i>		11	46	44	33	100	80	82	80	63	50
<i>Lophocolea bidentata</i>	33	54	24	33	-	20	27	20	6	-	-
<i>Pellia endiviifolia</i>	56	62	68	11	-	100	9	10	-	-	-
<i>Calliergonella cuspidata</i>	22	31	8	22	-	20	27	10	-	-	-
<i>Eurhynchium striatum</i>	11	31	8	-	-	40	27	20	11	-	-
<i>Brachythecium salebrosum</i>	22	54	28	22	-	-	-	-	11	-	-
<i>Bryum capillare s.l</i>	11	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Barbula convoluta</i>	11	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amblystegium serpens</i>	11	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	-	-	4	22	-	-	9	-	-	-	-
<i>Anisothecium varium</i>	11	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amblystegium riparium</i>	11	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-
<i>Leptobryum pyriforme</i>	11	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-
<i>Calypogeia fissa</i>	-	8	4	-	-	-	-	-	5	29	25
<i>Hookeria lucens</i>	-	-	-	-	-	-	18	10	-	-	-

<i>Aulacomnium androgynum</i>	-	-	-	-	-	-	-	21	14	-
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	-	-	-	-	-	-	9	10	5	-
<i>Hypnum cupressiforme</i>	-	8	-	-	-	-	-	10	-	-
<i>Cladonia species</i>	-	9	-	11	-	-	-	-	-	18
<i>Campylopus introflexus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14
<i>Dicranum scoparium</i>	-	-	-	-	-	-	9	-	5	14
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	-	-	-	-	-	9	10	26	-	-
<i>Pohlia nutans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14
<i>Cladonia fimbriata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14

Eenmaal waargenomen soorten:

Fossombronja spec. 1, Preissia quadrata 1, Weissia controversa 3, Plagiomnium cuspidatum 3, Campylium elodes 3, Didymodon fallax 4, Climacium dendroides 6, Cephaloziella divaricata 8, Rhytidiadelphus squarrosus 9, Plagiothecium nemorale 9, Lepidozia reptans 9, Isothecium myosuroides 9, Polytrichum longisetum 9, Plagiothecium laetum 9, Pleurozium schreberi 9, Cladonia coniocraea, Calypogeia muelleriana 10, Polytrichum commune 10, Hypnum jutlandicum 10.

Tabel I: Synoptische tabel betreffende mosbegroeiingen op beschaduwde greppelkanten in Flevoland. Onderaan de tabel zijn de soorten weergegeven die eenmaal zijn waargenomen. Vermeld is het cluster waartoe zij behoren.

Kensoort is *Fissidens incurvus*, die massaal aanwezig kan zijn. Overigens ontbreken exclusieve soorten. Enkele soorten komen in dit en één van de vorige typen gezamenlijk voor: *Fissidens taxifolius*, *Eurhynchium hians* en *Pohlia melanodon*.

Het type komt enerzijds voor op neutrale tot basische keileem, anderzijds op klei. In de boomlaag komen diverse soorten voor, waarvan *Quercus robur* de hoogste frequentie heeft. Er bestaat een voorkeur voor naar het zuiden tot westen gerichte greppelkanten. Het type komt zowel voor in de Noordoostpolder als in Oostelijk Flevoland.

- *Conocephalum conicum*-type

Conocephalum conicum komt op verspreide plaatsen in het Kuinderbos voor op kalkhoudend fijn zand onder *Fraxinus excelsior*. Hier vormt het grote plakken, die vaak worden omringd door pleurocarpe

mossen. Het is als apart type onderscheiden.

- *Pellia endiviifolia* - *Fissidens bryoides*-type

Dit type wordt gekenmerkt door het voorkomen van *Pellia endiviifolia* en *Fissidens bryoides*. Het type komt voor op kalkhoudend, fijn zand, in matig diepe tot diepe greppels met een lage waterstand. De pH KCl is altijd hoger dan 7. Er is sprake van matige beschaduwing, bijvoorbeeld door *Picea sitchensis*.

Het type is alleen bekend van het Kuinderbos, waar het beperkt is tot het veenafbraakgebied. Het is een pioniergemeenschap van kale gedeelten, die binnen een jaar met dit type begroeid zijn. Bij successie verschijnen pleurocarpen als *Brachythecium rutabulum* en *Eurhynchium striatum*. Bij erosie van de greppelwand verdwijnen deze pleurocarpen, om binnen het jaar te worden opgevolgd door het *Pellia endiviifolia*-type.

folia-Fissidens bryoides-type.

Op lichtere plekken kan het overgaan in het *Bryoerythrophyllum recurvirostre* - *Fissidens taxifolius*-type.

- *Rhizomnium punctatum* - *Fissidens bryoides*-type

Het *Rhizomnium punctatum* - *Fissidens bryoides*-type wordt gekenmerkt door de combinatie van *Atrichum undulatum*, *Fissidens bryoides* en *Rhizomnium punctatum*. Kensoorten ontbreken. Het type komt voor op zure substraten (pH KCl gemiddeld 4,8) en is zowel aan te treffen op keileem als op matig fijn zand. In de boomlaag komen diverse soorten voor. *Fraxinus excelsior* heeft de hoogste frequentie. Het type ontbreekt als bijvoorbeeld *Quercus robur* of *Fagus sylvatica* in de boomlaag domineert. Er bestaat geen voorkeur voor een bepaalde inclinatie of expositie. Het type is enkele keren aangetroffen in de bossen van de Noordoostpolder.

- Dominantiotype van *Atrichum undulatum*

Het dominantietype van *Atrichum undulatum* komt voor op matig fijn zand en keileem met gemiddeld een pH KCl van 3,7. Binnen de Noordoostpolder is het algemeen op keileem en langs greppels op matig fijn zand in het Voorsterbos. Hier is na het droogvallen van de polder de pH met 3 - 4 eenheden gedaald. In het Kuinderbos is het niet zeldzaam bovenaan greppelkanten, waar tijdens het graven vaak weinig materiaal is beland. Dit verklaart ook de relatief lage waarde voor de inclinatie. Het type komt ook in Oostelijk Flevoland voor. De boomlaag kan gevarieerd van samenstelling zijn. De belangrijkste groeiplaatsen worden gevonden onder *Quercus robur*.

- *Dicranella heteromalla*-type

Dit type wordt gekenmerkt door *Dicranella heteromalla*, *Lophocolea heterophylla* en *Atrichum undulatum*. *Plagiothecium curvifolium* is exclusief voor het type. Ook diverse andere soorten komen alleen in dit type voor, maar deze zijn te zeldzaam om als differentiërend te worden beschouwd. Het betreft *Lepidozia reptans*, *Polytrichum longisetum*, *Isothecium myosuroides* en *Plagiothecium nemorale*.

Het type komt op zure substraten voor (pH KCl is gemiddeld 3,6), zowel op matig fijn zand, verzuurd keileem als veen. Het is op kalkrijke greppelkanten vaak aanwezig in de 'stem-flow' van bijv. *Carpinus betulus* of *Fagus sylvatica*. *Dicranella heteromalla* en *Lophocolea heterophylla* treden dan vaak als meest opvallende soorten op. Het type komt zowel voor in de Noordoostpolder als Oostelijk Flevoland. De cluster met opnamen is niet homogeen, wat ook blijkt uit de grote spreiding in het ordinaatiediagram (Figuur 4).

- *Isopterygium elegans* - *Mnium hornum*-type

De opnamen van dit type zijn op één na gemaakt op het oude land. Belangrijkste differentiërende soort is *Isopterygium elegans*. Daarnaast treden *Polytrichum formosum* en *Lepraria incana* als differentiërend op. Het type is op het oude land zeer algemeen op greppelkanten en andere reliëfrijke beschaduwde plekken, vaak met beschaduwing van *Fagus sylvatica* of *Quercus robur*. De gemiddelde pH is iets lager dan bij het vorige type (pH KCl = 3,2). De bodem bestaat steeds uit matig fijn zand, met een enkele centimeters dikke humeuze laag.

- *Pellia epiphylla*-type

Dit type is binnen Flevoland bekend van

keileem en matig fijn zand. Het gaat steeds om locaties met het hele jaar waterhoudende kavelsloten, waar het type groeit op steile kanten, op een zure bodem, in een zone boven de waterlijn.

Een deel van de opnamen is afkomstig van het oude land. Het type is hier zeer algemeen langs diepe bosgreppels en beken. *Pellia epiphylla* wordt begeleid door o.a. *Mnium hornum*, *Dicranella heteromalla* en *Atrichum undulatum*.

Ordinatie

Figuur 4 toont de resultaten van een DCA ordinatie. De opnamen behorende bij het *Fissidens taxifolius* - *Bryoerythrophyllum recurvirostre*-type vormen een aparte cluster in vergelijking met de overige *Fissidens taxifolius*-typen (niet apart onderscheiden). De eigenwaarde van de eerste as is 0,57. Zij is significant gecorreleerd met de variatie in bodemtypen (p 0,001). De tweede as heeft een eigenwaarde van 0,25 en is significant gecorreleerd met het lichtklimaat (p 0,001). De derde as heeft een waarde van 0,19 en is significant gecorreleerd met de pH (p 0,001).

De positie van enkele bijzondere soorten

In tabel I staan landelijk gezien diverse zeldzame soorten. *Preissia quadrata* is zeldzaam in Flevoland. Verspreid komen groeiplaatsen voor in het Kuinderbos, het Bremerbergbos, bij Zeewolde (Bremer 1991) en bij Elburg. Bij Zeewolde komt zij voor in het *Aneura pinguis* - *Bryum pseudotriquetrum*-type. De enige terrestrische Nederlandse vindplaats van *Distichium inclinum* betreft het *Bryoerythrophyllum recurvirostre* - *Fissidens taxifolius*-type binnen het Kuinderbos. *Hookeria lucens* was niet zeldzaam in greppels binnen het veenaafbraakgebied binnen het Kuinderbos. Hier werd de soort omgeven door begroei-

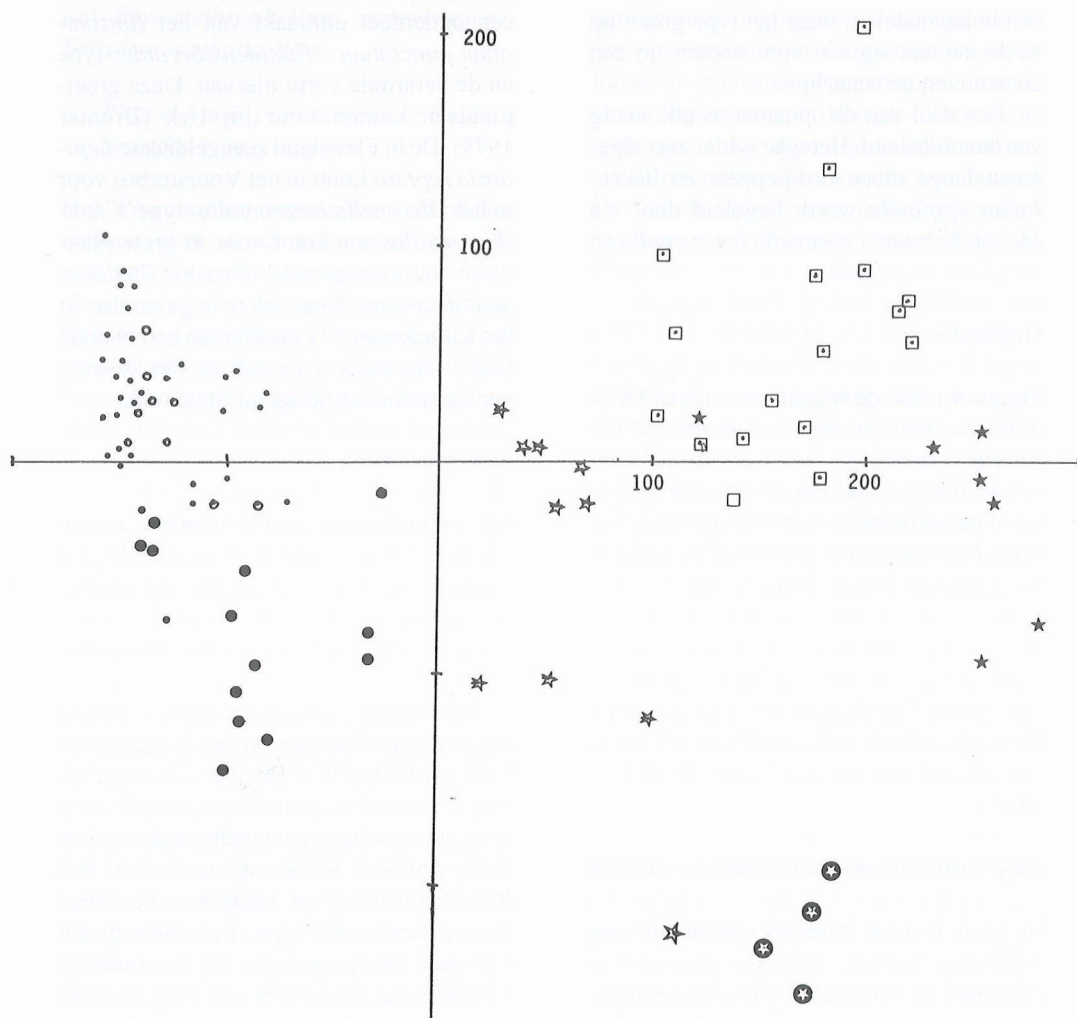
ingen van pleurocarpe mossen. Anders is de situatie op keileem, waar *Hookeria lucens* een onderdeel uitmaakt van het *Rhizomnium punctatum* - *Fissidens bryoides*-type en de verarmde vorm hiervan. Deze groeiplaatsen komen voor bij Urk (Bremer 1979). De in Flevoland zeer zeldzame *Lepidozia reptans* komt in het Voorsterbos voor in het *Dicranella heteromalla*-type. *Ctenidium molluscum* komt voor in grote plakaten, die ontstaan zijn binnen het *Fissidens taxifolius*-type. Deze soort is gevonden in het Kuinder- en Voorsterbos en op het oude land in hetzelfde type ook op het keileem van de spoorsnijing bij Steenwijk.

Synsystematiek

Op greppelkanten in Flevolandse bossen kunnen 11 typen worden onderscheiden die voldoen aan de eis dat acrocarpen een belangrijk aandeel hebben in deze begroeiingen en de kruidlaag nauwelijks van betekenis.

Het *Bryum pseudotriquetrum* - *Aneura pinguis*-type sluit aan bij het Caricion davallianae Klika 1934. Het laat zich mogelijk omschrijven als een niet eerder beschreven mosgemeenschap, maar nader onderzoek is nodig om haar status vast te stellen. Het *Bryoerythrophyllum recurvirostre*-*Fissidens adianthoides*-type, het soortenrijke *Fissidens taxifolius*-type, het soortenarme *Fissidens taxifolius*-type en *Fissidens incurvus* - *F. taxifolius*-type kunnen alle vier beschouwd worden als vormen van het *Fissidentietum taxifolii* Heinemann et Vanden Berghen 1946. Kensoorten (eventueel ook voor hogere eenheden) zijn *Fissidens taxifolius*, *Eurhynchium hians* en zwakker *Fissidens incurvus*.

Het *Bryoerythrophyllum recurvirostre*-*Fissidens adianthoides*-type onderscheidt zich duidelijk van de verwante typen door *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (hoge presentie en bedekkingswaarden), *Fissi-*



Figuur 4: Ordinatie van mosvegetatie-opnamen van beschaduwde greppelkanten in Flevoland (as 3 uitgezet tegen as 1). o = *Bryum pseudotriquetrum*-*Aneura pinguis*-type, o = *Bryoerythrophyllum recurvirostre* - *Fissidens taxifolius*-type, • = *Fissidens taxifolius*-typen, * = *Rhizomnium punctatum* - *Fissidens bryoides*-type, □ = *Dicranella heteromalla*-type, * = *Isopteryngium elegans* - *Mnium hornum*-type, * = *Pellia epiphylla*-type.

dens adianthoides en *Distichium inclinatum*. Het type komt vooral binnen het Kuinderbos voor en komt in verspreiding

overeen met zeldzame kalkminnende varens. In de ordinatie (Figuur 4) vormen de opnamen van dit type een aparte cluster.

Het type is mogelijk te omschrijven als een aparte subassociatie van het *Fissidentietum taxifolii* (F.t. *bryoerythrophylletosum*). *Bryoerythrophyllum recurvirostre* is ondermeer met *Fissidens adianthoides* kenmerkend voor noordhellingen in de kalkrijke duinen en behoort daar tot het *Tortello-Bryoerythrophyllietum* (Boerboom 1960) (zie ook bijdrage van de Bruin et al. in dit nummer).

Binnen het *Fissidens taxifolius*-type kunnen twee subtypen worden onderscheiden. Het ene komt voor op kalkhoudend zand en keileem (gemiddeld 5,7 soorten per opname), het andere op lutumhoudende grond (gemiddeld 4,3 soorten per opname). De soortenrijke vorm kan als subassociatie *inops* worden onderscheiden, de soortenarmere vorm soms als fragment van het *Fissidentietum taxifolii*. Het *Fissidens taxifolius*-*F. incurvus*-type verschilt enkel door het optreden van *Fissidens incurvus*. Dit type wordt hier beschouwd als vorm van het *Fissidentietum taxifolii*. Uit de landelijke studie (Van Dort & Siebel 1995) zal moeten blijken in hoeverre de typen een meer dan regionale geldigheid hebben. Von Hübschmann (1986) plaatst in navolging van Heinemann & Vanden Berghen (1946) het *Fissidentetum taxifolii* onder de synusiae van pleurocarpen, het *Eurhynchion* Waldheim 1944. In de successie gaan de typen over in begroeiingen die tot het *Eurhynchion* te rekenen zijn, wat tot op zekere hoogte ook geldt voor de greppelbegroeiingen in Flevoland. De begroeiingen op greppelkanten zijn echter als mosgemeenschappen te beschrijven en niet als synusiae; het betreft een apart habitat, aangezien de beschaduwde greppelkanten gemiddeld gezien een geringe begroeiing van hogere planten kennen en uit PQ-onderzoek blijkt dat de *Fissidens taxifolius*-typen zich vele jaren kunnen handhaven.

Het *Conocephalum conicum*-type is te plaatsen in het *Pellio-Conocephaletum*.

Deze gemeenschap is kenmerkend voor beekwanden. De situatie is Flevoland wijkt daar nogal van af, omdat het hier niet om een beekmilieu gaat. Het *Rhizomnium punctatum*-*Fissidens bryoides*-type sluit goed aan bij het *Fissidentetum bryoidis* Philippi 1965. Het *Pellia endiviifolia* - *Fissidens bryoides*-type vertoont enige verwantschap met het *Fissidentetum bryoidis*, maar lijkt sterker verwant met het *Fissidentetum taxifolii*. Het *Isopterygium elegans* - *Mnium hornum*-type komt overeen met het *Isopterygium schimperii* Von Hübschmann 1975. Het *Atrichum undulatum* - *Dicranella heteromalla*-type vertoont ook overeenkomsten met deze gemeenschap. De in tabel I weergegeven cluster is echter niet homogeen en bestaat uit opnamen die te beschouwen zijn als Rompgemeenschap van *Mnium hornum*, Rompgemeenschap van *Dicranella heteromalla* en tot een variant van de *Dicranella heteromalla*-gemeenschap Nörr 1969. met een groot aandeel van *Lophocolea heterophylla* en *Atrichum undulatum*. Het type wordt gekenmerkt door klasse- en verbondskensoorten van de *Dicranelletea heteromallae* Mohan 1978/ *Dicranellion heteromallae* (Philippi 1956) Philippi 1963, en kan daarom niet als associatie worden omschreven. Het *Atrichum undulatum*-type is op de vatten als Rompgemeenschap van *Atrichum undulatum* en verwant aan het *Atrichum undulatum*-*Dicranella heteromalla*-type. *Atrichum undulatum* is kensoort van de *Dicranelletea heteromallae* Mohan 1978. Het *Pellia epiphylla*-type is beschreven als *Pelletium epiphyllae* Schade 1923. Ook deze associatie hoort thuis in het *Dicranellion heteromallae* (Philippi 1956) Philippi 1963.

Oecologie

De opnamen vallen uiteen in twee groepen; neutrofytische en acidofytische typen.

Vegetatietype	1	2	3	4	6	7	8	9	10	11
Aantal opnamen	9	13	25	10	5	11	10	19	7	4
Aantal buiten polders	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3
Kwel	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Grondsoort (%)										
Klei	.	.	.	30	.	.	.	.	.	.
Zware zavel	22	.	36	.	.	.	.	.	.	.
Lichte zavel	.	.	20	.	.	.	.	.	.	.
Fijn zand	12	69	20	.	80	18	.	5	.	.
Matig fijn zand	66	.	.	.	.	27	70	42	100	75
Keileem	.	31	24	70	20	54	30	47	.	25
Veen	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.
Boomlaag	Ag S Fe Fe		Fe, 9 ssp.		Pc Q	9 ssp	7 ssp	6 ssp.	4 ssp.	Q Pi
	Q (50%)			Fe (46%)			Q (42%)			
Erosie	0	0	+	+	++	0	0	0	0	0
pH KCl	7.2±	7.0	7,0	7,0	7,0	4,8±	3,7 ±	3,6 ±	3,2 ±	4,2
	0,4	0,7	.	.	.	0,8	0,4	0,3	0,1	.
n =	3	16	14	6	5	4	6	9	3	1
Inclinatie (°)	52.8 ±	60.8	43,9	49,2	49,0	58,4	43,5	44,3	55,4 ±	80,0 ±
	7,5	7,6	14,4	13,7	7,4	16,5	11,4	9,5	10,4	13,0
Expositie	i	NO	i	W-Z	NO	i	i	i	-	-
Greppeldiepte	38±6	73±14	61±36	94±65	69±11	78±57	58±28	58±20	-	-
Leeftijd (jaren)	21-26	34-43	20-43	25-42	35-41	22-41	27-36	31-42	-	-
Gem. aantal soorten per opname	5,6	6,6	4,9	4,9	5,2	6,4	3,8	5,7	4,7	3,8
Totaal aantal soorten	20	25	24	17	9	23	14	30	16	8

Tabel II: De oecologische eisen van de onderscheiden vegetatietypen

1. *Aneura pinguis* - *Bryum pseudotriquetrum*-type, 2. *Bryoerythrophyllum recurvirostre* - *Fissidens adianthoides*-type, 3. *Fissidens taxifolius*-typen (soortenarm-soortenrijk), 4. *Fissidens incurvus* - *F. taxifolius*-type, 6. *Pellia endiviifolia* - *Fissidens bryoides*-type, 7. *Rhizomnium punctatum* - *Fissidens bryoides*-type, 8. Dominantietype van *Atrichum undulatum*, 9. *Mnium hornum* - *Dicranella heteromalla*-type, 10. *Isopteryngium elegans* - *Mnium hornum*-type, 11. *Pellia epiphylla*-type.

+ = aanwezig, boomlaag: Fe = *Fraxinus excelsior*, Fs = *Fagus sylvatica*, Q = *Quercus robur*, Ag = *Alnus glutinosa*, Pi = *Pinus*, Pc = *Picea*, Be = *Betula*, S = *Salix*, vet = belangrijkste soort in boomlaag, greppelwandering: 0 = niet tot weinig, + = matig, ++ = sterk, i = indifferent.

Het *Aneuro-Bryetum pseudotriquetri* onderscheidt zich oecologisch van alle andere typen door de sterke invloed van (locale) randmeerkwel, de relatief jonge omstandigheden, het voorkomen in ondiepe greppels die voor een belangrijk deel van het jaar waterhoudend zijn en de lichtrijke omstandigheden.

Het *Fissidentietum taxifolii bryoerythophylletosum* onderscheidt zich als subassociatie vooral door de geringe mate van erosie die binnen deze gemeenschap optreedt. Het ecologische verschil met het *Fissidentietum taxifolii inops* is klein.

Het *Fissidentietum bryoidis* onderscheidt zich van alle andere typen door de combinatie van fijn kalkhoudend zand, door zijn pionierskarakter en de matige beschaduwing van haar groeiplaatsen.

Fissidentietum bryoides, Rompgemeenschap van *Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla*-gemeenschap en *Isopterygium schimperi* vertonen in deze volgorde een dalende gemiddelde pH. Het *Isopterygium schimperi* onderscheidt zich door zijn binding aan humeuze zandbodems. De andere gemeenschappen komen ook op keileem voor. Het *Pellietum epiphyllae* onderscheidt zich van alle andere syntaxa door de hoge gemiddelde inclinatie en het hele jaar aanwezig zijn van water (en de daarmee samenhangende constant hoge luchtvochtigheid). De gemeenschap komt dan ook optimaal voor langs laaglandbeken met sterk zuur substraat.

Fissidens bryoides neemt een bijzondere positie in, omdat zij zowel op kalkhoudend als zuur substraat groeit.

Uit de ordinatie (Figuur 4) blijkt het belang van bodem, pH en licht als verklarende factoren voor het onderscheid van de typen. Wat de vochtigheid betreft, kwamen veel typen met elkaar overeen. De dikte van de humuslaag kan een belangrijkere verklarende variabele zijn dan uit de studie blijkt, omdat zij niet consequent

is gemeten. Opvallend is voorts dat de mosgemeenschappen op neutraal substraat vaak op lichtere plekken groeien, de acidofytische gemeenschappen op de donkerder plekken met *Quercus robur* of *Fagus sylvatica* in de boomlaag. Deze boomsoorten dragen dan ook zowel via het lichtklimaat als hun verzurende strooisel bij aan het bestaan van deze mostypen.

De relatie tot het oude land

Blad- en levermossen hebben fijne sporen, waarmee ze binnen korte tijd nieuwe habitats kunnen bevolken. Voor de meer dan 20 jaar oude polderbossen in deze studie werd verondersteld dat alle te verwachten soorten ook inderdaad aanwezig zouden zijn. Blijkens PQ onderzoek aan mossen bleken zich in het Voorsterbos in de periode 35 tot 45 jaar geen nieuwe soorten te vestigen (Bremer 1998). Binnen het Flevolandse *Fissidentietum taxifolii* ontbreken soorten als *Mnium marginatum* en *Mnium stellare*, die in Limburg wel in deze gemeenschap voorkomen (schr. med. K.W. van Dort en H.N. Siebel). Het ontbreken kan samenhangen met het dispersievermogen. Beide soorten hebben relatief zware sporen. Ze zijn kenmerkend voor oude bossen en niet bekend van Flevoland (Bremer & Ott 1990). Van de door Von Hübschmann (1986) genoemde soorten van de *Dicranella heteromalla*-gemeenschap is het vrijwel ontbreken van *Lepidozia reptans* opvallend. Deze soort is maar op één plek in Flevoland gevonden, terwijl de gemeenschap, vooral in de oudere bossen van de Noordoostpolder, niet zeldzaam is.

Voor blad- en levermossen die zich binnen Nederland vooral ongeslachtelijk verspreiden komen vele in Flevoland voor (Bremer & Ott 1990). Een uitzondering hierop vormt *Isopterygium elegans*, die in Flevoland zeer zeldzaam is, op het oude land heel algemeen op sterk zure kanten.

Tabel I geeft als gemiddelde pH van zijn groeiplaatsen 3,2. Zijn zeldzaamheid binnen de nu ook al verzuurde delen van Flevoland (keileem, Urkzand) kan goed samenhangen met haar dispersievermogen, omdat *Isopterygium elegans* geen sporen en alleen gemmen vormt in Nederland.

Dankwoord

Met dank aan Heinjo During, Klaas van Dort en Henk Siebel voor commentaar en aanvullende informatie op het manuscript.

Summary

In the province of Flevoland (the former Zuiderzee) bryophyte vegetation on trench sides in woodlands plantations were surveyed. The trenches were dug for drainage but most of them have a low water-table.

Eleven vegetation-types have been described, three of them belonging to the *Fissidentietum taxifolii* and linked with neutral soil types. The *Bryoerythrophyllum recurvirostre* -*Fissidens taxifolius*- type probably can be assigned as subassociation (F. t. bryoerythrophylletosum). An *Aneura pinguis*-*Bryum pseudotriquetrum*-type was linked with a combination of trench-sides, seepage in young plantations with a relatively high lightfall. More information is needed to ascertain its syntaxonomical position. Five types were described from acid soils, belonging to the *Fissidentietum bryoidis*, the *Isopteryngietum schimperi*, *Pellietum epiphylla* and some basal communities. A DCA ordination indicated the importance of soil type, pH and lightfall. Only some of the species to be expected are nowadays absent or very rare due to their restricted ability for dissemination (e.g. *Isopterygium elegans*).

Gerefereerde literatuur

- Arnolds, E. (1982). Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Vol.2. Dissertatie. J.Cramer, Vaduz. 510 pp.
- Barkman, J.J. (1958). Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen. 202 pp.
- Bremer, P. (1979). *Loeskeobryum brevirostre* (P.B) Fl., *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm en *Plagiochila asplenoides* (L.) Dum. in de Noordoostpolder. *Lindbergia* 5(2): 111 - 114.
- Bremer, P. (1988). Veranderingen in de varenflora van het Kuinderbos in 10 jaar. *De Levende Natuur* 89: 74 - 80.
- Bremer, P. (1991). De eendagsexcursie naar Zeewolde op 7 oktober 1989. *Buxbaumia* 26: 5 - 13.
- Bremer, P. (1994). De betekenis van greppels voor de paddestoelflora I. Proefvakken op keileem. *Coolia* 37: 9 - 22.
- Bremer, P. (1996). *Scleroderma citrinum* en *Boletus parasiticus* in Flevoland. *Coolia* 39(4): 211 - 219.
- Bremer, P. (1998). De ontwikkeling van de flora in de Flevolandse kleibossen. *De Levende Natuur* 99: 153 - 159.
- Bremer, P. (1998). Dynamiek van mosbegroeiingen, met name van het *Fissidentietum taxifolii*, op beschaduwde greppelkanten. Rapport.
- Bremer, P. & E.C.J. Ott (1990). The establishment and distribution of bryophytes in the woods of the IJsselmeerpolder, The Netherlands. *Lindbergia* 16: 3 - 18.
- Dort, K. van & H. Siebel (1995). Mosgemeenschappen van Nederland: een eerste aanzet. *Stratiotes* 10: 28 - 32.
- During, H.J. & B. ter Horst (1985). Life span, mortality and establishment of bryophytes in two contrasting habitats. *Abstracta Botanica* 9 (2): 145 - 158.
- During, H.J. & G.A.C.M. Verschuren

- (1988). Influence of the tree canopy on terrestrial bryophyte communities: microclimate and chemistry of through-fall. In: J.J. Barkman & K.V. Sykora (ed.). *Dependent plant communities*: 109 - 111.
- Heinemann, P. & C. Vanden Berghen (1946). Aperçu sur la végétation bryophytique de la forêt d'Anlier. *Bull. Soc. Bot. Belg.* 78: 57 - 64.
- Hennekens, S.M. (1995). Turbo(veg). Programmatuur voor invoer, verwerking en presentatie van vegetatiekundige gegevens. IBN-DLO.
- Hübschmann, A. von (1986). Prodrömus der Moosgesellschaften Zentral-europas. *Bryophytorum bibliotheca* 32. Berlin/Stuttgart. 413 pp.
- Kruijsen, B. (1982). Terrestrische en epilithische mosgezelschappen in grubben van het Savelsbos (Z.-Limburg). Doctoraalverslag.
- Pol, J. van den, G. Stam, & P. van der Vet (1976). Een onderzoek naar mosbegroeiingen op houtwallen in het Kromme rijs gebied en de Utrechtse heuvelrug nabij Doorn in samenhang met hun milieufactoren. Doctoraalverslag Rijksuniversiteit Utrecht.
- Strijbosch, H. (1973). Soziologie und Ökologie einiger Moosgesellschaften saurer Erdraine in der Umgebung Nijmegen und in Süd-Limburg. *Vegetatio* 27: 71-100.
- Toorn, J. van der., B. Donougho & M. Brandsma (1969). Verspreiding van wegbermplanten in Oostelijk Flevoland. *Gorteria* 4(9): 151 - 160