

DE BETEKENIS VAN GREPPELS VOOR DE PADDESTOELFLORA I. PROEFVAKKEN OP KEILEEM

Piet Bremer, Roelingsbeek 1, 8033 BM Zwolle

In order to investigate the extent to which the mycoflora of ditches contributes to the variation in the mycoflora of a wood, two plots were established in a planted wood on boulder clay in the Voorsterbos (Noordoostpolder, the Netherlands). The mycoflora of the plots was recorded for seven years, and vegetation relevés were made. The first plot, 60 m², consisted of two ditches, the second one, 70 m², of the planted wood (*Carpinus-Fraxinus*) between. In the wood-plot 58 species were recorded, in the ditch-plot 78 species, of which 31 were restricted to the ditch-plot. Mycorrhizal species represented 38% (ditch) - 42% (wood) of the total number of species in both plots. The number of species (per visit) as well as the number of species per year and the density of carpophores were highest in the ditch-plot. *Cortinarius obtusus* emerged as the most abundant species with densities up to 1051 carpophores/100 m². Succession in the mycoflora did not appear during the investigation. The ditch-plot proved to be the richer in macrofungi, and the presence of ditches seems to enhance the variation in the mycoflora in planted woods. Among the factors which may explain the differences between the plots are the presence of *Alnus* along the ditches, the small-scale erosion of the ditch-sides, the species-rich moss vegetation in the ditches and the microclimate.

1. Inleiding

Sinds 1975 wordt door de Werkgroep Mycologisch Onderzoek IJsselmeerpolders onderzoek verricht aan de paddestoelflora in de bossen van de provincie Flevoland. Het onderzoek bestond aanvankelijk uitsluitend uit het inventariseren van opstanden in zo veel mogelijk bossen. Tijdens de inventarisatie is vanaf het begin veel aandacht geweest voor habitat- en substraatkeuze van soorten. Hierbij viel het op dat juist in greppels paddestoelen voor kunnen komen die in het aangrenzende bos ontbreken. Zo werd in 1981 *Entoloma strigosissimum* 'in enorme aantallen' gevonden in greppels in het Jagersveld en bleek *Helvella solitaria*, die pas in 1980 voor het eerst in ons land werd ontdekt, vrijwel beperkt tot greppels (Tjallingii & Tjallingii-Beukers, 1982). In de totaalijst voor de polderbossen (periode 1975 - 1985) zijn 1200 soorten vermeld. Bij 21 soorten is vermeld dat zij vooral in greppels zijn gevonden, waaronder zes soorten *Peziza* (WMOIJ, 1986), maar ook een zeldzame soort als *Leucoscypha patavina* (Ernst, 1982).

Uit ander onderzoek in de polderbossen (Bremer, 1988) blijkt dat greppels ook een belangrijk habitat vormen voor varens, blad- en levermossen. Van de 24 verschillende soorten varens die in het Kuinderbos zijn waargenomen, zijn er 18 geheel of grotendeels afhankelijk van greppels.

Deze waarnemingen leidden tot een vraagstelling in hoeverre de aanwezigheid van greppels bijdraagt tot een grotere variatie in de paddestoelflora. Met het oog op deze vraagstelling werden in 1985 in het Voorsterbos twee proefvakken en in het Kuinderbos 6 proefvakken uitgezet. Dit artikel beperkt zich tot de resultaten van de beide proefvakken in het Voorsterbos.

Het onderzoek aan paddestoelen aan de hand van proefvakken werd in Nederland geïntroduceerd door Barkman (1976) en is sindsdien vooral toegepast door onderzoekers aan het Biologisch Station Wijster. Het onderzoek had vooral een mycosociologisch doel, ofwel in hoeverre paddestoelen bepaalde vegetatietypen typeren. Dit onderzoek leverde veel autoecologische kennis op (o.a. Arnolds, 1982; Jansen, 1981). Proefvak-onderzoek kan ook plaatsvinden om de effecten van ingrepen te beoordelen, bijvoorbeeld de invloed van afplaggen op de paddestoelflora in bermen (Keizer, 1992) en het effect van bemesting (Kuyper & de Vries, 1990). Onderzoek aan proefvakken bij Zwolle had bovendien tot doel de relatie tussen neerslag en fructificatie nader te bestuderen (Bremer, 1992). Het onderzoek in het Voorsterbos had primair tot doel de betekenis van greppels te onderzoeken en nader te kwantificeren.

2. Materiaal en methode

2.1. Beschrijving van de proefvakken

Het onderzoek werd uitgevoerd in een vak van 130 m², dat opgedeeld was in een 'centraal' proefvak op een akker (rabat, 5 m breed) tussen twee greppels met een oppervlak van 70 m² ('bosproefvak'), en een proefvak bestaande uit de beide greppels grenzend aan het bosproefvak met een breedte van circa 2 m (totaal oppervlak 60 m²).

De proefvakken werden in dit deel van het Voorsterbos gekozen vanwege de eerder geconstateerde rijkdom aan paddestoelen (Tjallingii, 1978) met o.a. *Leccinum griseum*, *Thelephora anthocephala*, *Boletus luridus* en *Hygrotrama foetens*, waarbij al eerder was opgevallen dat de greppels een bijdrage leverden aan deze rijkdom. Van de proefvakken was echter niet vooraf bekend of de greppels rijker waren dan de rabatten.

Beide proefvakken liggen in een in 1951 aangeplante opstand van Haagbeuk en Es op kavel T 7 binnen het Voorsterbos (coördinaten 188,5 / 520,6). In het greppelproefvak komt tevens de Zwarte els voor. De bodem van beide proefvakken bestaat uit keileem. Door de sterke schaduwwerking van Haagbeuk is de kruidlaag weinig ontwikkeld (< 5%), evenals de struiklaag. In de kruidlaag komt o.a. *Epipactis helleborine* voor (tabel 1). De bodem heeft in het bosproefvak een pH KCl 6 - 7. Het greppelproefvak bestaat uit twee greppelgedeelten. In beide bedekt de moslaag 50 - 60%. In het ene traject komen 19 soorten mossen voor, die wijzen op een neutrale bodem (o.a. *Fissidens taxifolius*, *Fissidens exilis*). De pH KCl is hier $6,4 \pm 0,6$ ($n = 3$). In het andere traject komen 11 mossoorten voor, acidofytische (zuurminnende) soorten bepalen hier het aspect. De pH KCl bleek hier $4,2 \pm 0,2$ ($n = 3$). Het greppelproefvak vertoont dus veel variatie in de moslaag die sterk samenhangt met de variatie in pH (tussen 4,1 en 7,0).

In de proefvakken komt nauwelijks een strooisellaag voor: het strooisel van Haagbeuk en Es verteert snel. Het bosgebied is door de greppels sterk ontwaterd. De greppels zijn gemiddeld bovenaan 2,0 m breed, onderin 0,8 m breed en 0,5 m diep. Juist in het winterhalfjaar kunnen de greppels waterhoudend zijn, maar nooit meer dan voor een kwart van de greppeldiepte.

Gedurende de acht jaar van het onderzoek werden in de vegetatie weinig wijzigingen geconstateerd. Het zeldzame mos *Thamnum alopecurum* vestigde zich omstreeks 1988 in het greppelproefvak.

	bos	greppel		bos	gr1	gr2
bedekking boomlaag	80%	80%	moslaag			
bedekking struiklaag	-	5%	<i>Mnium hornum</i>	p1	p1	3
bedekking kruidlaag	5%	5%	<i>Brachythecium rutabulum</i>	p1	p1	p1
bedekking moslaag	60%	55%	<i>Eurhynchium praelongum</i>	2	4	1
			<i>Eurhynchium striatum</i>	3	1	-
boomlaag			<i>Pseudoscleropodium purum</i>	a1	p1	-
<i>Carpinus betulinus</i>	5	idem	<i>Dicranella heteromalla</i>	p1	-	a4
<i>Fraxinus excelsior</i>	2	idem	<i>Polytrichum formosum</i>	-	a4	p1
<i>Alnus glutinosa</i>	1	idem	<i>Atrichum undulatum</i>	-	a1	a4
			<i>Plagiothecium denticulatum</i>	-	p1	p1
kruidlaag			<i>Lophocolea heterophylla</i>	-	p1	a4
<i>Fraxinus excelsior</i>	1	p1	<i>Fissidens taxifolius</i>	-	a4	-
<i>Epipactis helleborine</i>	p1	p1	<i>Brachythecium salebrosum</i>	-	p1	-
<i>Poa trivialis</i>	p1	p1	<i>Thamnium alopecurum</i>	-	p1	-
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Vulgaria</i>	p1	p1	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	-	p1	-
<i>Ribes nigrum</i>	r1	1	<i>Fissidens exilis</i>	-	p1	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	r1	-	<i>Fissidens bryoides</i>	-	p1	-
<i>Carpinus betulinus</i>	a4	-	<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	-	p1	-
<i>Crataegus monogyna</i>	p1	-	<i>Climacium dendroides</i>	-	p1	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	p1	-	<i>Eurhynchium hians</i>	-	p1	-
<i>Fagus sylvatica</i>	p1	-	<i>Chiloscyphus polyanthos</i>	-	p1	-
<i>Dryopteris filix-mas</i>	p1	-	<i>Thuidium tamariscinum</i>	-	-	p1
<i>Dryopteris dilatata</i>	-	p1	<i>Rhizomnium punctatum</i>	-	-	a4
			<i>Cladonia fimbriata</i>	-	-	p1

Tabel 1. Samenstelling van de vegetatie van het bosproefvak en greppelproefvak (bij de mossen onderscheiden in twee greppeltrajecten gr1 en gr2. De boomlaag is aangegeven voor beide proefvakken tezamen. De bedekking is volgens de decimale schaal.

2.2. Methode

In de proefvakken werden alle grote soorten paddestoelen (korstjes en kleine ascomyceten niet) gedetermineerd en geteld, in de regel 4 - 6 maal per seizoen in de periode van eind augustus tot begin november. De proefvakken werden gedurende 7 jaar 36x bezocht, beide steeds op dezelfde dag.

In deze studie is van kleinere proefvakken uitgegaan omdat de invalshoek niet mycosociologisch was, maar gericht op vergelijking van beide habitats (rabat, greppel). Kleinere proefvakken zijn vooral ook gekozen omdat bij aanvang al bekend was dat het om een zeer rijk gebied ging en de tijd om de proefvakken op te nemen beperkt was. Achteraf gezien hadden beide proefvakken beter iets groter genomen kunnen worden (bijv. 100 m²).

Tijdens het onderzoek werden de vruchtlichamen niet verwijderd. Bij berekeningen voor de periodiciteit is Arnolds (1982) gevolgd. Correcties zijn uitgevoerd voor het aantal bezoeken per periode van 10 dagen. Voor het berekenen van de similariteit (overeenkomst tussen opnamen) is gebruik gemaakt van de Sørensen formule: $S = 2c/a + b$, waarbij a = aantal soorten in ene proefvak, b = aantal soorten in ander proefvak (of proefvak op ander tijdstip) en c = het aantal gemeenschappelijke soorten in beide proefvakken. De gebruikte afkortingen voor verschillende parameters zijn volgens Arnolds (1982).

Soort	Bosproefvak				Greppelproefvak			
	AF	VF	tDc	mDCv	AF	VF	tDc	mDCv
<i>Mycena galericulata</i> W	7	14	146	26	3	5	27	9 *r
<i>Laccaria amethystina</i> M	7	19	508	62	7	19	387	98
<i>Mycena arcangeliana</i> W	7	15	501	66	6	7	70	18
<i>Lactarius circellatus</i> M	7	14	195	22	7	18	284	45
<i>Rickenella fibula</i> H	7	14	324	59	7	22	860	282
<i>Thelephora anthocephala</i> H	7	13	82	22	7	17	266	51
<i>Xylaria hypoxylon</i> W	7	20	x	x	5	6	x	x **r
<i>Amanita phalloides</i> M	7	23	248	33	5	9	40	13 *r
<i>Laccaria laccata</i> M	7	17	519	115	7	22	1753	342
<i>Hypholoma fasciculare</i> W	7	9	433	229	5	6	48	25
<i>Tricholoma scalpturatum</i> M	7	16	309	36	6	14	85	33
<i>Cortinarius obtusus</i> M	7	23	1803	510	7	18	2543	954
<i>Russula fellea</i> M	6	10	139	41	7	15	161	33
<i>Mycena filopes</i> L	6	7	94	50	6	12	101	38
<i>Inocybe rimosa</i> M	6	10	69	27	3	3	40	35
<i>Inocybe griseo-lilacina</i> M	5	6	60	21	2	2	3	2
<i>Mycena galopus</i> L	4	6	38	13	5	7	42	10
<i>Mycena vitilis</i> L	4	5	9	3	4	5	10	3
<i>Rickenella setipes</i> H	4	6	17	7	6	13	173	85
<i>Hebeloma crustuliniforme</i> M	4	8	21	7	6	13	134	20
<i>Oudemansiella radicata</i> W	4	5	7	1	3	4	8	3
<i>Cortinarius alnetorum</i> M	3	3	17	5	4	8	63	33
<i>Cortinarius hinnuleus</i> M	3	6	17	9	4	4	75	42
<i>Galerina hypnorum</i> H	3	3	6	2	7	13	124	28 *gl
<i>Leotia lubrica</i> H	3	4	67	39	7	12	316	116 *gl
<i>Helvella macropus</i> H	3	4	41	29	1	4	25	12
<i>Cortinarius sertipes</i> M	3	7	145	50	3	5	68	37
<i>Russula fragilis</i> M	2	3	11	7	4	6	20	7
<i>Mycena leptcephala</i> L	2	3	50	32	3	6	66	33
<i>Conocybe species</i> H	2	2	7	4	5	8	18	5
<i>Inocybe obscura</i> M	2	2	3	2	7	22	950	262 **gl
<i>Inocybe mixtilis</i> M	2	3	14	9	1	1	1	2
<i>Psathyrella species</i> L	2	2	4	3	1	1	2	2
<i>Cortinarius cf rigidus</i> M	2	3	21	14	1	2	13	12
<i>Typhula erythropus</i> L	1	1	9	6	5	5	x	x
<i>Helvella crispa</i> H	1	1	1	1	1	1	2	2
<i>Psathyrella candolleana</i> L	1	1	1	1	5	6	20	12
<i>Cortinarius hemitrichus</i> M	1	1	8	8	1	1	2	2
<i>Entoloma minutum</i> H	1	1	7	7	1	1	2	2
<i>Inocybe flocculosa</i> M	1	2	3	1	2	3	27	22
<i>Entoloma apiculatum</i> H	1	2	4	2	4	5	50	23
<i>Pluteus podospileus</i> W	1	1	3	2	1	1	3	3
<i>Mycena tenerrima</i> W	1	1	6	6	1	1	3	3
<i>Crepidotus variabilis</i> W	1	1	x	x	3	3	x	x
<i>Inocybe geophylla</i> M	1	1	1	1	1	1	2	2
<i>Cortinarius species</i> M	1	1	1	1	2	2	17	15
<i>Pluteus atricapillus</i> W	1	1	1	1	1	1	2	2

Soort	Bosproefvak				Greppelproefvak			
	AF	VF	tDc	mDCv	AF	VF	tDC	mDCv
<i>Inocybe albomarginata</i> M	3	3	8	4	-	-	-	-
<i>Exidia truncata</i> W	2	2	x	x	-	-	-	-
<i>Clavariadelphus junceus</i> L	3	3	x	x	-	-	-	-
<i>Xylaria polymorpha</i> W	2	5	x	x	-	-	-	-
<i>Inocybe cookei</i> M	2	2	11	6	-	-	-	-
<i>Lycoperdon perlatum</i> H	2	4	6	1	-	-	-	-
<i>Meruliopsis corium</i> W	1	1	x	x	-	-	-	-
<i>Tubaria furfuracea</i> W	1	1	6	6	-	-	-	-
<i>Entoloma euchroum</i> W	1	1	3	3	-	-	-	-
<i>Inocybe kuehneri</i> M	1	1	28	28	-	-	-	-
<i>Leccinum griseum</i> M	1	1	1	1	-	-	-	-
<i>Amanita rubescens</i> M	-	-	-	-	6	9	65	18
<i>Ramariopsis tenuiramosa</i> H	-	-	-	-	5	9	111	33
<i>Mycena speirea</i> W	-	-	-	-	5	5	158	100
<i>Clavaria cf. daulinoyae</i> H	-	-	-	-	4	5	22	7
<i>Hemimycena spec.</i> H	-	-	-	-	4	8	37	15
<i>Xerocomus badius</i> M	-	-	-	-	4	4	32	18
<i>Mycena acicula</i> H	-	-	-	-	3	4	23	15
<i>Entoloma species</i> H	-	-	-	-	2	3	8	3
<i>Geoglossum nigrum</i> H	-	-	-	-	2	3	20	13
<i>Lactarius theiogalus</i> M	-	-	-	-	2	2	18	10
<i>Mycena epipterygia</i> W	-	-	-	-	2	2	7	5
<i>Naucoria escharoides</i> M	-	-	-	-	2	4	23	13
<i>Naucoria bohémica</i> M	-	-	-	-	2	2	10	7
<i>Cortinarius bibulus</i> M	-	-	-	-	2	2	5	3
<i>Paxillus involutus</i> M	-	-	-	-	2	2	5	3
<i>Peziza michelii</i> H	-	-	-	-	2	3	17	8
<i>Clavulinopsis laeticolor</i> H	-	-	-	-	2	2	33	17
<i>Paecilomyces farinosa</i> P	-	-	-	-	2	2	3	2
<i>Pluteus nanus</i> W	-	-	-	-	1	1	3	3
<i>Entoloma cf. leptopus</i> H	-	-	-	-	1	1	2	2
<i>Helvella atra</i> H	-	-	-	-	1	2	8	5
<i>Naucoria scolecina</i> M	-	-	-	-	1	1	9	9
<i>Inocybe paludinella</i> M	-	-	-	-	1	1	8	8
<i>Stropharia cyanea</i> L	-	-	-	-	1	1	3	3
<i>Simocybe rubi</i> W	-	-	-	-	1	1	2	2
<i>Psathyrella fulvescens</i> L	-	-	-	-	1	1	2	2
<i>Mycena sanguinolenta</i> L	-	-	-	-	1	1	2	2
<i>Psathyrella hydrophila</i> L	-	-	-	-	1	1	12	12
<i>Incrustoporia nivea</i> W	-	-	-	-	1	4	x	x
<i>Mycena cinerella</i> L	-	-	-	-	1	1	2	2
<i>Oudemansiella platyphylla</i> W	-	-	-	-	1	1	2	2

Tabel 2. De in twee proefvakken waargenomen paddestoelsoorten in de periode 1986 t/m 1992. Achter elke soort is haar substraatvoorkeur vermeld (volgens Jansen 1981, Arnolds 1982). L = strooiselsaprophyt, W = houtsaprophyt, H = humussaprophyt, M = mycorrhiza, P = parasiet. AF = aantal jaren waarin soort is waargenomen (maximaal 7), VF = aantal bezoeken waarbij soort

werd waargenomen, tV = totaal aantal waargenomen vruchtlichamen in 7 jaar, $mDCv$ = maximaal aantal paddestoelen tijdens één bezoek. Achter enkele soorten is aangegeven of er een significant verschil is tussen de VF van beide proefvakken. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$.
 r = significant meer in bosproefvak, gl = significant meer in greppel-proefvak.

Determinatie vond vooral plaats met Moser (1983). Verscheidene vondsten zijn door deskundigen gecontroleerd. Met name *Cortinarius* subgenus *Telamonia* leverde problemen op bij het determineren. Voor dit geslacht is niet steeds al het waargenomen materiaal naar tevredenheid op naam gebracht.

3. Resultaten

3.1. Floristische samenstelling

Tabel 2 geeft een overzicht van de waargenomen soorten in beide proefvakken. Per soort is de jaarlijkse frequentie (het aantal jaren dat een soort is waargenomen; AF), de bezoekfrequentie (het aantal bezoeken waarbij een soort is waargenomen; VF), het totaal aantal vruchtlichamen (tDC) en het maximaal aantal waargenomen vruchtlichamen tijdens één bezoek ($mDCv$) weergegeven. Met name $mDCv$ wordt gezien als een bruikbare parameter om proefvakken te vergelijken (Arnolds, 1988).

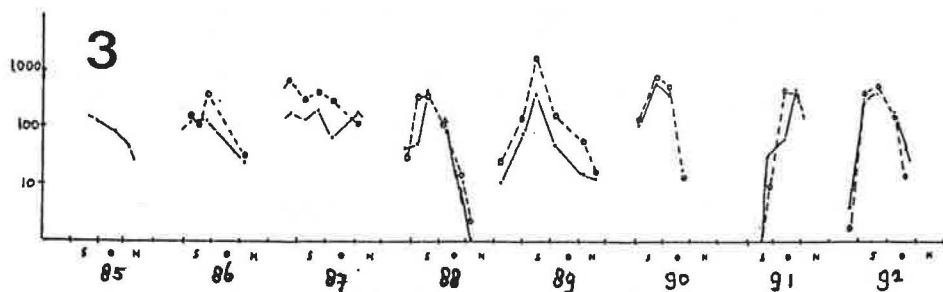
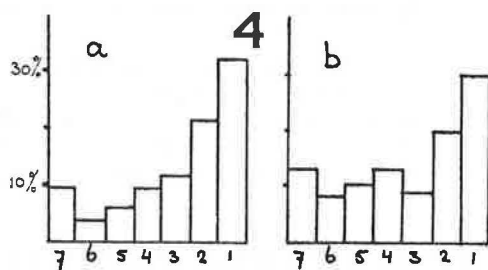
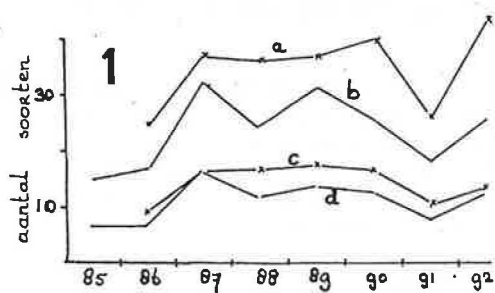
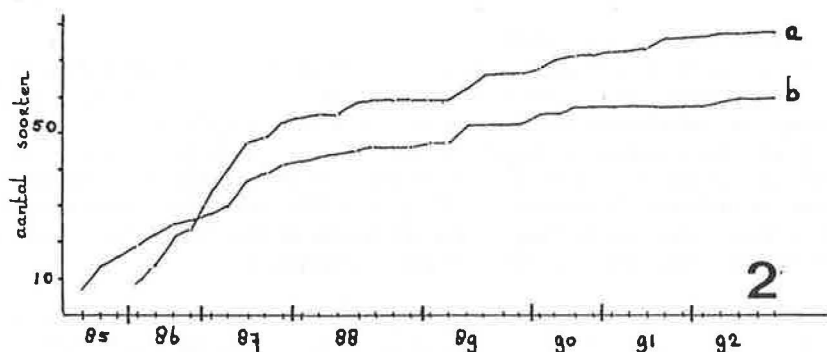
In beide proefvakken werden in totaal 89 soorten waargenomen, in het bosproefvak 58 soorten, in het greppelproefvak 78. De similariteit tussen beide proefvakken is, uitgaande van de totaallijst, 0,70. Elf soorten werden alleen in het bosproefvak aangetroffen, 31 soorten uitsluitend in het greppelproefvak.

In het greppelproefvak bleek 38% van de soorten mycorrhizapaddestoelen, in het bosproefvak 42% van de soorten. Voor strooiselaprophyten was dit resp. 17% en 14%, voor humusaprophyten resp. 26% en 19% en voor houtsaprophyten resp. 18% en 24%. Het komt erop neer dat tussen beide verdelingen over oecologische groepen geen significant verschil bestaat ($X^2 = 1,7$, $p > 0,05$). Opvallend is het hoge percentage mycorrhizapaddestoelen in beide proefvakken.

In de proefvakken werden diverse zeldzame soorten waargenomen. *Lactarius circellatus* is zeer algemeen in en buiten de proefvakken en heeft hier de grootste groeiplaats in Flevoland. *Leccinum griseum* is alleen van deze kavel bekend. Zij kwam verschillende jaren buiten de proefvakken voor en werd in 1992 voor het eerst in het bosproefvak aangetroffen.

Op de greppelkanten komen diverse soorten van graslanden voor. Bijzonder zijn *Ramariopsis tenuiramosa*, *Clavulinopsis laeticolor* en *Geoglossum nigrum*, soorten die optimaal voorkomen in mosrijke, schrale graslanden. Buiten de proefvakken werden ook *Geoglossum cookeianum*, *Hygrotrama foetens*, *Cortinarius alboviolaceus*, *Stereum submentosum* en *Polyporus tuberaster* met een 2,2 kg zwaar sclerotium waargenomen.

Beide proefvakken liggen zoals eerder gezegd in een Haagbeuk - Es opstand. Deze opstand heeft een oppervlakte van 7,6 ha en werd in de periode 1977 - 1987 14 keer tijdens mycologische excursies bezocht. In totaal werden 155 soorten waargenomen. Hiervan is dus 57% binnen beide proefvakken waargenomen (op in totaal 130 m²).



Figuur 1. Het totaal aantal soorten paddestoelen per jaar: a. het totaal aantal soorten in het greppelproefvak; b. het totaal aantal soorten in het bosproefvak; c. het totaal aantal mycorrhizapaddestoelen in het greppelproefvak; d. het totaal aantal mycorrhizapaddestoelen in het bosproefvak.

Figuur 2. De toename van het aantal soorten paddestoelen in de periode (1985) 1986 - 1992: a. greppelproefvak; b. bosproefvak.

Figuur 3. De dichtheid van paddestoelen gedurende 7 jaar (1985 enkel bosproefvak). Op de y-as is de dichtheid logaritmisch uitgezet. --- greppelproefvak; — bosproefvak.

Figuur 4. Het aantal jaren dat soorten werden waargenomen. Boven 1 leest men het percentueel aantal soorten af dat slechts in een jaar werd is waargenomen, etc. Het totaal aantal soorten = 100%. a = bosproefvak; b = greppelproefvak.

3.2. Veranderingen in soortenaantallen

In het greppelproefvak worden, uitgaande van het aantal waargenomen soorten per bezoek, meer soorten waargenomen. Het omgekeerde is het geval als het aantal waargenomen soorten mycorrhizapaddestoelen met elkaar wordt vergeleken.

Het aantal waargenomen soorten (per bezoek, $n = 36$) in beide proefvakken is sterk met elkaar gecorreleerd ($r = 0,83$, $p < 0,01$). Dit geldt ook voor het aantal waargenomen aantal mycorrhizapaddestoelen ($r = 0,87$, $p < 0,005$). Dit betekent dat de soortenrijkdom in beide vakken parallel loopt. Dit komt doordat de mycoflora in beide vakken reageert op dezelfde factoren zoals regen, droogte en temperatuur.

Figuur 1 geeft het totale aantal soorten per proefvak per jaar. In alle jaren was het totaal aantal soorten (per jaar) in het greppelproefvak hoger. Dezelfde figuur geeft ook het aantal soorten mycorrhizapaddestoelen per jaar. Ook hier geldt dat in het greppelproefvak het aantal soorten steeds hoger is.

Figuur 2 geeft het cumulatief aantal waargenomen soorten. In beide proefvakken is voor de eerste 3 - 4 seizoenen sprake van een sterke toename van het aantal waargenomen soorten. Daarna is sprake van een afvlakking, die echter niet eindigt bij een bepaalde waarde; elk jaar worden nog weer soorten voor het eerst waargenomen. Als het totaal aantal waargenomen soorten na zeven jaar op 100% wordt gesteld, dan wordt de 90% grens in beide proefvakken bereikt in het vijfde jaar van onderzoek.

3.3. Veranderingen in de dichtheid van vruchtlichamen

De dichtheid aan vruchtlichamen varieert in het bosproefvak van 0 - 680 vruchtlichamen (per 100 m², per bezoek), in het greppelproefvak van 0 - 1800 vruchtlichamen (per 100 m², per bezoek). De laagste dichtheden (ofwel soms geen enkel vruchtlichaam) werd bereikt in de eerste helft van september 1991, toen na een droge zomer het keileem kurkdroog was. Tijdens alle andere bezoeken werden steeds vruchtlichamen waargenomen. De hoogste dichtheden werden gedurende vijf jaar gerealiseerd in september. Afwijkend zijn 1987 en 1992 met maxima in resp. augustus en oktober. Figuur 3 laat zien dat de dichtheid voor beide proefvakken een zelfde patroon vertoont. De dichtheid in het greppelproefvak is steeds hoger.

Van de in totaal 89 verschillende soorten in beide proefvakken zijn er 21 soorten met meer dan 100 getelde vruchtlichamen in één van beide proefvakken. Van de 21 soorten hebben 7 soorten een hogere dichtheid (tDc) in het bosproefvak. Dit zijn o.a. *Laccaria amethystina*, *Amanita phalloides* en *Mycena arcangeliana*. Voor 14 soorten geldt een hogere tDc in het greppelproefvak. Van de 21 meest frequente soorten zijn *Ramariopsis tenuiramosa* en *Mycena speirea* geheel gebonden aan het greppelmilieu (tabel 3).

Voor vier soorten geldt dat ze in beide proefvakken een maximum in hetzelfde jaar halen (o.a. *Thelephora anthocephala* en *Mycena filopes*). Voor de overige gelden verschillende jaren, hoewel voor verschillende soorten een vergelijking niet terecht is omdat sprake is van lage dichtheden in één van beide proefvakken.

Van de 21 soorten betreft 47% mycorrhizapaddestoelen. Hun gezamenlijke tDc heeft betrekking op 72% van de waargenomen vruchtlichamen. De meest frequente soort betreft *Cortinarius obtusus* met een maximum van 1051 waargenomen vruchtlichamen (per 100 m², per jaar) in het greppelproefvak in 1992 (tabel 3).

	r/gl	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	tot.
<i>Amanita phalloides</i>	r	81	50	20	30	31	7	30	249
	gl	-	2	-	3	12	-	20	37
<i>Cortinarius obtusus</i>	r	29	223	275	115	701	168	292	1803
	gl	156	271	242	1051	604	88	129	2541
<i>Cortinarius sertipes</i>	r	-	-	14	-	96	-	36	146
	gl	-	-	23	-	40	-	5	68
<i>Galerina hypnorum</i>	r	1	3	-	1	-	-	-	5
	gl	32	13	3	35	12	12	18	125
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	r	4	6	3	-	6	-	3	22
	gl	2	-	5	33	37	30	30	137
<i>Hypholoma fasciculare</i>	r	14	14	10	26	43	43	284	438
	gl	-	12	5	28	3	-	-	48
<i>Inocybe obscura</i>	r	1	-	-	1	-	-	-	2
	gl	148	91	12	322	172	38	163	946
<i>Laccaria amethystina</i>	r	13	64	162	40	105	52	92	528
	gl	9	129	51	17	46	5	106	363
<i>Laccaria laccata</i>	r	60	66	138	22	43	3	189	521
	gl	178	433	403	93	204	227	266	1886
<i>Lactarius circellatus</i>	r	27	8	31	29	60	4	38	197
	gl	42	15	10	66	66	2	83	284
<i>Leotia lubrica</i>	r	-	1	-	10	-	-	-	56
	gl	9	208	48	9	5	2	35	316
<i>Mycena arcangeliana</i>	r	96	43	26	23	42	86	168	484
	gl	5	3	15	-	17	10	20	70
<i>Mycena filopes</i>	r	-	72	6	10	6	-	2	96
	gl	-	61	2	20	8	3	7	101
<i>Mycena galericulata</i>	r	83	35	1	6	5	6	4	140
	gl	7	-	-	10	10	-	2	29
<i>Mycena speirea</i>	r	-	-	-	-	-	-	-	-
	gl	-	-	17	5	33	100	3	158
<i>Ramariopsis tenuiramosa</i>	r	-	-	-	-	-	-	-	-
	gl	-	25	12	48	7	-	20	112
<i>Rickenella fibula</i>	r	3	59	9	88	96	56	17	328
	gl	25	301	20	314	111	71	18	860
<i>Rickenella setipes</i>	r	3	6	-	7	-	1	-	17
	gl	3	48	5	-	20	88	8	172
<i>Russula fellea</i>	r	-	42	36	6	23	-	35	142
	gl	3	42	27	20	15	2	53	162
<i>Thelephora anthocephala</i>	r	1	6	14	39	-	14	9	83
	gl	23	43	20	71	7	45	70	279
<i>Tricholoma scalpturatum</i>	r	73	27	15	22	40	39	88	309
	gl	-	-	10	5	13	33	20	81

Tabel 3. Totale dichtheid (tDc per 100 m², jaar) voor soorten met tDc > 100 vruchtlichamen gedurende minimaal één jaar. Met vet zijn de jaren met de hoogste dichtheden aangegeven. r = bosproefvak, gl = greppelproefvak.

3.4. Kwalitatieve veranderingen

Er is sprake van kwalitatieve veranderingen als soorten niet slechts in dichtheid fluctueren, maar gedurende één of meer jaren geheel ontbreken. In figuur 4 is aangegeven welk percentage van de gehele groep van waargenomen soorten in één, twee of meer jaren is waargenomen. De procentuele verdeling voor het bosproefvak vertoont zoals gewoonlijk het beeld dat de meeste soorten weinig en weinig soorten in veel jaren zijn waargenomen. Slechts 9% van de soorten wordt in alle jaren waargenomen. De procentuele verdeling voor het greppelproefvak vertoont een sterkere vertegenwoordiging van soorten die in meerdere jaren werden waargenomen. Dit wordt mogelijk veroorzaakt doordat greppels minder droogtegevoelig zijn dan rabatten.

De in de loop van zeven jaar in de proefvakken optredende veranderingen in de mycoflora kunnen het gevolg zijn van successie (veranderingen in de vegetatie) of van fluctuaties, die sterk bepaald kunnen zijn door weersinvloeden. Wanneer sprake is van successie mogen we er vanuit gaan dat de soortensamenstelling in de loop van de jaren steeds meer gaat afwijken van die in het eerste jaar, bij fluctuaties zal dat niet het geval zijn.

Voor beide proefvakken is de overeenkomst tussen de verschillende jaren berekend met de similariteit-index van Sørensen. Als uitgangspunt is de situatie in 1986 genomen. In het bosproefvak is deze similariteit (S) tussen 1986/87 0,57. Daarna varieert zij van 0,51 en 0,65 en vertoont geen dalende trend. In het greppelproefvak zien we een similariteitsindex tussen 0,42 (vergelijking 1986/87) en 0,64 (vergelijking 1986/91). Ook hier is geen sprake van een dalende trend, wat erop wijst dat in de mycoflora geen successie is opgetreden.

	bos	gr.		bos	gr.
<i>Cortinarius obtusus</i>	9.2	9.2	<i>Tricholoma scalpturatum</i>	9.2	-
<i>Laccaria amethystina</i>	9.3	9.2	<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	-	10.1
<i>Lactarius circellatus</i>	9.2	9.3	<i>Inocybe obscura</i>	-	9.2
<i>Laccaria laccata</i>	9.3	8.3	<i>Leotia lubrica</i>	-	8.3
<i>Rickenella fibula</i>	9.3	9.2	<i>Mycena filopes</i>	-	9.3
<i>Russula fellea</i>	8.3	8.3	<i>Mycena speirea</i>	-	9.3
<i>Amanita phalloides</i>	9.3	-	<i>Ramariopsis tenuiramosa</i>	-	9.2
<i>Cortinarius sertipes</i>	10.1	-	<i>Rickenella setipes</i>	-	10.1
<i>Hypholoma fasciculare</i>	9.2	-	<i>Thelephora anthocephala</i>	-	9.2
<i>Mycena arcangeliana</i>	10.1	-	<i>Galerina hypnorum</i>	-	9.2
<i>Mycena galericulata</i>	9.2	-			

Tabel 4. Fructificatie bij paddestoelen met tDc > 100 (per 100 m², jaar) in één of beide proefvakken. Aangegeven is de decade waarin de hoogste dichtheid werd vastgesteld gedurende 7 jaar. bos = bosproefvak, gr. = greppelproefvak, 8.3 = derde decade augustus, 9.1 = eerste decade september etc. - = soort afwezig of tDc < 100.

3.5. Periodiciteit

Voor wat betreft de periodiciteit zijn alleen de gegevens uitgewerkt voor de meest frequente soorten voor perioden van 10 dagen. De totale dichtheid (tD10) per soort (per 10 dagen gesommeerd voor alle onderzoeksjaren/ 100 m²) is voor de 21 meest frequente

soorten aangegeven in tabel 4. Deze periodiciteit is gecorrigeerd voor het aantal bezoeken per decade.

De meeste soorten bereiken hun hoogste dichtheid aan vruchtlichamen in de tweede en derde decade van september. Late soorten, met een hoogste dichtheid na begin oktober, ontbreken in beide proefvakken.

Voor 6 soorten wordt in beide proefvakken een dichtheid (tD_{10}) die groter is dan 100 exemplaren bereikt. Bij drie van deze soorten wordt de top eerder in de greppels bereikt, bij een soort eerder op het rabat, voor de overige twee soorten, waaronder de algemene *Cortinarius obtusus*, in dezelfde decade.

4. Discussie en conclusies

Onderzoek gedurende 7 jaar heeft aangetoond dat het greppelproefvak rijker is aan fungi dan het bosproefvak. Een groot aantal soorten komt uitsluitend of significant meer voor in het greppelproefvak. De vraag is of deze conclusie geëxtrapoleerd mag worden naar alle opstanden op keileem, of naar andere bodemtypen. In principe moet het antwoord op die vraag ontkennend zijn. Zonder nadere gegevens zijn uitspraken voorbarig. Resultaten over proefvakonderzoek in greppels met een zand/veen-profiel zullen in de toekomst verschijnen.

Als we ons beperken tot het keileem bevestigen de resultaten wel de indruk die bij het begin van het onderzoek bestond nl. dat de aanwezigheid van greppels bijdraagt aan een grotere variatie in de paddestoelflora. Dit is te danken aan het toegenomen reliëf en de daarmee samenhangende verschillen in bodemtype en vochtigheid. Het is aannemelijk dat een begreppeld bos hierdoor zelfs een rijkere mycoflora heeft dan een niet begreppeld, niet ontwaterd bos.

Behalve voor de onderzochte Haagbeuk/Es-opstand geldt waarschijnlijk ook voor andere opstanden op keileem dat greppels rijker zijn dan rabatten. Een aanwijzing hiervoor wordt ook verkregen uit proefvakonderzoek binnen het Urkerbos in een opstand van Es/Hazelaar/Canadapopulier op keileem. Omdat dit onderzoek vroegtijdig werd beëindigd zijn de gegevens slechts summier uitgewerkt. Ook hier werden verschillende soorten enkel in de greppels aangetroffen, waaronder *Hygrotrama foetens*, *Clavaria daulnoyae* en *Geoglossum cookeianum*.

Voor de gevonden verschillen tussen de mycoflora van greppels en rabatten zijn verschillende verklaringen denkbaar:

- (1) Op de greppelbodem vindt een sterkere opeenhoping plaats van bladstrooisel dan op het rabat. Op de greppelwanden blijft juist geen strooisel liggen, waardoor zich een ander bodemtype ontwikkelt dan op de rabat of greppelbodem. Er is dus in de greppel ook een grotere variatie in bodemtypen en strooisel rijkdom dan op het rabat.
- (2) De greppel is het meest vochtige microhabitat en bovendien is ook hier weer aanzienlijke variatie als gevolg van de verschillen tussen de greppelwanden en de greppelbodem.
- (3) Op greppelkanten komt de Zwarte els voor, die in het bos ontbreekt. Elzenbegeleiders komen daardoor vooral in de greppels voor.
- (4) Op greppelwanden komen relatief veel kale plekken voor, o.a. als gevolg van erosie, waardoor soorten van open grond hier een geschikt habitat vinden.
- (5) De greppelwanden zijn begroeid met een rijke mosflora, waarvan diverse paddestoelsoorten afhankelijk zijn.

Deze verklaringen sluiten elkaar geenszins uit, zoals hierna zal blijken.

De greppelbodem is relatief arm aan paddestoelen. Strooisel kan na verloop van tijd in de greppel waaien en er vindt een ophoping plaats aan organisch materiaal. 's Winters kan hier langdurig water staan, wat voor myceliumgroei ongunstig is. Tot de groep van exclusieve greppelbodembewoners behoren twee soorten *Psathyrella*; daarmee wordt een voorkeur aangegeven voor dikke, vochtige strooisellagen.

De Zwarte els komt uitsluitend voor langs de greppels. Dat geldt niet alleen voor het greppelproefvak maar is bijna regel in veel opstanden binnen de polderbossen. Verschillende mycorrhizapaddestoelen komen uitsluitend voor in greppels, vooral op de greppelwanden. Deze binding wijst er wel op dat de vruchtlichamen in de buurt blijven van de 'gastheer'. Het gaat om 6 soorten, waaronder drie soorten *Naucoria*'s. De greppels lijken daarmee enigszins op laaglandbeken, waar van nature elzen onderin het talud kunnen groeien. Langs deze beken kunnen ook na droge perioden, vaak al vroeg in de zomer, allerlei elzenbegeleiders aanwezig zijn (*Lactarius*, *Naucoria*'s). Elders in polderbossen waar elzen ook buiten de greppels zijn aangeplant groeien deze soorten buiten het greppelmilieu.

Greppelwanden hebben een inclinatie van 30 - 60 graden. Onder invloed van regen, grondwaterstroming, waterberging, maar ook door betreding, graaactiviteiten van muizen en (tijdelijke) strooiselophoping komen kale plekken op greppelkanten voor. Op kalkhoudend zand kan deze erosie zeer sterk zijn, met alle gevolgen voor de flora (Bremer, 1979). Op het keileem binnen (en direct buiten het greppelproefvak) bedraagt zij ca 35 %, en komt het meest voor onderin de greppel als gevolg van waterberging. Het voorkomen van *Peziza michelii* is met kale plekken, al of niet als gevolg van erosie, in verband te brengen. De zeer algemene *Inocybe obscura* bleek het meest voor te komen onderaan greppelwanden.

Op de greppelwanden komt een soortenrijke mosvegetatie voor (23 soorten). Slechts 6 daarvan komen ook in het bosproefvak voor (tabel 1). Verschillende paddestoelen zijn gebonden aan mossen, zoals bijv. het geslacht *Galerina*. Het is zodoende te begrijpen dat een groter aantal mossoorten een gunstig effect heeft op het aantal soorten paddestoelen. Soorten waarop deze moslaag van invloed is of kan zijn zijn o.a. *Geoglossum nigrum*, *Clavulinopsis laeticolor*, *Ramariopsis tenuiramosa* en *Galerina hypnorum*. Laatstgenoemde komt alleen voor in veldjes *Dicranella heteromalla*, die voorkomen op greppelkanten onder Haagbeuk, waar zuur regenwater (afgevoerd langs takken en stammen, de z.g. stem-flow) in de bodem verdwijnt. De overige soorten zijn beter bekend als graslandpaddestoelen. Zij groeien hier vooral in vegetaties met veel *Fissidens taxifolius*. Het is opmerkelijk dat zij hier in schaduwrijk bos groeien. Juist de moslaag kan hier een verklaring voor zijn.

Op greppelkanten blijft het strooisel maar een korte tijd liggen. Het Haagbeukstrooisel, dat minder snel verteert dan dat van de Es, blijft tot in het voorjaar in het bos liggen, op de greppelkanten waait het in de loop van de winter naar de greppelbodem. Ook in andere biotopen waar geen strooiselophoping optreedt kan een goed ontwikkelde paddestoelflora voorkomen, zoals langs wegen en lanen. Doordat het strooisel maar kort de bodem afdekt kan zich een aaneengesloten moslaag ontwikkelen, wat voor een groep van paddestoelen gunstig lijkt.

Met de nu genoemde verklaringen is het exclusief of meer in greppels voorkomen van 16 soorten min of meer verklaard. Daarnaast spelen verschillende andere factoren een rol. Greppels hebben een van de omgeving afwijkend microklimaat. Tijdens heldere nachten in de zomer kan de temperatuur in greppels hoger blijven dan boven de bosbodem, terwijl overdag het tegenovergestelde kan gelden (Bremer, 1979). Greppels hebben vaak een vochtige bodem en minder inval van licht zodat langdurig een hoge luchtvochtigheid voor kan komen die naar boven toe afneemt. De hogere dichtheid van verschillende soorten in greppels zal direct verband houden met deze gunstige omstandigheden.

Als het vochtiger microklimaat een grote rol speelt mag verwacht worden dat dit ook uit de fenologie blijkt. Het aantal bezoeken per herfst (4 - 6) was te weinig om nauwkeurig het verschijnen van soorten vast te stellen. Bij de algemenere soorten blijkt niet dat in de greppels een topdichtheid eerder wordt bereikt dan in het bosproefvak.

Het grotere aantal soorten dat gedurende meerdere jaren in het greppelproefvak is waargenomen (figuur 4) kan wel een aanwijzing zijn dat het in de greppels voorkomende vochtigere microklimaat een gunstige invloed heeft op de presentie van soorten.

Naast het verklaren van de paddestoelenrijkdom van greppels is het goed om ook aandacht te geven aan de vraag waarom sommige soorten juist niet in greppels, maar exclusief of meer in het bosproefvak voorkomen. In totaal gaat het om 13 soorten. De meest algemene hiervan (zoals *Mycena galericulata* en *Xylaria hypoxylon*) zijn gebonden aan dode boomstammen en boomstronken. Juist deze komen vooral voor op de bosbodem.

Ten slotte nog een opmerking over de onderzoeksmethode: achteraf gezien is het jammer dat het greppelproefvak uit twee greppels bestond. Hierdoor neemt de variatie binnen het proefvak duidelijk toe, zoals onder andere blijkt uit de pH-verschillen tussen beide greppels.

Verder was het ook beter geweest als van zowel rabat als greppel meerdere proefvakken waren onderzocht. In dat geval zijn de gegevens ook statistisch toetsbaar.

Als suggestie voor verder onderzoek zijn te noemen: het opnemen van proefvakken in niet begreppeld en niet ontwaterd bos en in niet begreppeld ontwaterd (drainbuizen) bos.

Met dank aan Eef Arnolds en Leo Jalink voor het kritisch doornemen van de tekst.

LITERATUUR

- Arnolds, E., 1982. Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Part 2. Autecology. Part 3. Taxonomy. Bibliotheca Mycol. 90.
- Arnolds, E., 1988. Dynamics of macrofungi in two moist heathlands in Drenthe, The Netherlands. Acta Bot. Neerlandica 27: 291 - 305.
- Barkman, J.J., 1976. Algemene inleiding tot de oecologie en sociologie van macrofungi. Coolia 19: 57-66.
- Bremer, P., 1979. Varen in het Kuinderbos. Doctoraalverslag Rijksuniversiteit Groningen.
- Bremer, P., 1988. Veranderingen in de varenflora van het Kuinderbos in 10 jaar. De Levende Natuur 89: 74-80.
- Bremer, P., 1992. De paddestoelflora van enkele proefvakken bij Zwolle. Coolia 35: 124-137.
- Ernste, N., 1982. *Leucoscypha patavina* in de Flevopolders. Coolia 25(3): 87-88.

- Jansen, A.E., 1981. The vegetation and macrofungi of acid oakwoods in the North East Netherlands. Dissertatie Wageningen.
- Keizer, P.J., 1992. Paddestoelen en natuurbeheer, ervaringen en perspectieven. *De Levende Natuur* 93(4): 102 - 109.
- Kuyper, T.W. & B.W.L. de Vries, 1990. Effects of fertilization on the mycoflora of a pine forest. *Wageningen Agric. Univ. Papers* 90: 102-111.
- Moser, M., 1983. Die Röhrlinge und Blätterpilze. 5. Aufl. In H. Gams, *Kleine Kryptogamenflora*. Band IIb/2.
- Tjallingii, F., 1978. Enkele paddestoelimpresies uit de IJsselmeerpolders. Ongepubl. rapport
- Tjallingii, F. & D. Tjallingii-Beukers, 1982. Paddestoelonderzoek in de IJsselmeerpolders. Bericht over 1981. Ongepubl. rapport.
- WMOIJ (Werkgroep Mycologisch Onderzoek IJsselmeerpolders), 1986. Totaallijst paddestoelsoorten gevonden in de Noordoostpolder, Oost- en Zuid-Flevoland 1975 - 1985. Ongepubl. rapport.
-

LEDENADVERTENTIE

Te koop gevraagd: Ellis M.B. & J.P. Ellis. *Microfungi on landplants*. London 1985 & New York 1987. Dit boek is helaas uitverkocht.

Carry Heyke, Granaathorst 289, 2592 SX Den haag, tel. 070-3852824.