

VIJF JAAR PADDESTOELEN KIJKEN OP DE VELUWE

Peter-Jan Keizer

Kruisweg 23, 3513 CS Utrecht

Keizer, P.-J. 2003. Five years of looking at mushrooms on the Veluwe. *Coolia* 46(4): 156-174.

Five 1050 m² sized plots in Scots pine plantations on the Veluwe, The Netherlands, were monitored for macrofungi during a five year period. The species diversity of fungi was 3-5 times higher than the diversity of vascular plants and mosses together. For the fungi it appeared that a few species are present in large numbers, whereas many more species are relatively rare. The variation of microhabitats may explain part of the observed species diversity, but probably other processes play a role as well, like van der Maarel's 'carousel-model'. This model may be relevant especially for wood-inhabiting and terrestrial saprotrophs. Although the vegetation of green plants seemed more or less stable during the study period, a large turn-over of fungal species was found. As explanation it is hypothesised that many species may have short-lived mycelia.

Inleiding en vraagstelling

In 1997 werden voorbereidingen getroffen om een Netwerk Ecologische Monitoring (NEM) voor paddestoelen in het leven te roepen. Voor diverse andere groepen van organismen was dat al gebeurd. Er werd een set van paddestoelsoorten geselecteerd, kenmerkend voor terreinen op zandbodem en die gemakkelijk te herkennen zijn. Het was de bedoeling dat deze geregeld in vastliggende proefvlakken worden geteld. Ik besloot om vijf van deze meetnet-proefvlakken te gaan tellen. In 1998 was de start van het tellen. Zoals we bij verschillende gelegenheden van NEM-coördinator Mirjam Veerkamp hebben kunnen vernemen, worden er intussen meer dan 400 meetpunten geteld. Bij gelegenheid zal over de resultaten van het NEM en de toe- of afname van de telsoorten gerapporteerd worden. Gelukkigerwijs konden in dit geval de NEM-proefvlakken dezelfde zijn als de reeds bestaande proefvlakken in het kader van het onderzoek aan de dennenbosproefvlakken van Aad Termorshuizen. Aad heeft deze in de periode 1985-1987 en opnieuw in 1998-2000 onderzocht op het voorkomen van ectomycorrisa-paddestoelen. De resultaten van dat onderzoek, waar de gegevens van deze vijf Veluwse proefvlakken in zijn verwerkt, zijn onlangs in *Coolia* gepubliceerd (Termorshuizen, 2003).

Uit nieuwsgierigheid welke paddestoelen er voorkomen in op het eerste gezicht uniforme en niet zo veelbelovende dennenbossen heb ik bij elke telling behalve de NEM-telsoorten ook alle andere soorten geteld die aanwezig waren.

Methode

De proefvlakken zijn 30×35 m, dus 1050 m² groot. De terreinen zijn onderzocht in de periode 1998-2002. In elk jaar zijn ze drie keer bezocht, steeds in midden tot eind september, half oktober en begin tot half november (zie tabel 1).

Tabel 1. Waarnemingsdata van de NEM-proefvlakken.

1998	1999	2000	2001	2002
20-sep	25-sep	17-sep	21-sep	21-sep
16-okt	17-okt	12-okt	13-okt	02-okt
15-nov	11-nov	04-nov	11-nov	02-nov

Incidenteel is wel eens later gekeken om te zien of late soorten zoals *Hygrophorus hypothejus* (Dennenslijmkop) niet werden gemist (deze is nooit gevonden). Alle soorten werden geteld en de vruchtlichamen zijn steeds omgegooid om dubbeltellingen te voorkomen. Uitzondering hierop waren soorten met overjarige vruchtlichamen zoals *Heterobasidion annosum* (Dennenmoorder). Het tellen van een terrein duurde gemiddeld 1 tot 1,5 uur, alleen het dennenbos van Planken Wambuis duurde gewoonlijk langer vanwege de onoverzichtelijkheid van dat terrein. Er is zo goed mogelijk tussen de vegetatie gekeken, maar er is van afgezien om alle takjes en houtjes om te draaien. Korstvormige houtbewoners en kleine ascomyceten bleven daardoor goeddeels onopgemerkt. De terreinen zijn alle jaren op dezelfde wijze onderzocht om de vergelijkbaarheid zo groot mogelijk te houden. Op 21 september 2002 zijn vegetatieopnamen gemaakt van de proefvlakken.

Bij de uitwerking van de gegevens is gekeken hoe frequent en hoe talrijk de soorten voorkwamen door de jaren heen. Waar dat zinnig was is gebruik gemaakt van statistische toetsen; dat is vermeld waar nodig. Voor de namen van de paddestoelen is het Overzicht (Arnolds *et al.*, 1995) aangehouden.

Beschrijving van de terreinen

De terreinen liggen alle vijf in de bossen van het landgoed Roekelsche Bosch en in het Natuurmonumententerrein Planken Wambuis, ongeveer 5 à 6 km ten noordnoordoosten van Ede. De volgende benaming van de terreinen werd gebruikt (dezelfde benaming als in het onderzoek van Aad Termorshuizen):

- ORZ: Oud Roekel Zuid
- ORN: Oud Roekel Noord
- JRZ: Jong Roekel Zuid
- JRN: Jong Roekel Noord
- JPW: Jong Planken Wambuis

Oude terreinen

Dit zijn twee terreinen die bestaan uit open dennenbos met als ondergroei een dichte vegetatie van Bochtige smele en Blauwe bosbes. Ze lijken daarmee representatief voor grote oppervlakten van gelijksoortig bos op de Veluwe en op andere zandgebieden in Nederland. In 2002 waren de bomen van de oude terreinen 70 jaar oud. Dat kon onderzocht worden aan bomen die waren omgezaagd in terrein ORZ. In terrein ORN zijn de bomen van vergelijkbare leeftijd. In de onderzochte periode waren ze dus 65 tot 70 jaar oud. De bossen liggen op een podzolbodem onder een 8-9 cm dikke humuslaag; de bodem van ORZ is grindhoudend grof zand met een dik (35 cm) podzolprofiel en terrein ORN ligt op fijn zand met een dun (14 cm) podzolprofiel. Successie, d.w.z. een gerichte ontwikkeling van de vegetatie, is in deze relatief korte periode niet of nauwelijks merkbaar geweest. De belangrijkste gebeurtenissen hebben te maken met ingrepen door mensenhand zoals dunningen. In beide terreinen is één of twee jaar voor aanvang van het onderzoek gedund, wat een hoeveelheid dood hout tot gevolg had. In terrein ORZ is in 2002 opnieuw gedund. In terrein ORN zijn in de zomer van 1998 machinaal struiken van Amerikaanse vogelkers verwijderd, wat enige bodemverstoring tot gevolg heeft gehad. In beide terreinen zijn op 28 oktober 2002 in de storm enkele bomen omgewaaid. Deze laatste gebeurtenis is te recent om voor de paddestoelen zichtbare gevolgen te hebben.

Jonge terreinen

Twee van de drie jonge terreinen (JRZ en JRN) zijn ingeplant; de bomen staan keurig in rijtjes met ca. 2 m tussenruimte. De bomen staan dicht opeen. Net als in de oude terreinen zijn ook hier Bochtige smele en Blauwe bosbes aanwezig, echter in lagere bedekking dan in de oude terreinen. De leeftijd in 2002 bedroeg ongeveer 23 jaar; dit kon bepaald worden door het aantal takkransen aan de bomen te tellen. De bodem bestaat ook hier uit dunne podzolprofielen (onder een ca. 6 cm dikke humuslaag), die verstoord zijn door ploegen bij het inplanten van de bomen. In de bodem zijn de sterk vermoltde stronken van de vorige generatie van bomen nog zichtbaar. Soorten als *Mycena epipterygia* (Kleefsteelmycena), *Galerina camerina* (Dennenmosklokje) en *Calocera viscosa* (Kleverig koraalzwammetje) groeien hier bij voorkeur op. Het derde terrein (Planken Wambuis) is een spontaan ontstaan dennenbos op een vlak stuk stuifzand zonder bodemontwikkelingen met een strooisel- en humuslaag van enkele centimeters dikte. De leeftijd van de bomen varieert wat, maar is qua gemiddelde leeftijd vergelijkbaar met de andere jonge terreinen.

Resultaten

Vegetatie (Tabel 2)

De vegetatie van de oude terreinen bedekt de bodem vrijwel geheel. In het zuidelijke terrein is Blauwe bosbes de belangrijkste bedekker, in het noordelijke terrein zijn dat Blauwe bosbes en Bochtige smele samen. Van de jonge terreinen is het zuidelijke vrij weinig begroeid en het noordelijke wat meer, met Bochtige smele en Blauwe bosbes. Alle terreinen, behalve Planken Wambuis hebben een behoorlijk ontwikkelde moslaag. In het terrein Planken Wambuis groeien (afgezien van de dennen) nauwelijks planten of mossen; hier is alleen een dicht naaldendek van ca. 5 cm dikte aanwezig. In alle terreinen is de vegetatie gedurende de onderzoeksperiode niet zichtbaar veranderd, waardoor het aannemelijk is dat de opnamen representatief zijn voor de gehele periode 1998 - 2002. In terrein ORN is bij eerdere bezoeken Rankende helmbloem (*Ceratocarpus claviculata*) aangetroffen, echter niet bij het maken van de opname; deze soort werd in 2003 voor het eerst in ORZ aangetroffen als gevolg van bodemverstoring. Het voorkomen van Gestreepte witbol betrof een nieuwe vestiging in 2002.

Soortendiversiteit van planten, mossen en paddestoelen

In tabel 3 staan de aantallen soorten van planten, mossen en paddestoelen weergegeven. Het moet wel gezegd dat de vegetatieopnamen maar op één datum zijn gemaakt, terwijl er 15 mycologische bezoeken zijn geweest. Uit de tabel blijkt duidelijk dat het aantal soorten paddestoelen veel hoger ligt dan dat van mossen en vaatplanten. Het aantal soorten paddestoelen is opmerkelijk hoog te noemen, gezien de homogeniteit van de terreinen. Er is één boomsoort, van één en dezelfde leeftijd. De ondergroei is ook homogeen, zij het dat er een patroon is van dichte plekken van Bochtige smele of Bosbes, afgewisseld met mosrijke plekjes in de oude terreinen.

Tabel 3. Aantallen soorten van planten, mossen en paddestoelen in de vijf proefvlakken. Voor de terreinnamen zie 'Methode'.

Terrein	ORZ	ORN	JRZ	JRN	JPW
Planten	12	10	9	8	8
Mossen + Korstmossen	8	4	9	7	4
Paddestoelen	61	60	67	53	62

Tabel 2. Vegetatie-opnamen van de vijf proefvlakken (21 september 2002). Voor de afkortingen van de terreinnamen zie ‘Methoden’. Blauwe bosbes, hoewel een houtig struikje, is bij de kruidlaag gerekend. Codes voor talrijkheid van planten en mossen: r = 1-3 exemplaren, + = weinig, tot ± 20 exx. of kleine bedekking (tot ± ½ %) bij mossen, 1 = tot 5 % bedekking, 2a = 5-12 % bedekking, 2b = 12-25 % bedekking, 3 = 25-50 % bedekking, 4 = 50-75 % bedekking, 5 = 75-100 % bedekking.

Terreinen	ORZ	ORN	JRZ	JRN	JPW	
Bedekking boomlaag %	20	30	50	50	65	
Bedekking kruidlaag %	90	90	15	60	0,5	
Bedekking moslaag %	70	60	60	70	2	
<i>Pinus sylvestris</i>	2b	3	4	4	4	Grove den
<i>Amelanchier lamarckii</i>			+	+		Drents krentenboompje
<i>Betula</i> sp. juv	+					Berk jong
<i>Ceratocarpus claviculata</i>	+	+				Rankende helmbloem
<i>Corynephorus canescens</i>					r	Buntgras
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1	3	2b	3	+	Bochtige smelevare
<i>Dryopteris carthusiana</i>	1	+	+			Smalle stekelvaren
<i>Frangula alnus</i>		1	+	+	r	Sporkenhout
<i>Galium saxatile</i>	1	1				Liggend walstro
<i>Holcus lanatus</i>		r				Gestreepte witbol
<i>Larix decidua</i> juv.	1					Lariks, Lork
<i>Pinus sylvestris</i> juv.	+				r	Grove den jong
<i>Prunus serotina</i>	+	+	r	1	r	Amerikaanse vogelkers
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	+					Douglasspar
<i>Quercus robur</i> juv.	+		r		r	Zomereik jong
<i>Rubus fruticosus</i>	+			r		Braam
<i>Rumex acetosella</i>					r	Schapezuring
<i>Sorbus aucuparia</i>		r	+	+		Lijsterbes
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5 (80%)	3 (45%)	+	2b		Blauwe bosbes
<i>Brachythecium rutabulum</i>	r					Dikkopmos
<i>Campylopus flexuosus</i>			1	1		Boskronkelsteeltje
<i>Campylopus introflexus</i>	1				1	Grijs kronkelsteeltje
<i>Cephaloziella divaricata</i>			+			Gewoon draadmos
<i>Cladonia</i> sp.		r	r	r	r	Bekermos
<i>Dicranum scoparium</i>	+	2	1	+	+	Gaffeltandmos
<i>Dicranella heteromalla</i>			+	+		Pluisjesmos
<i>Hypnum cupressiforme</i>	4	3	4	4	1	Klauwtjesmos
<i>Leucobryum glaucum</i>			+	+		Kussentjesmos
<i>Plagiothecium undulatum</i>	+					Gerimpeld platmos
<i>Pleurozium schreberi</i>	2	2	1			Bronsmos
<i>Polytrichum formosum</i>	1		+	+		Fraai haarmos
<i>Thuidium tamariscinum</i>	+					Thujamos

In de jonge terreinen is de vegetatie wat ijler maar ongeveer van dezelfde opbouw, terwijl in het Planken Wambuis terrein ondergroei, en daarmee variatie hierin, zo goed als afwezig is.

Korte beschrijving mycoflora van de terreinen

In alle terreinen samen zijn 127 soorten paddestoelen gevonden, waarvan 39 ectomycorrhizasymbionten, 37 soorten houtbewoners, ook 37 strooiselsaprotrofen, 9 mosbewoners; 4 soorten groeien op dode of levende paddestoelen en er was één mestbewoner. In de oude terreinen samen zijn 88 soorten gevonden en in de twee jonge geplante terreinen 77 soorten. In het terrein JPW waren 62 soorten aanwezig.

Welke soorten komen nu het meeste voor in de onderzochte terreinen? Om een antwoord op die vraag te krijgen zijn per soort de aantallen vruchtlichamen van alle bezoeken in de vijf onderzoeksjaren opgeteld en op een rijtje gezet. De soorten die met in totaal meer dan 1000 exemplaren aanwezig waren, staan in tabel 4. We zien dat de Levermelkzwam (*Lactarius hepaticus*) in 4 van de 5 terreinen tot hoge aantallen vruchtlichamen komt. Van deze soort werden bij het bezoek op 13 oktober 2001 maar liefst 3506 exemplaren geteld in terrein JRZ en 2051 in terrein ORN. De Gestreepte trechterzwam (*Clitocybe vibecina*) bereikte hoge aantallen in alle jonge terreinen tegen slechts 181 en 5 exemplaren in resp. ORN en ORZ. Van de kleine ascomyceet Klein oranje zandschijfje (*Byssonectria aggregata*) werd éénmaal een groep van ca. 1500 ‘exemplaren’ gevonden op halfvergaan mos. Dit aantal lijkt heel wat, maar met deze kleine oranje schijfjes besloeg de groep minder dan 1 dm². Hier doet zich het probleem voor hoe je ‘exemplaren’ nu moet waarderen bij sterk verschillende fungi.

De tamelijk hoge aantallen van de Dennenvlamhoed (*Gymnopilus penetrans*) geven duidelijk aan dat in terrein ROZ het meeste dood hout aanwezig is, in de juiste graad van vertering. De aantallen van deze soort liepen wel terug in de loop van de tijd (353, 451, 267, 99, 80 exemplaren van ’98 t/m ’02), wat erop duidt dat de houtvertering voor deze soort over het hoogtepunt heen is. Op het eerste gezicht was voor mij het grote aantal van de Dennenmycena (*Mycena metata*) opmerkelijk, omdat ik dacht dat de Melksteelmycena (*M. galopus* var. *galopus*) de algemeenste *Mycena* was. Echter, de laatstgenoemde soort groeit alleen of met enkele bijeen terwijl de *Dennenmycena* vaak in groepen van tientallen exemplaren groeit.

Tabel 4. Totale aantallen paddestoelen in 5 jaar aangetroffen. Alleen soorten met een aantal van meer dan 1000 in een terrein zijn weergegeven.

Terrein	Soort		Aantal
JRZ	<i>Lactarius hepaticus</i>	Levermelkzwam	6877
ORN	<i>Lactarius hepaticus</i>	Levermelkzwam	4079
JPW	<i>Clitocybe vibecina</i>	Gestreepte trechterzwam	4014
JPW	<i>Lactarius hepaticus</i>	Levermelkzwam	3245
JRN	<i>Lactarius hepaticus</i>	Levermelkzwam	3108
JRZ	<i>Baeospora myosura</i>	Muizenstaartzwam	2582
JRZ	<i>Clitocybe vibecina</i>	Gestreepte trechterzwam	2347
JRN	<i>Clitocybe vibecina</i>	Gestreepte trechterzwam	1838
ORN	<i>Mycena metata</i>	Dennenmycena	1769
JPW	<i>Marasmius androsaceus</i>	Paardenhaartaailing	1512
ORZ	<i>Byssonectria aggregata</i>	Klein oranje zandschijfje	1500
ORZ	<i>Gymnopilus penetrans</i>	Dennenvlamhoed	1250
JRN	<i>Laccaria bicolor</i>	Tweekleurige fopzwam	1237
JPW	<i>Lactarius rufus</i>	Rossige melkzwam	1161

De melksteel moet dus vaker genoteerd worden. Bovendien moet deze ook vaker gecontroleerd worden met behulp van het witte melksap in de steel, waardoor deze soort wat meer aandacht kreeg.

Veel meer soorten komen in lage aantallen voor. Er zijn 42 soorten die in een terrein in de 5 onderzoeksjaren met slechts één exemplaar optraden en 25 soorten werden met twee exemplaren geteld. Dit weerspiegelt een algemeen beeld dat in de biologie voor veel ecosystemen lijkt op te gaan: weinig heel algemene soorten en veel soorten in lage aantallen.

Enkele interessante zeldzame of minder bekende soorten die werden gevonden zijn:

- Spatelhoortje (*Calocera pallidospathulata*). Op dikke rotte stammen van Grove den stonden ca. 1 mm hoge oranje knotsvormige zwammetjes, ze deden denken aan kleine onvertakte Gele hoorntjes (*Calocera cornea*). Bij determinatie is de keuze tussen Knotshoorntje (*C. glossoides*) en Spatelhoortje nogal lastig, omdat de sporen niet altijd conidiën vormen (die bij deze soorten verschillen). Op grond van het voorkomen op naaldhout is gekozen voor *C. pallidospathulata* (Reid, 1974).
- Oranje pronkridder (*Calocybe cerina*). In 2002 stond een mij onbekend vrij helder okergeelbruin paddestoeltje op een oude dennenstronk in het terrein JRN. Door de korrelige inhoud van de basidiën vermoedde ik dat het een *Calocybe* was. Daarna kom je gemakkelijk uit op *C. cerina*, vanwege een roodachtige reactie met KOH. Volgens het Overzicht (Arnolds *et al.*, 1995) is dit een zeer zeldzame soort.
- *Coprinus parvulus*. Op 13 oktober 2001 werden op oude keutels van vermoedelijk Wild zwijn een paar piepkleine inktzwammetjes gevonden. Thuisgekomen leverde de determinatie nogal wat problemen op. En om de zaak nog erger te maken, waren na het gepruts de vruchtlichaampjes van de inktzwam op. Gelukkig zaten er nog enkele kleine knopjes. Deze groeiden weer uit na het zaakje een paar dagen vochtig in een afgesloten doos weggezet te hebben. Nu werd het tijd om de hulp van Kees Uljé in te roepen. Kees kon deze soort ook met geen enkele soort uit de literatuur in overeenstemming brengen. Uiteindelijk hebben we besloten deze vondst als nieuwe soort te beschrijven (Uljé & Keizer, 2003).
- Zilversteelsatijnzwam (*Entoloma turbidum*). Dit is een zeer geregeld terugkomende soort, alleen gevonden in de twee jonge geplante terreinen, soms vrij veel, bijvoorbeeld met 44 exemplaren op 2 november 2002. Volgens het Overzicht is dit een achteruitgaande soort.
- Geurloze bosbrandvlamhoed (*Gymnopilus decipiens*). Dit is een onopvallende bruine paddestoel met gelige lamellen die door de standplaats op de grond en de wrattige sporen wel aan een Gordijnzwam doet denken. Ondanks de naam is in de twee proefvlakken waar deze soort stond (JRZ en JPW) bij mijn weten geen brand geweest.
- *Hypocrea lixii* Patouillard. Op een kegel van Grove den in proefvlak ORZ zat een kleine witachtige *Hypocrea*, samen met de *Trichoderma*-vorm. De *Hypocrea* zag eruit als een laag kussentje (stroma) van enige mm diameter met donkere stipjes erop; dat zijn de mondingen van de ingezonken peritheciën. De specialist van deze groep, Hans Josef Schroers (CBS, Utrecht) was zo vriendelijk een cultuur te maken uit ascosporen van deze vondst en de determinatie te verrichten. Hieruit groeide de conidiënvorm (anamorf) *Trichoderma harzianum* Rifai. De geslachtelijke vorm die hierbij hoort heet *Hypocrea lixii* Patouillard. Pas heel recent is bewezen dat deze twee vormen bij elkaar horen (Chaverri & Samuels, 2002). De soort was nog niet eerder voor Nederland vermeld.

- Stersporige trechterzwam (*Omphaliaster asterospora*). In het bos doet deze soort eerder aan een Trechterzwam of een Grauwkop denken, maar onder de microscoop wijzen de knobbelige sporen direct op de Stersporige trechterzwam. Dit is een vrij zeldzaam, verspreid voorkomend paddestoeltje van voedselarme standplaatsen.
- Goudgele bundelzwam (*Pholiota flammans*). Heel trouw stond deze prachtige paddestoel ieder jaar op een stuk dennenstam, alleen het laatste jaar niet meer, toen de stam kapotgereden is bij dunningswerkzaamheden.
- Vale franjehoed (*Psathyrella ocellata*). Een groepje van 9 Franjehoeden in het dennenbos op een plekje met dood mos is niet direct wat je verwacht. Thuis gauw de boeken (Kits van Waveren, 1985) gepakt: pleurocystiden die fles- tot spoelvormig zijn en vrij slanke sporen, dat leidt tot de Vale franjehoed, een zeldzame soort.
- Bittere trechterzwam (*Pseudoomphalina pachyphylla*). Deze soort stond ongeveer 15 cm onder het aardoppervlak, in de zijwand van een konijnenhol. Determinatie is niet zo eenvoudig, omdat de kenmerkende bitterheid en de amyloïde reactie van de sporen beide erg zwak, en dus gemakkelijk over het hoofd te zien zijn.
- *Sistotrema muscicola* en *S. dennisii* (Urnkorstzwam). Dit zijn twee verwante soorten Urnkorstzwammen die beide op op de grond liggende dennennaalden en mos groeien. Beide soorten zijn wit en vormen een resupinate buisjeslaag. Ze verschillen in sporenvorm: bij *S. muscicola* zijn ze breed ellipsoïd en bij *S. dennisii* gebogen kort-cilindrisch van vorm (Ryvarden & Gilbersen, 1994).
- Fijnschubbige ridderzwam (*Tricholoma imbricatum*). In het jaar 2000 is deze soort éénmaal in JPW aangetroffen tussen de algemenere Witbruine ridderzwam (*T. albobrunneum*).
- Glanzende ridderzwam (*Tricholoma portentosum*). Deze fraaie, zilverglanzende Ridderzwam groeit elk jaar met 10 tot ruim 30 exemplaren per jaar in het stuifzand proefvlak JPW.

Soortendiversiteit

De ruimtelijke variatie van de voor paddestoelen relevante microhabitats kan wel wat van de soortendiversiteit verklaren. Zo is het duidelijk dat houtbewoners gebonden zijn aan houtresten die aanwezig zijn in de vorm van dode takken, stukken stam en stronken van gevelde bomen (dat laatste niet in het terrein Planken Wambuis). Evenzo wordt het voorkomen van aan mossen gebonden paddestoelen bepaald door het voorkomen van mossen. Een grappige waarneming illustreert dit laatste: in terrein Jong Roekel Noord lag een oude trui. Na verloop van tijd bleek Pluisjesmos (*Dicranella heteromalla*) dit als een geschikte groeiplaats gekozen te hebben. Het Geelbruine mosklokje (*Galerina hypnorum*) groeit graag samen met mossen zoals Pluisjesmos en het duurde niet lang of deze verscheen hier dan ook.

Het is de vraag of de vegetatiepatronen en het voorkomen van verschillende habitat-/substraattypen ('synusiae' (Barkman, 1976)) de waargenomen diversiteit van de paddestoelen kunnen verklaren. Dat geldt in nog sterkere mate voor het terrein Planken Wambuis, waar vegetatie (behalve dennen) en grote stukken dood hout vrijwel ontbreken, maar het aantal paddestoelen ongeveer even hoog is als in de andere terreinen. Daarom probeer ik in een nadere analyse een beter beeld van de samenhang van soortenaantallen en verklarende variabelen te vinden. Zie ook het kader.

Kleinschalige soortendiversiteit

Al tientallen jaren hebben biologen zich verbaasd over de grote aantallen planten (of dieren) die op een kleine oppervlakte bij elkaar kunnen samenleven. Om dit verschijnsel te kunnen begrijpen zijn er diverse verklarende theorieën opgesteld. Vele van deze modellen handelen over plantengemeenschappen, waar met name een aantal graslandtypen een grote soortenrijkdom (op kleine oppervlakte) laten zien. Voor de grote aantallen soorten die geregeld in paddestoelgemeenschappen worden gezien zijn zulke theorieën niet opgesteld, maar wellicht eveneens toepasbaar. In het navolgende wil ik enkele van de belangrijkste theorieën nagaan en zien in hoeverre ze in de dennenbossen van de proefvlakken ‘werken’. Een belangrijk verschil dat we hierbij in de gaten moeten houden is dat planten (als producenten o.i.v. zonlicht) op een heel andere manier in de natuur functioneren dan paddestoelen, die altijd van organische stof leven die in een eerder stadium door planten was opgebouwd.

Grubb (1987) beschouwde het geregeld voorkomen van open ruimtes (‘gaps’) als een belangrijke voorwaarde voor het handhaven van soortendiversiteit, omdat daar de regeneratie van planten kan plaats vinden en de soorten beschikbare ruimte vinden die elders bezet is. Voor paddestoelen zou je het onregelmatig beschikbaar komen van nieuw substraat zoals een dode boom misschien in dit licht kunnen zien.

Grime (1979) stelt dat de grootste diversiteit (van planten) steeds wordt gezien bij middelmatige biomassa (per eenheid oppervlak) waarden, dus als er omstandigheden heersen waarbij die noch heel laag (bijv. bijna geen nutriënten, sterke storing) noch heel hoog (zeer veel nutriënten, afwezigheid van verstoring) worden. Voor paddestoelen is deze benadering lastig toe te passen. Ik ken geen studies waar de hoeveelheid beschikbaar organisch materiaal van planten of die van alleen schimmels is gerelateerd aan de soortendiversiteit van paddestoelen. De indruk is dat de aanwezigheid van veel dood hout meer soorten houtafbrekers mogelijk maakt, maar in dergelijke omstandigheden zien we vaak weinig mycorrhizasymbionten. Veel hangt ook af van het schaalniveau waarop de studie wordt verricht.

De laatste (ruim) tien jaar is een nieuw begrip geïntroduceerd: de ‘species pool’ (Taylor *et al.*, 1990), dat is een soort reservoir van soorten van waaruit een bepaalde gemeenschap samengesteld wordt. Er worden drie schaalniveaus onderscheiden: regionaal (groter gebied), lokaal (kleiner homogener gebied), actueel (het onderzoeksgebied; Pärtel *et al.*, 1996). De ‘pool’ op regionaal gebied komt tot stand onder invloed van soortsvorming op evolutionaire tijdschaal. Die totstandkoming van zo’n regionale ‘species pool’ kan onder bepaalde omstandigheden heel sterk werken, denk bijvoorbeeld aan de soortenexplosie van cichliden (kleine baarsachtige visjes) in het Victoriameer (Goldschmidt, 1994), maar de betekenis ervan voor paddestoelen in ons dennenbos is moeilijk te bepalen. De lokale ‘pool’ wordt vooral bepaald door de hoeveelheid beschikbaar habitat en de actuele ‘pool’ zou tot stand komen door een ‘filter’ dat bepaalt welke soorten ter plekke kunnen groeien (Zobel, 1997). Dat filter nu kun je zien als een metafoor voor allerlei processen (bijv. concurrentie, facilitatie) die in een veld spelen, die bepalen welke soorten bij elkaar groeien. Van der Maarel & Pykes (1993) hebben met een soortenrijk kalkgrasland als voorbeeld het zogeheten ‘carrousel-model’ opgesteld, waarmee je je kunt voorstellen dat telkens soorten uit de ‘pool’ in de vegetatie een plekje kunnen vinden als er even ruimte is. Die ruimte hoeft per vestigingsgebeurtenis maar heel klein te zijn. Concurrentie werkt maar beperkt omdat bepaalde stress-factoren (begrazing, armoede aan N en P, zomerdroogte) en de meestal korte

levensduur van de soorten ervoor zorgen dat geen enkele soort dominantie bereikt. Deze onderzoekers kwamen ondermeer tot hun model doordat bij jaarlijkse bemonstering van hun proefvlakjes er ieder jaar steeds nieuwe soorten bij kwamen (en andere verdwenen), zodat het totaal aantal soorten in die proefvlakjes steeds bleef stijgen. Dat beeld kennen we natuurlijk ook bij de paddestoelen (Barkman, 1987, Arnolds, 1981). Zobel (1997) merkt overigens op dat al die theorieën elkaar aanvullen en elkaar niet uitsluiten. Het lijkt me dat met name het carrouselmodel een waardevolle hulp is bij de gedachtenvorming over de soortendiversiteit in de dennenbossen (zie hoofdstuk van dit artikel).

Het is opmerkelijk dat Frankland (1998) een aantal van de hierboven benoemde begrippen hanteert (beschikbaarheid van soorten, dus de ‘species pool’ en processen als verspreiding en competitie) als achterliggende oorzaken van successie van paddestoelgemeenschappen, terwijl de genoemde plantenecologen vooral stabiele situaties beschreven. Hierbij moet aangetekend worden dat deze stabiele situaties toch een zekere inwendige dynamiek kennen (de carrousel).

Ecologische groepen en vegetatietype

We kunnen nagaan hoe de soorten verdeeld zijn over de ecologische groepen, d.w.z. hoe ze in hun voeding voorzien (Tabel 5). We zien dan dat de twee oude terreinen met 5-14 soorten relatief arm aan ectomycorridza-vormende paddestoelen zijn. De jonge terreinen zijn met 15-24 soorten aanzienlijk rijker, hoewel het rijkere oude terrein (ORN) nauwelijks onderdoet voor het armere jonge terrein (JRN). Nog soortenrijker is het spontane dennenbos op stuifzand Planken Wambuis. Achtergronden van het voorkomen van ectomycorridza-paddestoelen in dennenbossen en de veranderingen ervan in de tijd worden besproken door Termorshuizen (2003), die gegevens van een groot aantal dennenbosterreinen heeft vergeleken. Wat hier opvalt, is dat het onwaarschijnlijk lijkt dat er in de terreinen JRZ en JPW, waar zo'n 25 soorten mycorridzavormers (per 1050 m²) voorkomen, evenveel microhabitats of ‘niches’ te onderscheiden zouden zijn. Ik veronderstel daarom een ander mechanisme dat het mogelijk maakt dat er zoveel soorten tegelijk voorkomen (zie onder en kader).

Tabel 5. Verdeling van soorten van vier ecologische groepen over de terreinen. Ectomycorridza-vormers = leven in symbiose met bomen; Houtbewonend = op dood hout incl. dennenkegels (3 soorten); Strooisel/humus = op strooisel van bomen, weinig tot sterk verteerde resten van naalden en kleine takjes tot homogene humus, of resten van grassen en andere planten; Mosbewonend = op of tussen mossen groeiend, parasitisch of in symbiose met mos; mogelijk ook op dode delen van mossen, wellicht voorkeur voor bepaalde mossoorten; Op oude fungi = op (dode) vruchtlichamen groeiend, waarbij soms niet helemaal duidelijk is of hier sprake is van parasitisme of een saprotrofe leefwijze.

Ecol. groep / terrein	ORZ	ORN	JRZ	JRN	JPW
Ectomycorridza-vormers	5	14	24	15	26
Houtbewonend	25	19	13	13	14
Strooisel /humus	23	16	18	18	16
Mosbewonend	8	9	9	8	4
Op (oude) fungi	0	1	3	1	1
Op mest	0	0	0	0	1

In het terrein Oud Roekel Zuid is van alle terreinen het meeste dood hout aanwezig. Dat weerspiegelt zich in een groot aantal houtbewoners. Dat terrein heeft ook de grootste bedekking van Blauwe bosbes. Het grote aantal strooiselbewoners lijkt erop te wijzen dat de meer open structuur van de bosbesvegetatie gunstiger voor strooiselbewoners is dan een dichte mat van Bochtige smelev. Voor de op mossen levende soorten vertonen de vijf onderzochte terreinen weinig verschillen, zij het dat het vrijwel kale terrein Planken Wambuis vanzelfsprekend weinig soorten uit deze groep herbergt. De groepen 'op oude paddestoelen' en 'op mest' komen te weinig voor om daar conclusies aan te verbinden.

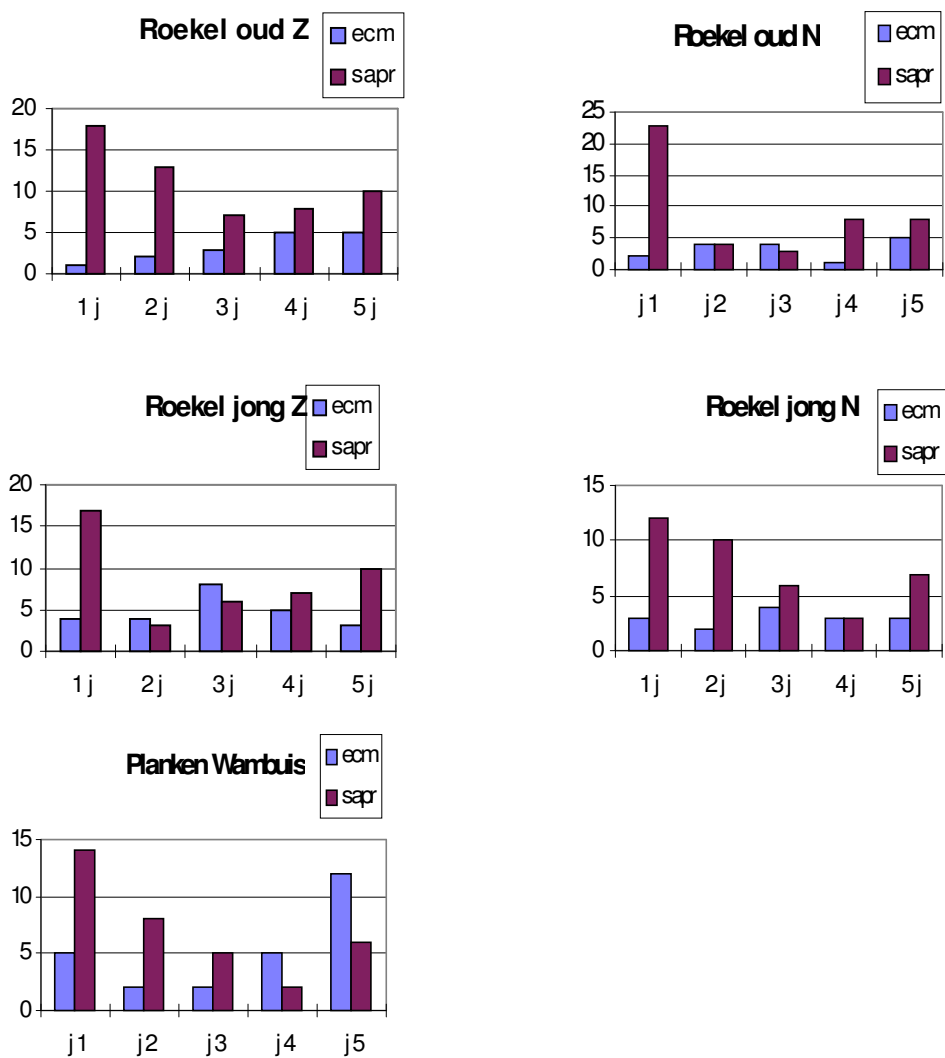
We zien dus dat vegetatietype en patronen in de vegetatie alsmede het voorkomen van meer of minder dood hout gedeeltelijk wel een verklaring bieden voor de waargenomen soortendiversiteit. Gezien de tamelijke uniformiteit van deze substraten lijkt dit toch niet de gehele verklaring te kunnen zijn voor de waargenomen soortenaantallen. Daarom wordt hier een poging ondernomen wat meer inzicht te krijgen in het voorkomen van de paddestoelen in de tijd. Dat is gedaan omdat de indruk bestaat dat het totale soortenaantal voor een belangrijk deel bepaald wordt door soorten die maar af en toe eens opduiken.

Nu is er bij dit onderzoek waarbij de terreinen eens per 3 à 4 weken werden bezocht altijd kans dat heel wat vruchtlichamen zijn gemist omdat ze alweer verdwenen zouden kunnen zijn voordat ze konden worden geteld. Dit effect lijkt niet al te sterk aanwezig, omdat de eenmalig gevonden soorten niet opvallend vaker kleine tere vruchtlichamen hebben, vergeleken bij de frequenter gevonden soorten.

Trouwe klanten en toevallige passanten

In figuur 1 staat aangegeven hoe trouw de soorten zijn gedurende de onderzoeksperiode, met andere woorden hoeveel soorten in één, twee, drie, vier of vijf jaren van de vijf onderzoeksjaren zijn aangetroffen. Er is onderscheid gemaakt tussen ectomycorrizavormende en saprotrofe soorten, omdat deze van verschillende voedselbronnen gebruik maken (alhoewel er wellicht wel interacties tussen deze groepen kunnen zijn, vgl. Kuyper, 2003). Het valt op dat bij de ectomycorrizavormende soorten in Planken Wambuis de categorie 5j sterk oververtegenwoordigd is (statistisch significant, $p < 5\%$, χ^2 -toets). Het duidt erop dat daar veel soorten in alle jaren zijn verschenen. Door de armoede aan plantenvoedingsstoffen in de bodem en de geringe hoeveelheid organisch materiaal in de bodem zijn de omstandigheden er gunstig voor grotere ectomycorrizavormende paddestoelen, zoals diverse Ridderzwamsoorten (*Tricholoma*). Mogelijk leven de mycelia van deze soorten relatief diep in de grond, waar ze voldoende water kunnen bemachtigen voor de grote paddestoelen. Daar is de uitdroging in neerslagarme perioden wellicht minder sterk dan nabij de oppervlakte, waar mogelijk mycelia van kleinere soorten leven en in elk geval die van de saprotrofe soorten, die immers aangewezen zijn op de organische bovenlaag. De grote paddestoelen worden in elk geval vaak opvallend diep in de bodem gevormd. Zo komt de Gele ridderzwam (*Tricholoma equestre*) vaak met een dik pak zand op zijn kop boven de grond. De boomwortels waarmee het mycelium van deze paddestoelen is vergroeid, zouden een relatief constante bron van voedingsstoffen kunnen vormen gedurende de tijd dat ze bestaan. In de overige terreinen verschillen de soortenaantallen niet significant voor het aantal jaren (van de vijf) dat ze zijn verschenen, mogelijk dank zij de beschermende, vocht vasthoudende bodemvegetatie. Maar ook hier lijken de grotere paddestoelen zoals Kastanjeboleet (*Boletus badius*), Levermelkzwam (*Lactarius hepaticus*) en Krulzoom (*Paxillus involutus*) een behoorlijk constant voorkomen te hebben met vier of

Figuur 1. Verdeling van het aantal soorten over vijf klassen van verschijnen in de vijfjarige onderzoeksperiode. 1j ... 5j geeft het aantal soorten dat in één jaar ... vijf jaren verscheen. ecm = ectomycorrhiza-vormers, sapr. = saprotrofe paddestoelen.



vijf waarnemingsjaren. Er zijn echter ook diverse opvallende vestigingen of verschijningen na jaren van afwezigheid, zoals Eekhoorntjesbrood (*Boletus edulis*) en Appellrussula (*Russula paludosa*) in 2001 en Cantharel (*Cantharellus cibarius*) in 2002 in het terrein Jong Roekel Zuid.

Heel anders is het beeld voor de paddestoelen van de andere ecologische groepen. We zien in figuur 1 dat in alle terreinen de soorten die in slechts één jaar zijn verschenen de grootste groep vormen. Het gaat om aanzienlijk meer soorten dan de soorten die relatief constant voorkomen met 4 of 5 maal in de vijfjaar-periode. In tabel 6 a t/m e is te zien om welke soorten het gaat. Als je zou verwachten dat de aantallen soorten die één, twee t/m vijf keer in de onderzoeksperiode zijn gevonden ongeveer even groot zouden zijn (de nulhypothese), zijn de getallen hiervan significant afwijkend voor de terreinen ORN, JRZ en JPW. Verder konden er geen significante verschillen worden aangetoond in voorkomens over de jaren tussen mos-, hout- en strooiselbewoners (χ^2 -toets). Toch lijken er tamelijk veel houtbewoners onder de éénmalig verschenen soorten te zijn.

De dynamiek van komende en gaande soorten paddestoelen staat nogal in contrast met het beeld van de groene planten-vegetatie, die in dit vegetatietype vrijwel geheel uit lang levende vaatplanten en mossen bestaat en weinig veranderingen vertoont. Ook is het niet in overeenstemming met het idee dat veel schimmels lang kunnen leven, afgaande op hoge leeftijden van mycelia die wel worden gemeld (zie onder). Kennelijk verschijnt een aanzienlijk deel van de paddestoelsoorten maar af en toe.

Bij paddestoelen is het altijd moeilijk te bepalen of:

- 1) de mycelia langlevend zijn en de fructificatie slechts spaarzaam geschiedt, bijvoorbeeld alleen in gunstige perioden, of
- 2) de mycelia kortlevend zijn, slechts hier en daar verschijnen, dan wel fructificeren en weer snel verdwijnen; opvallend is wel dat slechts weinig soorten overlevingsstructuren vormen om ongunstige tijden door te komen zoals rizomorfen, sclerotiën of chlamydosporen.

Om te kunnen beoordelen of wellicht de mycelia langdurig aanwezig zijn en alleen fructificeren in een meteorologisch gunstig jaar, is bekeken of er in bepaalde gunstige jaren extra veel soorten verschenen, bijvoorbeeld het jaar 2000 of 2001, die als goede paddestoelenjaren bekend staan (Arnolds, 2001; Chrispijn, 2001). Het resultaat hiervan is te zien in tabel 7, waarin alle terreinen samen genomen zijn. Er is geen opvallend goed jaar; wel lijkt het jaar '99 minder gunstig geweest te zijn dan de andere jaren, maar de verschillen zijn niet significant.

Tabel 7. Aantal éénmalig verschenen soorten in de jaren 1998-2002. ECM = Ectomycoriza-vormende soorten.

Ecol. groep ↓ / jaar →	'98	'99	'00	'01	'02
ECM	3	0	2	5	4
Overige groepen	21	11	14	18	20

Aangezien het verschijnen van de paddestoelen zich min of meer geregeld over alle jaren voordoet, en niet tot één of enkele goede jaren beperkt is, rijst het vermoeden dat veel van de één- of tweemaal verschenen soorten kortlevende soorten zijn, die zich vestigen, fructificeren en snel weer verdwijnen, om dit op een andere plaats in een ander jaar weer te herhalen. Voor sommige van de frequenter waargenomen soorten zou deze leefwijze ook

kunnen gelden, alleen is dat met deze gegevens niet te achterhalen. Gerichte en gedetailleerde veldwaarnemingen, aangevuld met experimenten zou zeer gewenst zijn.

We kunnen het volgende beeld voorstellen van de paddestoelenflora in het bos. Het bos is voor te stellen als een vijver waarin voortdurend een regen van sporen van een groot aantal soorten paddestoelen valt. Iedere keer dat een succesvolle vestiging plaats vindt, ontstaat er een mycelium, als een kringetje in het water om de gevallen regendruppel. Na een korte tijd, één of enkele jaren, sterft het mycelium weer af en laat een plekje open voor een nieuwe vestiging uit de sporenregen. De sporenregen is dus op te vatten als een 'pool' van veel potentieel geschikte soorten (en ongeschikte soorten, maar die verschijnen natuurlijk niet) waarvan een steeds wisselend gedeelte zich kan vestigen (zie kader, carrousel model). Verdwijnen en opnieuw verschijnen van substraat zoals gevallen takjes, nieuw uitgegroeide boomworteltoppen vormen telkens weer een nieuwe gelegenheid voor vestiging van soorten. Onder invloed van externe oorzaken zoals de jaarlijks wisselende weersomstandigheden, menselijk ingrijpen zoals dunnen, struiken verwijderen ontstaat er een extra (jaarlijks) wisselend spectrum van soorten.

Leeftijd: onbekend

Over de levensduur van paddestoelmycelia is wel het een en ander geschreven, zij het dat het meestal om de spectaculair hoge leeftijd van grote heksenkringen gaat. Zo vermeldt Ramsbottom (1953) kringen van 200 tot 600 jaar oud in de grasvelden rondom het prehistorische monument Stonehenge. Recordhouder op dit moment is de Sombere honingzwam (*Armillaria ostoyae*), waarvan een mycelium is gevonden van naar schatting 2400 jaar oud. Het hele verhaal hierover is te vinden op de internet site <http://news.bbc.co.uk/1/low/sci/tech/869808.stm>. Zelf heb ik ook grote kringen van de Weidechampignon (*Agaricus campestris*) en Voorjaarsridderzwam (*Calocybe gambosa*) gezien van wellicht tien tot enkele tientallen jaren oud. Meestal gaat het over soorten met vrij grote vruchtlichamen, die humusbewonend zijn. Deze hebben dan ook een langdurig beschikbare voedselbron. De leeftijd van de kleinere saprotrofe paddestoel Melksteelmycena (*Mycena galopus*) is bestudeerd door Frankland (1998). Zij nam waar dat deze soort 'perennial' is, en in bossen met een gelijkmatige strooiseltoevoer van naalden (van Sitkaspar) in groepen en kringen voorkomt met mycelia van minstens vijf jaar oud en wellicht een stuk ouder. In bossen met meer verstoring, zoals bodemomwoeling stonden de paddestoelen in kleine groepjes of alleen, wat zou kunnen duiden op jongere mycelia. Het lastige is dat zulke gegevens nog geen inzicht geven in de meest voorkomende (of gemiddelde) leeftijd van mycelia en dus hoe vaak ze zich opnieuw moeten vestigen.

Ook houtbewonende paddestoelen kunnen behoorlijk oud worden. Sommige houtzwammen kunnen vele jaren achtereen op dezelfde boom verschijnen, bijvoorbeeld de Pruikzwam (*Hericium erinaceus*). Een van een oude eik gevallen vruchtlichaam van de Eikenvuurzwam (*Phellinus robustus*) dat ik eens vond liet op doorsnede 40 jaarlijks aangegroeide buisjeslagen zien, een aanzienlijke leeftijd (de boom was nog niet dood!). Toch lijkt het erop dat veel saprotrofe houtbewoners van kleinere stukken hout een aanzienlijk kortere levensduur hebben, gezien het grote aandeel van één jaar verschenen houtbewoners. Ook hier hebben we weer weinig inzicht in de meest voorkomende levensduur van mycelia van veel soorten.

Ectomycorrisa-vormende soorten kunnen ook tientallen jaren achtereen op een plek aanwezig zijn, of zelfs na vele jaren afwezigheid verschijnen op precies dezelfde standplaats, zolang de waardboom maar niet verdwenen is. Een mooi voorbeeld hiervan is

de Gerimpelde russula (*Russula olivacea*). Deze soort is door dr. A.F.M. Reijnders tot in de jaren '70 vermeld van de Notenlaan bij Zeist, daar zo'n 20 jaar niet waargenomen en recent weer op dezelfde plaats aangetroffen (Tolsma, 2003). Dat valt op bij zeldzame soorten; of dit ook opgaat voor andere soorten, bijvoorbeeld heel algemene zoals de Fopzwam (*Laccaria laccata*), is niet bekend. Het is evenwel denkbaar dat mycelia van mycorriza-vormende paddestoelen een langere levensduur hebben dan veel saprotrofe soorten omdat de boomwortels en de bodem een relatief veilige, constante voedingsbron zijn. Een complicerende factor is hier ook weer de mogelijkheid dat mycelia niet ieder jaar fructificeren.

Veel van de kleinere soorten saprotrofe paddestoelen echter leven op kleine stukjes substraat, die losliggend zijn en ook snel opgebruikt zijn. Denk hierbij aan blaadjes, bladsteeltjes, naalden, grasbladeren, grashalmen, stelen van kruidachtige planten, vruchtjes of zaden van kruiden of bomen, knopschubben, katjes, kleine takjes, hout- of schorsbrokjes, keutels, dode insecten, dode paddestoelen en wellicht ook dode of levende mosplantjes. Er is een groot aantal gespecialiseerde paddestoelen die op zulke kortdurende standplaatsen groeien. Zodra zo'n blaadje of zaadje verteerd is, sterft het mycelium af en moeten sporen van deze paddesteeltjes weer nieuwe plekken koloniseren. Een voorbeeld is het Elzenkatjesmummiekelkje (*Ciboria amentacea*). Deze vormt sporen in het voorjaar, omstreeks de bloeitijd van elzen en kan dan de mannelijke katjes infecteren. Een jaar later kunnen nieuwe kelkjes verschijnen op de mummies van de katjes van het jaar ervoor, die vervolgens vergaan, een cyclus van één jaar dus. Andere soorten kunnen wellicht ook enkele jaren teren op een substraat. Petersen (1970) onderzocht de paddestoelen op een groot aantal brandplekken op kapvlaktes in bossen. Hij constateerde dat de brandplekpaddestoelen na 1 tot 3 jaar na verschijnen weer waren verdwenen. Deze soorten werden dus niet ouder; dat komt in dit geval doordat de door brand bepaalde eigenschappen in de bodem geleidelijk verdwijnen. Brandplekpaddestoelen zijn wellicht erg weinig concurrentiekrachtig en alleen in staat zich te ontwikkelen in de (tijdelijk) gesteriliseerde en meer alkalische bodem.

Veel van de kleinere strooisel-, hout- en mosbewoners die in de proefvlakken zijn gevonden, lijken ook een kort leven beschoren te zijn, zoals we hierboven zagen. Wat nu bepaalt dat ze niet langer kunnen doorleven is niet eenvoudig te zeggen. Uitputting van het door het mycelium gekoloniseerde gebiedje in combinatie met de onmogelijkheid om verder uit te groeien is een mogelijkheid. Het niet verder kunnen uitgroeien van het mycelium kan veroorzaakt worden doordat de eigenschappen van de omgeving ongeschikt zijn voor die soort (goed denkbaar bij soorten die op dode mosdelen leven). Een andere mogelijkheid is dat er stevige concurrentie plaats heeft waardoor mycelia worden 'tegegehouden' waar het domein begint van een buurmycelium. Dit komt in elk geval voor in hout (Rayner & Boddy, 1988) waar de grens tussen individuele mycelia vaak te zien is als een zwarte lijn. In strooisel en humus kan concurrentie een belangrijke rol spelen (Frankland, 1998), die ook nog eens beïnvloed kan worden door bodemfauna (Newell, 1984). Dit beeld wordt ondersteund door de groeiwijze als solitair of in kleine groepjes en niet in grote heksenkringen of groepen of toefen van veel paddestoelen in de proefvlakken op de Veluwe. Ten slotte kan het zijn dat de levensduur van mycelia wordt beperkt door periodes van grote droogte. Dit beeld wordt ondersteund door de groeiwijze als solitair of in kleine groepjes en niet in grote heksenkringen of groepen of toefen van veel paddestoelen in de proefvlakken op de Veluwe.

Voor de hier bekeken dennenbossen lijkt het aandeel van kort levende (één of tweemaal verschenen) paddestoelen groot (tabel 6a-e), en dat van langlevende soorten tamelijk gering.

Een voorbeeld van een grotere, waarschijnlijk langlevende humusbewonende soort die in grote heksenkringen groeit is Gestreepte trechterzwam (*Clitocybe vibecina*), waar in de jonge terreinen jaarlijks 500 tot meer dan 1000 vruchtlichamen verschijnen in het proefvlak. Ook onder de houtbewoners zijn er veel die slechts éénmaal verschijnen. Juist vanwege het gelijkmatige milieu in dood hout zou je verwachten dat hier toch meer langlevende (en geregeld fructificerende) soorten bij zouden zijn, zoals de braaf elk jaar verschijnende Goudgele bundelzwam (*Pholiota flammans*) in ORZ of Koningsmantel (*Tricholomopsis rutilans*) in ORN. In grote stukken dood hout zijn er immers minder extremen in vocht dan in een humus- of strooisellaag. Daarnaast zijn er soorten die weliswaar (bijna) elk jaar verschijnen, maar wellicht toch kortlevend zijn. Dit geldt voor enkele zeer algemene soorten. Voorbeelden zijn Muizenstaartzwam (*Baeospora myosura*) en Dennenschelpzwam (*Panellus mitis*). De eerste leeft op gevallen dennenappels. Na 2 à 3 jaar zal de dennenappel wel zover verteerd zijn, dat het mycelium dood gaat. De tweede leeft op dunne takken van de den, zo lang ze nog niet te ver verteerd zijn. Misschien geldt er iets dergelijks voor sommige heel algemene strooisel- of mosbewoners, bijvoorbeeld Dennenmycena (*Mycena metata*), Vaal mosklokje (*Galerina mniophila*) en Honinggeel mosklokje (*Galerina pumila*).

Slot

In een gelijkmatige en stabiele standplaats zoals in dennenbos is de dynamiek van verschijnen en verdwijnen van paddestoelen veel groter dan bij planten en mossen. De meeste planten en mossen in deze bossen zijn langlevend. De vegetatie oogt stabiel, reden waarom vegetatiesuccessie als drijvende kracht achter veranderingen in de mycoflora hier over deze periode onwaarschijnlijk lijkt. Een overeenkomstig beeld met veel soorten die slechts één of twee keer in een langere periode verschijnen, werd ook gevonden door Barkman, (1987). Hij vond in een Drents jeneverbesstruweel 69 van de in totaal 143 soorten (48%) in één of twee jaren van de elf onderzoeksjaren. Helaas geeft hij geen informatie over de grootte van het proefvlak en eventuele veranderingen in de vegetatie. Barkman gaat niet in op de vraag of mycelia langlevend zijn, want hij stelt neutraal dat ‘veel paddestoelen slechts éénmaal in de 2-5 jaar voorkomen’, overigens zonder nadere informatie over welke soorten (-categorieën) het gaat.

In andere vegetatietypen daarentegen is het waarschijnlijk dat vegetatiesuccessie wel een rol speelt bij veranderingen in de mycoflora, zoals in graslanden (Arnolds, 1981). Van Tweel & Arnolds (1996) vonden grote verschillen in de mycoflora in graslandproefvlakken die na ca. 20 jaar opnieuw werden bezocht.

In het kader van het NEM-onderzoek wil ik de vijf proefvlakken in de dennenbossen graag blijven volgen, op het voorkomen van de telsoorten en de andere soorten. Het bovenstaande verhaal heeft hopelijk duidelijk gemaakt dat in ‘saaie’ dennenbossen waar ogenschijnlijk niets gebeurt, het in werkelijkheid een komen en gaan van paddestoelen is, iets waar we nog maar weinig van weten en begrijpen.

Dank

Mijn dank gaat uit naar Aad Termorshuizen voor op- en aanmerkingen op een eerdere versie van dit artikel, naar Hans Josef Schroers die *Hypocrea lixii* heeft gekweekt en gedetermineerd, naar Kees Uljé die *Coprinus parvulus* samen met mij heeft willen beschrijven en naar Thom Kuyper voor waardevolle literatuurverwijzingen.

Literatuur

- Arnolds, E. 1981. Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands part 1. Thesis Universiteit Utrecht.
- Arnolds, E. 2001. Hoop voor de Hanekam. *Coolia* 44(1): 48-56.
- Arnolds, E., Kuyper, Th. W. & Noordeloos, M.E. (red.). 1995. Overzicht van de paddestoelen in Nederland. Uitg. Nederlandse Mycologische Vereniging.
- Barkman, J.J. 1976. Algemene inleiding tot de oecologie en sociologie van macrofungi. *Coolia* 19(3): 57-66.
- Barkman, J.J. 1987. Methods and results of mycocoenological research in the Netherlands. In: G. Piacioni (ed.). Studies on fungal communities: 7-38. University of l'Aquila, Italië.
- Chaverri, P. & Samuels, G.J. 2002. *Hypocrea lixii*, the teleomorph of *Trichoderma harzianum*. *Mycological Progress* 1(3): 283-286.
- Chrispijn, R. 2001. Het Bolarisjaar. *Coolia* 44(2): 38-47.
- Frankland, J.C. 1998. Fungal succession – unravelling the unpredictable. *Mycological Research* 102 (1): 1-15.
- Goldschmidt, T. 1994. Darwins hofvijver. Prometheus, Amsterdam.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley.
- Grubb, P.J. 1987. Global trends in species-richness in terrestrial vegetation: a view from the northern hemisphere. In: J.H.R. Gee & P.S. Giller (Eds). Organisation of communities: 99-118, Blackwell.
- Kits van Waveren, E. 1985. The Dutch, French and British species of *Psathyrella*. *Persoonia Supplement Vol. 2*.
- Kuyper, T.W. 2003. Onverwachte concurrenten. *Coolia* 46(1): 3-5.
- Maarel, E. van der & Pykes, M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* 4: 179-188.
- Newell, K. 1984. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biology and biochemistry* 16: 227-233.
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K. & Van der Maarel, E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111-117. Copenhagen.
- Petersen, P.M. 1970. Danish Fireplace Fungi. An Ecological Investigation on Fungi on Burns. *Dansk Botanisk Arkiv Bind 27 Nr. 3*. København.
- Ramsbottom, J. 1953. Mushrooms & toadstools. Collins, London.
- Rayner, A.D.M. & Boddy, L. 1988. Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology. Wiley: Chichester, U.K.
- Reid, D.A. 1974. A monograph of the British Dacrymycetales. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 62(3): 433-494.
- Ryvarden, L. & Gilbertson, R.L. 1994. European Polypores. Part 2. Fungiflora, Oslo.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W. & Loehle, C. 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58: 239-250. Copenhagen.
- Termorshuizen, A.J. 2003. 'Saai Grove-dennenbos' opnieuw geïnventariseerd na 10 jaar. *Coolia* 46(1): 9-24.
- Tolsma, B. 2003. Beheer van de Notenlaan bij Zeist, een kroonjuweel bij uitstek. *Coolia* 46(2): 90-92.
- Tweel, M. van & Arnolds, E. 1996. Veranderingen in de paddestoelflora van graslanden, heiden en stuifzandvegetaties in Drenthe. *Coolia* 39(4): 201-210.
- Uljé, C.B. & Keizer, P.J. 2003. A new *Coprinus* from the Netherlands: *Coprinus parvulus* Keizer & Uljé. *Persoonia* 18 (in druk).
- Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation for species coexistence? (review). *Tree* vol.12, no. 7. Elsevier Science Ltd.

Tabel 6 a t/m e. Soorten paddestoelen die één, twee, drie, vier of vijf keer voorkomen in de onderzochte periode van vijf jaar. Namen van terreinen zijn verklaard in ‘Methode’. E = ectomycorrisa-vormend, H = houtbewonend, S = strooiselbewonend, M = met mossen groeiend, O = overig, op dode paddestoelen of op mest.

Tabel 6a. Terrein Oud Roekel Zuid

ORZ één jaar	ORZ twee jaren	ORZ drie jaren	ORZ vier jaren	ORZ vijf jaren
Lactarius quietus E Calocera cornea H Cinereomyces lindbladii H Hypocrea lixii H Mycena galericulata H Mycena speirea H Phlebia radiata H Pluteus cervinus H Resupinatus trichotis H Schizopora flavipora H Trechispora mollusca H Byssonectria aggregata S Mycena adccendens S Mycena olivaceomarginataS Psathyrella ocellata S Sphaerobolus stellatus S Galerina heterocystis M Galerina pumila M	Laccaria proxima E Tremella encephala H Trichaptum abietinum H Tricholomopsis rutilans H Tyromyces caesius H Tyromyces stipticus H Clitocybe diatreta S Clitocybe vibecina S Galerina stylifera S Hygrophoropsis aurantiaca S Mycena amicta S Mycena galop v alba S Mycena sanguinolenta S Mycena vitrea S Galerina hypnorum M	Armillaria obscura H Calocera pallidospathulata H Clitocybe metachroa S Entoloma cetratum S Marasmius androsaceus S Mycena rorida S Galerina calyprata M	Mycena epipterygia H Pholiota flammans H Psilocybe fascicularis H Stereum sanguinolentum H Mycena cinerella S Mycena metata S Galerina mniophila M Rickenella fibula M	Boletus badius E Lactarius hepaticus E Russula ochroleuca E Baesopora myosura H Galerina camerina H Gymnopilus penetrans H Heterobasidion annosum H Merulius tremellosus H Panellus mitis H Cystoderma jasonis s.l. S Mycena filopes S Mycena galopus v. gal. S Galerina vittaeformis M

Tabel 6b. Oud Roekel Noord

ORN één jaar	ORN twee jaren	ORN drie jaren	ORN vier jaren	ORN vijf jaren
Inocybe lanuginosa v ovat. E Russula ochroleuca E Armillaria obscura H Calocera cornea H pallidospathulata H Cinereomyces lindbladii H Heterobasidion annosum H Merulius tremellosus H Mycena galericulata H Psilocybe fascicularis H Clitocybe marginella S	Cortinarius croceus E Cortinarius fusisporus E Scleroderma citrinumE Tylopilus felleus E Panellus mitis H Trichaptum abietinum H Clitocybe metachroa S Entoloma cetratum S	Amanita citrina E Amanita rubescens E Laccaria bicolor E Laccaria proxima E Lactarius rufus E Galerina camerina H Ischnoderma benzoinum H Galerina calyprata M	Paxillus involutus E Mycena epipterygia H Clitocybe vibecina S Cystoderma jasonis S Hygrophoropsis aurantica S Marasmius androsaceus S Mycena filopes S Galerina vittaeformis M Rickenella fibula M	Boletus badius E Lactarius hepaticus E Baesopora myosura H Gymnopilus penetrans H Tricholomopsis rutilans H Clitocybe diatreta S Mycena galopus v. gal. S Mycena metata S Galerina mniophila M Galerina pumila M

Collybia butyracea S Entoloma rhodocylix S Galerina allospora S Galerina stylifera S Mycena galopus v alba S Mycena leptocephala S Mycena sanguinolenta S Mycena vitilis S Omphaliaster asterospora S Galerina cerina M Galerina heterocystis M Galerina hypnorum M Collybia cirrhata O Collybia tuberosa O				
--	--	--	--	--

Tabel 6c. Jong Roekel Zuid

JRZ één jaar	JRZ twee jaren	JRZ drie jaren	JRZ vier jaren	JRZ vijf jaren
Boletus edulis E Cantharellus cibarius E Cortinarius anomalus E Russula paludosa E Thelephora terrestris E Calocera viscosa H Gymnopilus decipiens H Mycena speira H Oligoporus caesius H Oligoporus leucomallellus H Sistotrema dennisii* H Clitocybe marginella S Collybia butyracea S Mycena galopus v. alba S Mycena galopus v. nigra S Galerina farinacea M Galerina heterocystis M Galerina pumila M Collybia cirrhata O Collybia tuberosa O	Amanita muscaria E Gomphidius roseus E Suillus bovinus E Trichaptum abietinum H Pseudoomphalina pachyphylla S Collybia cookei O	Amanita rubescens E Boletus badius E Cortinarius cinnamomeus E Cortinarius croceus E Cortinarius paleaceus E Inocybe lanuginosa E Inocybe subcarpta E Paxillus involutus E Tricholomopsis rutilans H Clitocybe diatreta S Galerina stylifera S Mycena metata S Mycena sanguinolenta S Galerina calyptata M Galerina hypnorum M Rickenella fibula M	Cortinarius fusisporus E Lactarius rufus E Rhizopogon luteolus E Russula emetica E Scleroderma citrinum E Auriscalpium vulgare H Gymnopilus penetrans H Panellus mitis H Entoloma cetratum S Entoloma rhodocylix S Marasmius androsaceus S Mycena filopes S	Laccaria bicolor E Laccaria proxima E Lactarius hepaticus E Baeospora myosura H Galerina camerina H Mycena epipterygia H Clitocybe vibecina S Cystoderma jasonis S Entoloma turbidum S Hygrophoropsis aurantiaca S Mycena galopus v. gal. S Galerina mniophila M Galerina vittaeformis M

Tabel 6d. Jong Roekel Noord

JRN één jaar	JRN twee jaren	JRN drie jaren	JRN vier jaren	JRN vijf jaren
Amanita muscaria E	Paxillus involutus E	Cortinarius croceus	Boletus badius E	Laccaria bicolor E
Inocybe lanuginosa E	Russula ochroleuca E	E	Cortinarius	Laccaria proxima E
Russula emetica E	Auriscalpium vulgare	Cortinarius	fusisporus E	Lactarius hepaticus E
Calocybe cerina H	H	paleaceus E	Suillus bovinus E	Baeospora myosura
Cudoniella acicula H	Calocera viscosa H	Gomphidius roseus	Entoloma rhodocylix	H
Oligoporus caesius H	Panellus mitis H	E	S	Galerina camerina H
Oligoporus	Clitocybe marginella	Lactarius rufus E	Mycena cinerella S	Mycena epipterygia
subcaesius H	S	Clitocybe diatreta S	Mycena filipes S	H
Tricholomopsis	Collybia butyracea S	Cystoderma		Clitocybe vibecina S
rutilans H	Entoloma turbidum S	amianthinum S		Mycena galopus v.
Clitocybe metachroa	Galerina pallidisporea	Entoloma cetratum		gal. S
S	S	S		Galerina mniophila
Marasmius	Hygrophoropsis	Galerina hypnorum		M
androsaceus S	aurantiaca S	M		Galerina vittaeformis
Mycena	Galerina calyptrata M	Galerina pumila M		M
archangeliana S	Collybia Cookei O	Rickenella fibula M		
Mycena metata S				
Mycena				
sanguinolenta S				
Tephroclybe ambusta				
S				
Collybia tuberosa O				

Tabel 6e. Jong Planken Wambuis

JPW één jaar	JPW twee jaren	JPW drie jaren	JPW vier jaren	JPW vijf jaren
Amanita gemmata E	Inocybe soluta E	Amanita muscaria E	Boletus edulis E	Boletus badius E
Inocybe lacera E	Suillus luteus E	Inocybe	Cortinarius	Cortinarius croceus
Inocybe mixtilis E	Entoloma rhodocylix	xanthomelas E	cinnamomeus E	E
Inocybe subcarpta E	S	Meruliopsis taxicola	Cortinarius	Laccaria bicolor E
Tricholoma	Gymnopilus	H	fusisporus E	Laccaria proxima E
imbricatum E	penetrans H	Panellus mitis H	Hebeloma	Lactarius hepaticus
Calocera viscosa H	Mycena epipterygia	Galerina allospora S	cylindrosporum E	E
Galerina camerina H	H	Gymnopilus	Thelephora terrestris	Lactarius rufus E
Paxillus panuoides H	Trichaptum	decipiens S	E	Paxillus involutus E
Phlebia radiata H	abietinum H	Collybia cirrhata O	Entoloma cetratum S	Rhizopogon luteolus
Stereum	Mycena filipes S		Galerina vittaeformis	E
sanguinolentum H	Mycena		M	Russula emetica E
Trechispora mollusca	sanguinolenta S			Tricholoma
H	Galerina calyptrata M			albobrunneum E
Tricholomopsis	Galerina hypnorum			Tricholoma equestre
rutilans H	M			E
Entoloma fernandae				Tricholoma
S				portentosum E
Galerina stylifera S				Baeospora myosura
Mycena cinerella S				S
Mycena galopus v				Mycena galericulata
alba S				H
Mycena metata S				Clitocybe vibecina S
Tephroclybe striaepila				Hygrophoropsis
S				aurantiaca S
Galerina pumila M				Marasmius
Coprinus parvulus O				androsaceus S
				Mycena galopus v.
				gal. S