

PADDESTOELEN EN NATUURBEHEER



Th. Kuyper (red.)

Paddestoelen
en natuurbeheer:
wat kan de beheerder?

Paddestoelen
en natuurbeheer:
wat kan de beheerder?

Thom Kuyper (red.)

Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse
Natuurhistorische Vereniging
in samenwerking met
Nederlandse Mycologische Vereniging
1994

Dit is een uitgave van de Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging onder redactie van A. Littel, D.A.G. Buizer, P.L.Th. Beuk, G.M. Dirkse en H. van den Bijtel in samenwerking met de Nederlandse Mycologische Vereniging.
Redactieadres: Oudegracht 237, 3511 NK Utrecht, telefoon: 030 314797

Wetenschappelijke Mededeling KNNV, nr. 212

Omslag: oesterzwam. foto: Hannie Joziassse

CIP-GEGEVENS KONINKLIJKE BIBLIOTHEEK, DEN HAAG

Paddestoelen

Paddestoelen en natuurbeheer : wat kan de beheerder? /
Thom Kuyper (red.). - Utrecht : Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse
Natuurhistorische Vereniging. - Ill. - (Wetenschappelijke Mededelingen van de Koninklijke
Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, ISSN 0167-5524; nr. 212)
Met index, lit. opg. - Met samenvatting in het Engels.
ISBN 90-5011-078-9
NUGI 825
Trefw.: paddestoelen / natuurbeheer.

Deze uitgave kwam tot stand met subsidie van: LEB-Fonds,
Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, directie Natuur, Bos, Landschap en Fauna.

© Stichting Uitgeverij Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht 1994

Niets uit deze uitgave mag worden veeleelvoudigd en/of openbaar gemaakt worden door middel van druk, microfilm, fotocopie, of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced in any form, by print, photoprint, microfilm or any other means, without written permission from the publisher.

INHOUD

Voorwoord	6
1. Paddestoelen en natuurbeheer (P.J. Keizer)	7
2. De betekenis van paddestoelen voor het functioneren van oecosystemen (Th.W. Kuyper)	17
3. Bedreigde paddestoelen in Nederland (E. Arnolds)	26
4. Invloed van de successie in bossen op de paddestoelenflora (M.T. Veerkamp)	46
5. Effecten van verwijderen van de strooisel- en humuslaag op ectomycorrhiza-schimmels (J. Baar)	58
6. Paddestoelen en bosbemesting (B.W.L. de Vries en Th.W. Kuyper)	66
7. Paddestoelen en graslandbeheer (E. Arnolds)	74
8. Paddestoelen en natuurbeheer: enkele conclusies (G.J. Keizer)	90
9. Summary	94
10. Index van wetenschappelijke en Nederlandse namen van in deze uitgave besproken paddestoelen	96

Voorwoord

Deze Wetenschappelijke Mededeling bevat teksten van voordrachten, die op 20 maart 1993 zijn gehouden in Wageningen tijdens een symposium, getiteld 'Paddestoelen en natuurbeheer: wat kan de beheerder?', dat georganiseerd werd door de Floracommissie en de Commissie Paddestoelen en Natuurbehoud van de Nederlandse Mycologische Vereniging.

Het doel van deze bundel is om diverse aspecten van natuurbeheer in relatie tot paddestoelen onder de aandacht te brengen van natuurbeheerders en mycologen. Dit onderwerp is in kringen van natuurbeschermers nog weinig aan de orde geweest. Omdat terzake kundige kennis bij de beheerder nog ontbreekt, kon er in dat opzicht nog geen traditie ontstaan. Dit hangt samen met het feit dat er in diverse Nederlandse biotopen geen oeco-

logisch onderzoek aan paddestoelen is geweest op het niveau van levensgemeenschappen.

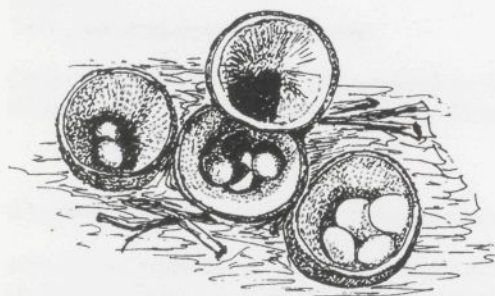
Bovendien is in het deel van het wel uitgevoerde onderzoek geen aandacht geschonken aan het beheer van de onderzochte terreinen. Het doel van deze bundel is dan ook, om tot een vruchtbare ideeënuitswisseling te komen tussen beheerders en mycologen waarvan mensen en paddestoelen beide kunnen profiteren.

Ten behoeve van deze publikatie zijn de voordrachten bewerkt.

De teksten zijn zoveel mogelijk op elkaar afgestemd en geredigeerd door Th.W. Kuyper.

De tekeningen zijn van de hand van Nel Kuijs.

Thom Kuyper



Cyathus olla, Bleek nestzwammetje

1. Paddestoelen en natuurbeheer¹

PETER-JAN KEIZER

1.1. Geschiedenis

In het begin van deze eeuw begon er ongerustheid te ontstaan over de grootschalige natuurvernietiging, in die tijd voornamelijk als gevolg van de ontginning van de woeste gronden.

Natuurbeschermingsverenigingen werden opgericht die zich het verwerven van natuurreservaten ten doel stelden, zowel om redenen van natuurwetenschappelijke aard alsook om ethische en esthetische motieven. De eerste Nederlandse natuurbeschermingsvereniging is de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten (1905). Later werden ook van overheidswege natuurreservaten verworven en organisatorisch ondergebracht binnen het Staatsbosbeheer. De gangbare praktijk was in de beginperiode dat de reservaten louter bewaard werden; van enig handelen om bepaalde levensgemeenschappen te handhaven was geen sprake.

In Nederland en in het Verenigd Koninkrijk werd in de jaren vlak na de Tweede Wereldoorlog geconstateerd dat alleen bescherming een snelle achteruitgang van sommige soorten en gemeenschappen als gevolg van natuurlijke successie niet kon verhinderen. Derhalve ontstond het inzicht dat voor de bescherming van sommige soorten en het behoud van sommige gemeenschappen een actief ingrijpen noodzakelijk is (WESTHOFF, 1945; WESTHOFF & VAN DIJK, 1952). Deze inzichten waren met name van toepassing op oude, laagproductieve maar soortenrijke (aan groene planten) graslanden die gedurende een lange tijd op dezelfde wijze gebruikt werden. VAN LEEUWEN (1966) schreef dan ook in zijn relatie-theorie: 'Het beste beheer is het voortzetten van de bestaande agrarische of andere menselijke praktijken'.

De hierboven beschreven inzichten over bescherming van gemeenschappen (i.p.v. terreinen of individuele soorten) waren grotendeels gebaseerd op

In West-Europa is de grote meerderheid van de ecosystemen die gewoonlijk als 'natuurlijk' worden opgevat sterk door menselijke activiteit beïnvloed.

De meeste bossen zijn in gebruik voor de houtproductie; graslanden zijn gewoonlijk in gebruik als hooi- of weiland.

Halfnatuurlijke systemen worden die systemen genoemd waar de rangschikking van de planten en de soortensamenstelling spontaan is, maar waar de natuurlijke (plantensociologische) formatie niet wordt bereikt als gevolg van menselijke activiteit. Deze term wordt het meest gebruikt in verband met graslanden, maar is in feite ook toepasbaar op allerlei bostypen (bijvoorbeeld hakhout).

Natuurbeheer is (menselijke) activiteit in (half)natuurlijke gemeenschappen met het doel om bepaalde gewenste gemeenschappen te behouden of te ontwikkelen.

Natuurbeheerders proberen in sommige biotopen een vroegere situatie te bereiken, die soortenrijker is dan de huidige staat, door middel van actieve ingrepen. Bijvoorbeeld wordt in eertijds soortenrijke graslanden die hun soortenrijkdom verloren hebben door overvloedig gebruik van meststoffen een verschrallingsbeheer toegepast. Dit type van natuurbeheer kan *herstelbeheer* worden genoemd (BAKKER, 1989).

De constructie van (abiotische) biotopen met de bedoeling dat deze spontaan door planten en dieren worden gekoloniseerd, wordt *natuurontwikkeling* genoemd.

Voordat allerlei natuurbeheersmaatregelen effect zouden kunnen sorteren, is het noodzakelijk dat er aan een aantal voorwaarden is voldaan. Het scheppen van de omstandigheden die natuurbeheersmaatregelen effectief maken, wordt *extern natuurbeheer* genoemd.

ervaringen vanuit de planten-sociologen in (extensief gebruikte) agrarische graslanden.

Paddestoelen werden zelden als argument voor natuurbescherming gebruikt, omdat:

- (1) Er geen kwantitatieve gegevens beschikbaar waren over de mycoflora in de diverse ecosystemen, noch over het aandeel van zeldzame of bedreigde soorten daarin;

¹ Mededeling nr. 516 van het Biologisch Station Wijster

- (2) Geen kennis beschikbaar was over mogelijke veranderingen in talrijkheid van de diverse soorten fungi, als gevolg van natuurlijke successie of als gevolg van antropogene oorzaken;
- (3) Er slechts weinig specialisten beschikbaar zijn om de grote hoeveelheid soorten te determineren die in allerlei biotopen aanwezig kunnen zijn.

Het eerste reservaat dat in Nederland vanwege een uitzonderlijk rijke mycoflora is opgericht, is de 'Notenlaan' bij Zeist, een reservaat met een kleine oppervlakte van ± 1 ha dat bestaat uit een vrij liggende oude beukenlaan. Nadien zijn geen terreinen verworven vanwege of mede vanwege een grote mycologische waarde. Overigens is de mycologische rijkdom van dit terrein de laatste jaren achteruit gegaan, mogelijk als gevolg van verdroging (A.F.M. Reijnders, pers. meded.).

1.2. Bedreigde paddestoelen

Tegenwoordig besteden natuurbeschermers niet alleen aandacht aan de traditionele planten en grote dieren, maar ook steeds meer aan andere organismen, waaronder ook paddestoelen (bijvoorbeeld NATUURBESCHERMINGSRAAD, 1991). Wat deze laatste betreft, is dat te danken aan de activiteiten van mycologen die een sterke achteruitgang constateerden bij veel soorten paddestoelen en vervolgens Rode Lijsten publiceerden van bedreigde fungi (ARNOLDS, 1989; hoofdstuk 3). Om een maximaal effect te bereiken van de inspanningen ter bescherming van de paddestoelen, zouden deze vooral gericht moeten worden op die biotopen waarin de meeste bedreigde soorten voorkomen. Gegevens over de effecten van diverse natuurbeheersmaatregelen op paddestoelen zijn echter schaars en verspreid in de literatuur. Goed bedoelde en vaak duur betaalde natuurbeheersmaatregelen of plannen daartoe kunnen grotendeels effecteloos blijven door:

1. Grootschalig milieubederf: In toenemende mate wordt duidelijk dat als niet aan een bepaalde basiskwaliteit van het milieu wordt voldaan, de natuurwaarde van terreinen ondanks alle moge-

lijke beheersmaatregelen steeds verder afkalft. Men kan denken aan: a. wijziging van het oorspronkelijke grondwaterniveau; b. depositie van vervuilende (bemestende, verzurende) stoffen; c. versnippering van habitats (waarschijnlijk voor paddestoelen minder van belang); d. mogelijk zelfs: mondiale klimaatwijziging. Het blijkt steeds vaker dat natuurbeheersmaatregelen niet langer voor deze effecten kunnen compenseren. Externe milieubescherpende maatregelen zijn dan ook voor alles noodzakelijk.

2. Organisatorisch-financiële omstandigheden.

Zelfs als volledig bekend is welke beheersmaatregelen optimaal zouden zijn, dan nog komt het geregeld voor dat deze niet worden toegepast door verscheidene oorzaken, bijvoorbeeld is de maatregel te duur of het ontbreekt de beherende instantie aan motivatie. Drie voorbeelden:

a. Voor een sterk vergrast heideterrein is met behulp van vegetatiekaarten, dagelijkse voedselbehoefte van schapen en voedingsgehalten van diverse plantensoorten precies uitgerekend hoeveel schapen er benodigd zijn om de heidevegetatie te herstellen. De beherende instantie stelde vervolgens slechts een deel van de hiervoor benodigde financiën beschikbaar met als gevolg dat er een veel kleinere schaapskudde kwam, waardoor de doelstellingen (terugdringen van vergrassing) niet gerealiseerd werden.

b. Wegbermen zouden het best met een 'maaien + afvoeren regime' beheerd kunnen worden (KEIZER, 1993a). Uit een kleine enquête onder de beherende instanties (veelal gemeenten) in Drente bleek, dat het merendeel der bermten toch met een klepelmaaier gemaaid wordt, die het maaisel vermalen op het terrein achterlaat. Hoewel de kennis vaak aanwezig is dat afvoeren de voorkeur verdient, wordt dat niet toegepast, omdat die klepelmaaier er nu éénmaal is en nog lang niet afgeschreven is.

c. Een aantal rivierdijken draagt nog een waardevolle plantengroei en is ook van waarde wegens de bijzondere paddestoelenflora. Optimaal is hier een hooilandbeheer, dus maaien met afvoeren van het maaisel. De betrokken beheersinstanties, vaak waterschappen, geven de voorkeur aan verpachten van de dijken aan boeren die er een intensief gebruik van gaan maken voor beweiding

of ze slechts benutten om mestoverschotten te dumpen. Dit is funest voor de kwetsbare planten en paddestoelen van die plaatsen.

1.3. Beheersmaatregelen ook gunstig voor paddestoelen?

Nu tegenwoordig meer aandacht geschonken wordt aan een zodanig natuurbeheer dat daarvan zoveel mogelijk organismen profiteren, kan men zich de vraag stellen of het optimale beheer voor de planten ook optimaal is voor die andere organismen. Vanuit een meer 'mycocentrisch' gezichtspunt luidt de vraag: is de paddestoelenflora optimaal gebaat bij de beheersmaatregelen zoals ze tegenwoordig voorgesteld en uitgevoerd worden? Mocht het zo zijn dat maatregelen ten gunste van andere groepen van organismen, bijvoorbeeld insecten, strijdig zijn met de belangen van de mycoflora, hoe kan dan een verantwoorde keuze gemaakt worden?

Aan de hand van drie habitattypen zal dit toegelicht worden:

1. grasland en heide; 2. bos en struweel; 3. wegbermen, kanaaltaluds en dijken. Er zijn uiteraard veel terreinen waar diverse terreintypen, onlosmakelijk met elkaar verbonden, naast elkaar voorkomen. Elk van de te onderscheiden delen heeft zijn eigen waarde, en vergt aparte aandacht. Dit vraagt een extra creatieve aanpak van de terreinbeheerder. Twee voorbeelden van een geslaagde aanpak van terreinbeheer worden gegeven in bijlage 1.

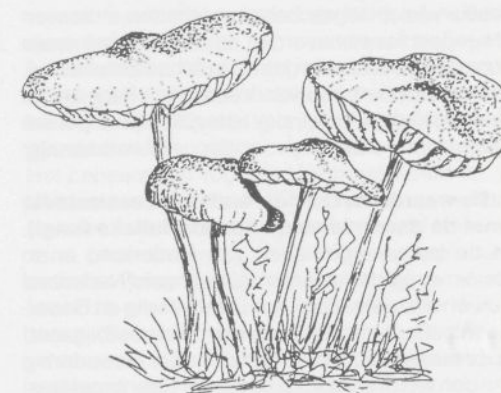
1.3.1. Grasland

Als we weidevogelreservaten buiten beschouwing laten, kunnen we stellen dat het meeste beheer van graslanden en heiden in natuurreservaten gericht is op het handhaven en bevorderen van grasland dat rijk aan plantensoorten en structuur is. Dit gebeurt vanuit een rijke traditie van vegetatiekundig en ecologisch onderzoek, waarin veel kennis vergaard is van effecten van verschillende typen terreingebruik.

Afhankelijk van het type grasland wordt het beheersdoel verwezenlijkt door maaien met afvoer van het maaisel, eventueel met nabeweiding, of

een extensieve beweiding. De heide wordt meestal beweide of afgeplagd, afbranden als beheersmaatregel wordt niet meer toegepast. In het algemeen betekent dit dat naar een netto afvoer van nutriënten wordt gestreefd (Arnolds, hoofdstuk 7). Dit verschrallingsbeheer lijkt meestal voor de paddestoelen ook de meest gunstige methode te zijn, die leidt tot handhaving van de bestaande mycologische rijkdom of, door een selectieve bevordering van zeldzame soorten, zelfs een vergroting van die rijkdom.

Als voorbeeld van een soort die van extensief beheer profiteert, kan de Speldeprikzwam (*Poroia punctata*) genoemd worden. Deze soort leeft op paardemest die een hoog gehalte aan ruwe bestanddelen heeft. Zulke mest wordt alleen door dieren die in natuurreservaten grazen geproduceerd. De soort heeft relatief grote sporen, die door een kleverig, gelatineus omhulsel omgeven worden, en die niet via de lucht maar alleen via dieren die grashalmen met aanklevende sporen eten, verspreid kunnen worden. De Speldeprikzwam heeft daarmee zeer beperkte verspreidingsmogelijkheden. Door afname van het gebruik van paarden en het vrijwel niet meer aanwezig zijn van ruige, onbemeste graslanden op voedselarme bodem is deze eertijds algemene soort overal



Marasmius oreades, Weidekringzwam

uiterst zeldzaam geworden (Arnolds, hoofdstuk 3). Als gevolg van langdurig extensief begrazings-beheer met paarden in natuurreservaten lijkt dit zwammetje weer iets toe te nemen. Behalve genoemde soort nemen ook andere soorten met een vergelijkbare oecologie toe, bijvoorbeeld Donzig breeksteeltje (*Conocybe pubescens*) en Geringde vlekplaat (*Anellaria semiovata*).

Speciale aandacht van de beheerder verdienen ook die terreinen die door de afwezigheid van zeldzaamheden onder de groene planten in botanisch opzicht niet bijzonder opvallen, maar waar een rijke mycoflora aanwezig kan zijn. Dit zijn vaak oude graslanden met een redelijk ontwikkelde moslaag en een niet zeer hoge biomassa-productie. Deze terreinen bezitten niet alleen een mycologische waarde, maar de paddestoelen indiceren bovendien dat hier bij geschikt beheer waarschijnlijk ook gunstige resultaten in vegetatiekundig opzicht te verwachten zijn (Arnolds, hoofdstuk 7). Het herkennen van deze terreinen geschiedt natuurlijk het beste in de herfst aan de paddestoelen en vraagt speciale herfstactiviteit van beheerders en mycologen. Op hun schouders rust de verantwoordelijkheid om deze terreinen te vinden en vervolgens optimaal te beheren. In het duingebied, langs de grote rivieren en in Zuid-Limburg kunnen zulke terreinen verwacht worden.

1.3.2. Bos en struweel

Welke verschillende beheermethoden in bossen toegepast kunnen worden en de gevolgen ervan voor de paddestoelen komt in de hoofdstukken 4, 5 en 6 van de hand van Veerkamp, Baar en de Vries en Kuyper ter sprake. Hier zullen twee punten aangestipt worden die voor discussie vatbaar zijn:

1. De waarde van kortdurende successiestadia (met de daarin levende karakteristieke fungi).

In de laagveengebieden van Nederland en in kleine, venige terreinen in oost en noord Nederland komen struwelen voor van Grauwe wilg en Geoorde wilg. Deze struwelen vormen een voorbijgaand successiestadium dat verdwijnt door veroudering (en dan wordt opgevolgd door het Elzenbroekbos) of door verdroging (en dan wordt opgevolgd door Eikenbos met Lijsterbes en Sporkenhout.) Diverse soorten paddestoelen zijn kenmerkend voor dit vegetatietype en deze zijn gedoemd met het wil-

genstruweel te verdwijnen. In Drentse wilgenstruwelen zijn vele soorten gevonden die kenmerkend zijn voor wilgenstruwelen (KEIZER, 1985; KEIZER & ARNOLDS, 1990). Als voorbeeld kunnen genoemd worden: soorten die via ectomycorrhiza met wilgen geassocieerd zijn, zoals Koperrode Gordijnzwam (*Dermocybe uliginosa*), de Vaalhoed *Hebeloma pusillum*, de Vezelkoppen *Inocybe acutella* en *I. salicis*, de Naucoria *Naucoria salicis*, de Russula *Russula subrubens* en het Mosklokje *Galerina permixta*, of die vooral op het hout van wilgen groeien, namelijk de Harpoenzwam *Hohenbuehelia myxotricha*, Tabakborstelzwam (*Hymenochaete tabacina*), het bekerzwammetje *Hymenoscyphus conscriptus* en binnen Drente ook de Vuurzwam (*Phellinus igniarius*).

De vraag die men zich hier kan stellen is: moet de beheerder streven naar behoud, desnoods door bepaalde ingrepen, van deze gemeenschap of moet de natuur hier op haar beloop gelaten worden met als gevolg het verdwijnen van kenmerkende wilgenbegeleidende paddestoelen?

2. De toekomst van met niet-inheemse boomsoorten beplante bossen.

Grote delen van de zandgebieden in Nederland, inclusief de duinen, zijn met aangeplante naaldbossen bedekt. De gebruikte boomsoorten (Grove den, Zwarte den, Fijnspar, Larix en Douglasspar zijn geen van alle inheems, hoewel de Grove den mogelijk van nature in enkele gebieden voorkomt).

In de Nederlandse naaldbossen komt een groot aantal paddestoelen voor, die afhankelijk zijn van deze naaldbomen doordat ze groeien op het dode hout, op verterende afgevalen naalden, twijgen of kegels, of doordat ze in symbiose met de levende bomen groeien. Van de 439 soorten paddestoelen (dit is 13% van het totaal aantal inheemse soorten) die als karakteristiek voor naaldbos worden beschouwd (ARNOLDS & DE VRIES, 1989) komt 44% voor op hout, 26% groeit op strooisel en 30% groeit in ectomycorrhiza-symbiose met de levende bomen. In jonge aanplanten zijn de ectomycorrhiza-symbionten talrijk, bij het ouder worden lopen de aantallen terug (TERMORSHUIZEN, 1990), terwijl op latere leeftijd meer hout- en strooiselbewoners gaan optreden.

Tot de naaldbossen met de grootste mycologische betekenis behoren zonder twijfel de in de duinen

aangeplante dennenbossen, zowel die in het Duin-district als in het Waddendistrict. Daarom zal op het beleid van de beheerders van duingebieden hieronder wat nader worden ingegaan. Voorts zijn de met Fijnspar aangeplante bossen op kalkhoudende bodem in de Flevopolder rijk aan paddestoelen (TJALLINGII & TJALLINGII-BEUKERS, 1983). We mogen aannemen dat de paddestoelen van de naaldbossen zich spontaan in deze bossen gevestigd hebben, nadat door mensenhand een geschikt milieu is geschapen voor deze soorten. We moeten dan ook concluderen, dat alhoewel het naaldbosmilieu kunstmatig tot stand is gekomen, de zich hierin gevestigde paddestoelen tot de natuurlijke, inheemse mycoflora gerekend moeten worden. Op geheel analoge wijze hebben zich in dit milieu tal van vogels (bijvoorbeeld in het westen van het land: Kuifmees, Zwarte Mees, Goudhaantje, soms ook Kruisbek), planten (Dennenorchis, Kleine keverorchis, Stekende wolfsklauw) en vele insectensoorten, zoals Dennenpijlstaart (*Hyloicus pinastri*) en Denneuil (*Panolis flammea*) een plaats verworven, die nu tot de inheemse flora en fauna behoren. Dit zijn overwegend organismen die als een verrijking van de Nederlandse natuur worden beschouwd.

Onder de ectomycorrhizafungi die bij dennen groeien zijn vele soorten sterk achteruit gegaan, naar aangenomen wordt als gevolg van milieuverontreiniging (TERMORSHUIZEN, 1990). Van de grote met dennenbos bedekte gebieden in de dekzandgebieden in Nederland heeft het grootste deel zijn kenmerkende paddestoelenflora verloren. Op enkele plekken, waar bijzondere omstandigheden heersen, komt nog een rijke mycoflora voor. In de dennenbossen in de duinen langs de kust en in het binnenland (Veluwe zandverstuivingen) bevinden zich enkele terreinen waar een aantal van de sterk achteruit gegane en bedreigde dennenbos-paddestoelen zich heeft kunnen handhaven. In de kustduinen zijn het vooral randzones langs paden in aangeplante Zwarte-dennenbossen en in het binnenland spontaan ontstane Grove-dennenbosjes op gestabiliseerd stuifzand waar concentraties van karakteristieke soorten gevonden kunnen worden. In de kuststreek wordt een relatief lage stikstofdepositie gecombineerd met een laag gehalte aan organische stof in de bodem. In de binnenlandse duinen heeft de bodem een extreem laag nutriën-

tengehalte bij een beschutte ligging waardoor mogelijk minder stikstof bevattende verbindingen worden ingevangen. In beide gevallen is er sprake van gunstige omstandigheden voor ectomycorrhiza-vormende paddestoelen.

In kringen van natuurbeheerders lijkt zich een tendens af te tekenen waarin men het areaal van het naaldbos drastisch wil reduceren en vervangen door meer spontane, zichzelf verjongende vegetatietypen, zoals het Eiken-Berkenbos. Zo staat bijvoorbeeld in beheersplannen voor het Noordhollands Duinreservaat (PROVINCIE NOORD-HOLLAND, 1991), de Boswachterijen Schoorl (STAATSBOS-BEHEER, 1987) en Terschelling (STAATSBOSBEHEER & RIJKSWATERSTAAT, 1992) als doelstelling het drastisch verminderen of zelfs het op termijn geheel doen verdwijnen van de dennenbossen (bijvoorbeeld op Terschelling). De aanwezigheid van een rijke mycoflora in de naaldbossen (indien dit bekend was) heeft hier bij het vaststellen van de plannen een ondergeschikte rol gespeeld. In een aantal andere gebieden, bijvoorbeeld de Amsterdamse Waterleidingduinen (Gemeente Waterleidingen Amsterdam), Meijndel (Duinwaterleiding-maatschappij Zuid-Holland) is er sprake van open overleg tussen terreinbeheerders en (onder andere) mycologen, waarin bij het opstellen van beheersplannen het belang van naaldbossen voor de paddestoelen meegewogen wordt.

Het is een goede zaak dat veel terreinbeheerders van duingebieden zich doorgaans welwillend opstellen om tot een vorm van terreinbeheer te komen waarin ook rekening gehouden zal worden met de paddestoelen, met name als mycologische kennis en praktische tips voor het beheer aangereikt worden.

Het beheersplan voor het Hulshorsterzand op de Veluwe (in eigendom bij Natuurmonumenten) voorziet in een uitbreiding van het areaal stuifend zand, onder andere op de plaats van een spontaan ontstaan jong dennenbos, de enige bekende inlandse groeiplaats van de Geschubde stekelzwam (*Sarcodon imbricatus*) en de Halsdoekridderszwam (*Tricholoma focale*), alsmede andere zeldzame en bedreigde dennenbegeleiders. Nader overleg met de beheerder heeft in dit geval geleid tot het behoud van het bosje.

Het is uit het voorgaande duidelijk dat er ten aanzien van de toekomst van de aangeplante bossen

landbouwgrond en nieuwe inzichten in de bestemming van rivieruiterwaarden openen mogelijkheden voor natuurontwikkeling. Voorbeeld zijn het 'plan Goudplevier' (Vereniging Natuurmonumenten) en het plan 'Levende Rivieren' (Wereld Natuur Fonds).

Men zou twee vormen van natuurontwikkeling kunnen onderscheiden: spontane natuurontwikkeling waar wel de uitgangssituatie wordt bepaald maar niet in de successie wordt ingegrepen, en geleide natuurontwikkeling, waar door middel van beheersmaatregelen (bijvoorbeeld begrazing) een gewenste toestand nagestreefd wordt.

In het eerste geval zullen op termijn vooral strooisel- en houtbewonende paddestoelen bevorderd worden. In snel groeiende bossen op vruchtbare bodem is hier waarschijnlijk betrekkelijk snel resultaat te verwachten. In het tweede geval zullen mogelijk meer graslandbewonende en ectomycorrhiza-paddestoelen gaan optreden, alhoewel nog onduidelijk is op welke termijn en in welke mate. Paddestoelen van oude onbemeste graslanden en de ectomycorrhiza-vormende soorten van schrale bodems bij middeloude tot oude bomen (in bossen en wegbermen) worden momenteel als het meest bedreigd beschouwd (Arnolds, hoofdstuk 3). Wil men in natuurontwikkelingsprojecten rekening houden met de mycoflora, dan zou de ontwikkeling van zulk soort habitats bevorderd moeten

worden. Het tot ontwikkeling laten komen van een open landschapstype, bestaande uit schraal grasland met verspreide boomgroepen (de boomweide) biedt zeker een kans voor vele soorten paddestoelen (JAHN & JAHN, 1986; RYMAN & HOLMÅSEN, 1984). Door middel van inplanten van boomrijen of -groepen in combinatie met een extensief begrazingsbeheer kan dit landschapstype gerealiseerd worden. Eventueel aanwezige kanaaltaluds of wegbermen bieden hier extra goede mogelijkheden. De soortenrijke mycoflora van schrale wegbermen en landgoederen kan men zien als te bereiken mogelijkheden voor (delen van) natuurontwikkelingsprojecten.

Natuurontwikkeling kan een waardevolle uitbreiding van het areaal van natuurlijk of halfnatuurlijk landschap in Nederland opleveren. Echter, het is vooralsnog onduidelijk of, en in welke mate, zeldzame en bedreigde paddestoelsoorten van natuurontwikkeling zullen kunnen profiteren. Voor veel soorten is een ontwikkelingsperiode van enige tientallen jaren een minimum vereiste. Vanwege bovengenoemde onzekerheden is het duidelijk dat inspanningen ten behoeve van natuurontwikkeling nooit ten koste mogen gaan van het behoud en beheer van terreinen waarvan de actuele, bestaande waarde bewezen is. Dan zou men investeren in een onzekere toekomst, wat onverstandig beleid is.

1.5. Literatuur

- ARNOLDS, E., 1968. Iets over kleibosboeten en over de mycoflora van een wegberm in het bijzonder. *Scharrelaar* 7(4): 61-68.
- ARNOLDS, E., 1981. Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and heathlands in Drenthe, the Netherlands. Part 1. Introduction and synecology. *Bibliotheca mycol.* 83. 407 pp. J. Cramer.
- ARNOLDS, E., 1989. A preliminary red data list of macrofungi in the Netherlands. *Persoonia* 14: 77-125.
- ARNOLDS, E. & DE VRIES, B.W.L. 1989. Oecologische statistiek van de Nederlandse macrofungi. *Coolia* 32: 76-86.
- BAKKER, J.P., 1989. Nature management by grazing and cutting. *Geobotany* 14. Kluwer Academic Publishers.
- HEIJERMAN, T., 1988. De loopkevers en bodembewonende snuitkevers van dijkhellingen in de Betuwe (Coleoptera: Carabidae, Curculionidae). *Natura* 85: 115-121.
- JAHN H. & JAHN, M.A., 1986. Konstanz und Fluktuation der Pilzvegetation in Norra Warleda (Uppland). *Beobachtungen auf einem Schwedischen Bauernhof*. Westf. Pilzbr. 10/11: 352-377.
- KEIZER, P.J., 1985. Oecologie en taxonomie van houtbewonende Aphyllophorales in

moerasbossen in Drenthe. Rapport LUW en RUU 172 pp.

- KEIZER, P.J., 1993a. The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.
- KEIZER, P.J., 1993b. The influence of nature management on the macromycete flora. in: D.N. Pegler, L. Boddy, B. Ing & P.M. Kirk (Eds), *Fungi of Europe: Investigation, Recording and Conservation*, p. 251-269. Royal Botanic Gardens, Kew.
- KEIZER P.J. & ARNOLDS, E., 1990. Mycocoenology of marshy forests and scrubs. I. Host range of wood-decomposing Aphyllophorales and Heterobasidiomycetes. in: R.A.A. Oldeman, P. Schmidt & E. Arnolds (Eds), *Forest components*. Wageningen Agric. Univ. Papers 90-6: 77-92.
- KEIZER P.J. & SULLOCK ENZLIN, R.A.F., 1988. Het landgoed Vennebroek, een mycologisch juweel. *Coolia* 31: 101-109.
- LEEUWEN, C. VAN, 1966. A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15: 25-46.
- MADE J.G. VAN DER, 1988. Dagvlinders van rivierdijken. *Natura* 85: 112-114.
- NATUURBESCHERMINGSRAAD, 1991. Wie het kleine niet eert... Ongewervelde dieren en het terreinbeheer. Rapport Natuurbeschermingsraad, Utrecht.
- PROVINCIE NOORD-HOLLAND, 1991. Beheernota 1991-1995, Noordhollands Duinreservaat, provinciale landgoederen in N- en Z-Kennemerland en overige provinciale natuurgebieden.

REIJNDERS, A.F.M., 1968. Terugblik op 1967. *Coolia* 13: 111-114.

- RYMAN, S. & HOLMÅSEN, I., 1984. *Svampar, en fälthandbok*. Interpublishing, Stockholm.
- STAATSBOSBEHEER, 1987. Beheersplan voor de periode 1989-1997. Schoorlse Duinen.
- STAATSBOSBEHEER & RIJKSWATERSTAAT, 1992. Beheersplan Rijksgroonden Terschelling 1992-2002.
- TERMORSHUIZEN, A.J., 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.
- TJALLINGII F. & TJALLINGII-BEUKERS, D., 1983. De IJsselmeerpolders een paddestoelenparadijs. *Coolia* 26: 121-130.
- VERMEULEN, H.J.W., 1993. The composition of the carabid fauna on poor sandy road-side verges in relation to comparable open areas. *Biodiv. Conserv.* 2: 331-350.
- WESTHOFF, V., 1945. Biologische problemen der natuurbescherming. Verslagen van de Natuurbeschermingsdag van de NJN te Drachten: 18-30. Herdrukt in: Goris, M.J., et al., 1991. *Bibliografie Victor Westhoff*: 110-121.
- WESTHOFF V. & VAN DIJK, J., 1952. Experimenteel successieonderzoek in natuurreservaten, in het bijzonder in het Korenburgerveen bij Winterswijk. *De Levende Natuur* 55: 5-16.

Bijlage 1. Voorbeelden van gunstig beheer voor paddestoelen

1. Het Fort Rhijnauwen. Dit is een fort dat in de vorige eeuw nabij Bunnik is aangelegd als onderdeel van de Hollandse Waterlinie. De oppervlakte beslaat 31 ha en is opgebouwd uit deels ondergronds aangelegde gebouwen temidden van grasland- en bosgebied. Een gracht omgeeft het terrein dat verder de volgende elementen bevat: 1. loofbos en struweel; 2. open, glooiende graslanden; 3. lanen met oude eiken in en om het fort. Nadat het ministerie van Defensie het gebied wilde afstoten, zijn er plannen ontwikkeld om de sterrenwacht van de Rijksuniversiteit Utrecht op het terrein te vestigen. Deze plannen hebben geen doorgang gevonden. De huidige status van het terrein is natuurreservaat; het wordt in het Natuurbeleidsplan aangemerkt als kerngebied. Het beheer is sinds 1984 in handen van Staatbosbeheer.

Betekenis. In de tijd dat het gebied bij het ministerie van Defensie hoorde is gedurende lange tijd het grasland als hooiland beheerd onder zeer zwakke tot afwezige bemesting. Er heeft zich een botanisch zeer waardevol Glanshavergrasland ontwikkeld, dat één van de rijkste Wasplaten-graslanden van Nederland was. In de jaren dat de bestemming onduidelijk was, is het beheer verwaarloosd, waardoor het grasland verzuurd is. In de verlaten, enigszins vervallen ondergrondse gebouwen overwinteren jaarlijks vele vleermuizen.

Tegenwoordig wordt, in overleg met onder andere mycologen, het grasland weer jaarlijks gemaaid met afvoer van het maaisel; tevens wordt sinds kort de ondergroei van de eikenlanen gemaaid met afvoer van het maaisel. Het bos wordt iets teruggezet en de opslag van esdoorn wordt tegengegaan. De rust in het terrein wordt zorgvuldig gehandhaafd.

Resultaat. Het grasland behoort nog altijd tot de belangrijkste Wasplaten-graslanden in ons land. De laanpaddestoelen worden gevolgd; de eerste resultaten zijn zeer bemoedigend, maar het is nog te vroeg voor een definitieve conclusie.

Bedreigingen. Hoewel het gebied planologisch veilig gesteld is, en ten aanzien van de paddestoelen optimaal beheerd wordt, lijkt, mogelijk onder invloed van stikstofhoudende depositie, een gewenste verdere verschrapping van het grasland niet haalbaar.

2. Landgoed Vennebroek. Dit is een landgoed gelegen op de rand van het Drents Plateau, nabij Paterswolde. Het bestaat uit weilanden en enkele kleine bospercelen en wordt doorsneden door enkele oude lanen die beplant zijn met eik en beuk. Het beslaat 17 ha. Oorspronkelijk was het particulier bezit; sinds 1985 is het in beheer bij Natuurmonumenten.

Betekenis. Het landgoed ligt op de overgang van het iets hoger gelegen Drents plateau naar een veengebied, het Friese veen. De natuurwetenschappelijke betekenis van het gebied wordt voor een belangrijk deel bepaald door de mycologische rijkdom van de oude lanen, waar zes soorten stekelzwammen voorkomen. Daarmee is dit voor deze groep paddestoelen het belangrijkste gebied in Nederland (KEIZER & SULLOCK ENZLIN, 1988). Aantasting van de mycologische waarde dreigde door een voorgenomen verharding van de Friese laan, en het achterlaten van snoeihout in de bermen, waardoor door invang dode bladeren zich ophopen.

Resultaat. Mede op aanraden van mycologen is afgezien van de wegverharding en is de struikopslag langs de aangrenzende sloten afgezet. Hierdoor is verstoring van de bodem voorkomen en de open structuur van de lanen hersteld.

Bedreigingen. Hoewel het gebied in goede handen is en behoud gewaarborgd lijkt zijn er toch enige factoren die de mycoflora bedreigen:

1. De laanbomen zijn oud en zullen binnen afzienbare tijd vervangen moeten worden. Er zal een methode toegepast moeten worden die de continuïteit van de laanbeplanting waarborgt.
2. Door huizenbouw direct aan de rand van het gebied is door graafwerkzaamheden de ingang van de Friese laan ernstig verloederd en over enige tientallen meters beschadigd.
3. Op enige plaatsen met een concentratie van bijzondere paddestoelen zijn bergen houtsnippers neergegoot. Dit heeft een negatieve invloed op gevoelige ectomycorrhizapaddestoelen, terwijl slechts enkele triviale houtbewoners worden bevorderd.

2. Betekenis van paddestoelen voor het functioneren van oecosystemen²

THOM KUYPER

2.1. Inleiding

Paddestoelen en schimmels vormen een zeer belangrijke component in oecosystemen, zowel door het aantal soorten als vanwege hun functionele rollen. Alleen al in Nederland komen er zo'n 3500 soorten paddestoelen voor, en nog steeds worden er nieuwe soorten aan de Nederlandse lijst toegevoegd (Arnolds, hoofdstuk 3).

Vanwege de belangrijke functionele rol die paddestoelen vervullen voor het functioneren van oecosystemen, is de belangstelling voor een beheer dat mede gericht is op de mycologische waarde van terreinen en biotopen groeiende. Uiteraard zijn er naast functionele argumenten voor een op paddestoelen gericht beheer verschillende andere argumenten (ethische, esthetische, etc.) aan te geven waarom paddestoelenbehoud van groot belang is. Daarop zal in deze bijdrage niet ingegaan worden; de geïnteresseerde lezer zij naar ARNOLDS (1991) verwezen.

De oecologische betekenis van paddestoelen voor het functioneren van oecosystemen zal hier voornamelijk gericht worden op de rol van paddestoelen in bosoecosystemen. Van de 3500 soorten paddestoelen komen er ongeveer 2000 uitsluitend of hoofdzakelijk in bossen voor (ARNOLDS & DE VRIES, 1989).

Wat zijn paddestoelen? En wat doen zij? Wat wij paddestoelen noemen zijn de vruchtlichamen ('vruchten'), groter dan 1 mm, van de in de bodem of in het hout of ander substraat aanwezige zwamvlok (mycelium). Dit mycelium is niet gemakkelijk zichtbaar, behalve in speciale gevallen. De Engelse mycoloog RAYNER (1991) schreef dat de vruchtlichamen als filmsterren zijn: ze krijgen de meeste aandacht, hoewel hun rol beperkt lijkt tot de productie van sporen. In de bodem voert het nauwe-

lijks opvallende mycelium het eigenlijke werk uit. Slechts beperkt kunnen we iets van dit mycelium zien; vaak lijkt het op een tamelijk ongedifferentieerd stukje witte draden of watten, maar in enkele gevallen zien we strengen. Het is niet of nauwelijks mogelijk om mycelia zelf op naam te brengen; voor identificatie zijn we om die reden eigenlijk altijd op vruchtlichamen aangewezen.

Vruchtlichamen zijn - als we op de juiste tijd en plaats zoeken - wel zichtbaar en op naam te brengen. Dat leidt tot de enigszins paradoxale situatie dat we kunnen waarnemen (de afzonderlijke soorten) wat we niet kunnen meten (de processen in de bodem van deze soorten) en dat we kunnen meten (het totaal aan processen) wat we niet kunnen waarnemen (de afzonderlijke soorten).

Toch zijn er verschillende redenen om bij oecologisch onderzoek aan paddestoelen rekening te houden met vruchtlichamen. Allereerst geldt, dat vruchtlichamen gevoeliger lijken te zijn voor (on)gunstige milieufactoren (Arnolds, hoofdstuk 3), zodat we veranderingen in het milieu sneller aan vruchtlichamen kunnen waarnemen. Bovendien spelen vruchtlichamen een belangrijke rol als voedsel voor een aantal organismen in en op de bodem. Tot slot zijn paddestoelen, door hun relatief hoge gehalten aan stikstof en fosfor, zeer belangrijk voor de snelheid waarmee nutriënten in het bos circuleren (Tabel 1). Uit deze tabel blijkt dat de snelheid van nutriëntencirculatie op de korte termijn hoofdzakelijk wordt bepaald door productie en afbraak van vruchtlichamen, mycorrhiza's en mycelia, terwijl bladeren, naalden en hout op korte tijdschaal slechts beperkt tot de omloopsnelheid van voedingsstoffen bijdragen. Uiteraard is de omloopsnelheid op langere termijn wel weer van de bomen afhankelijk.

Als we de oecologische betekenis van padde-

² Mededeling nr. 520 van het Biologisch Station Wijster

Tabel 1.

Het aandeel van paddestoelen en schimmels in de biomassa, strooiselproductie, en jaarlijkse produktie van stikstof en fosfor in twee naaldbossen in Noord-Amerika (naar FOGEL & HUNT, 1983; VOGT et al., 1982).

Gehele biosysteem:

Biomassa	400 - 600 ton/ha
Strooiselproductie	20 - 30 ton/ha.jaar
Fosforproductie	20 - 40 kg/ha.jaar
Stikstofproductie	150 - 300 kg/ha.jaar

Aandeel van paddestoelen en schimmels:

Biomassa	1 - 6 %
Strooiselproductie	15 - 50 %
Fosforproductie	50 - 60 %
Stikstofproductie	60 - 80 %

stoelen willen leren kennen, kunnen we - als eerste stap - ons proberen voor te stellen hoe een wereld zonder paddestoelen en schimmels eruit zou zien. In een dergelijke wereld zouden bladeren, naalden, wortels en hout slechts voor een heel klein gedeelte worden afgebroken, zodat er meer en meer voedingsstoffen voor de plant achterblijven, en er minder koolzuur vrijkomt. Dit zou weer leiden tot minder plantengroei en dus tot een neerwaartse spiraal. Maar voordat het zo ver zou zijn dat de hoeveelheid koolzuur of mineralen voor de plant veel te laag zou zijn, zou de plant het effect al merken. Planten met hun relatief grof gebouwde wortels (in relatie tot de bodemstructuur) zijn eigenlijk tamelijk ongeschikt om voedingsstoffen uit de bodem in voldoende mate op te nemen. Vrijwel alle planten zijn daarom afhankelijk van schimmels. Het is dan ook niet overdreven om te stellen dat de kolonisatie van het land door planten alleen met behulp van schimmels kon plaatsvinden. Evenmin is het overdreven om te stellen dat de meeste planten geen wortels hebben, maar mycorrhiza's. Er zijn maar weinig planten die geen mycorrhiza's hebben (of in de loop van de evolutie mycorrhiza's zijn kwijtgeraakt).

Dit gedachtenexperiment geeft een eerste aanleiding om ons bewust te worden van het belang van paddestoelen en schimmels. Helemaal eerlijk is zo'n gedachtenexperiment niet: als er geen schimmels waren ontstaan, zouden andere orga-

nismen de rol van schimmels misschien over hebben genomen.

Waardoor zijn eigenlijk paddestoelen en schimmels zo belangrijk? Dit komt voor een belangrijk deel door hun groeivorm. De zwamvlok bestaat uit een samenhangend geheel van hyphen, zwamdraden. Door dit stelsel van hyphen kunnen paddestoelen met een minimum aan materiaal een maximum aan ruimte bezetten. Daarnaast zijn paddestoelen goed aangepast aan zure omstandigheden, kunnen ze ook de moeilijkst afbreekbare koolstofverbindingen gebruiken, en kunnen ze uitermate zuinig met nutriënten omgaan.

Paddestoelen zijn zelf niet in staat om hun voedsel te maken. Zij zijn, net als mensen, uiteindelijk afhankelijk van groene planten voor hun energie. Paddestoelen kennen verschillende manieren om aan hun voedsel te komen. Ze kunnen voedsel krijgen van een al dode plant of van een levende plant (of van een ander dood of levend organisme dat uiteindelijk toch weer van een plant afhankelijk is). In het laatste geval kunnen we nog onderscheid maken tussen omstandigheden waarin de plant voordeel en waarin de plant nadeel ondervindt van de paddestoel. De aldus onderscheiden groepen worden **functionele groepen** genoemd. Globaal kunnen we drie functionele groepen onderscheiden.

Saprotrofe paddestoelen leven van dood organisch materiaal. Zij zijn niet in staat om een levende plant binnen te dringen. **Parasieten** zijn afhankelijk van een levend organisme, dat door die parasiet verzwakt of uiteindelijk kan afsterven. In tegenstelling tot de saprotrofe organismen kunnen ze wel levende organismen binnendringen, maar zijn ze niet in staat om een al dood organisme te koloniseren. Wel kunnen sommige parasitaire paddestoelen nog voortleven nadat de gastheer is afgestorven. Dit is bij veel houtpaddestoelen waar te nemen. Voor andere soorten, en met name voor parasitaire schimmels, geldt dat hun rol is uitgespeeld nadat de gastheer is afgestorven, doordat ze voor hun energie volledig afhankelijk zijn van het levende organisme. Het is niet altijd gemakkelijk om een paddestoel als houtparasiet of als houtsaprofiet in te delen. Om die reden worden beide groepen vaak samengenomen in de groep van houtbewonende paddestoelen; de strooiselbewonende saprofieten, die voor hun energiebron en

voor hun voedingsstoffen van een ander, gescheiden substraat gebruik maken, worden dan eveneens als aparte functionele categorie opgevat.

De derde belangrijke functionele groep onttrekt eveneens energie aan de gastheer, maar hier is geen sprake van een proces dat voor de gastheer schadelijk is. Integendeel, hier profiteert de gastheer tegelijkertijd ook van de paddestoel doordat de energie als het ware wordt geruild tegen verbeterde opname van voedingsstoffen en zouten of tegen bescherming tegen ongunstige milieu-invloeden en parasieten. Het effect van deze samenlevingsvorm is niet primair een grotere groei of een grotere opbrengst, maar een beter bestand zijn tegen ongunstige milieuomstandigheden. Samenlevingsvormen die voor beide organismen van voordeel zijn worden (**mutualistische**) **symbioses** genoemd. Veel paddestoelen en schimmels zijn tot dergelijke symbioses in staat. We treffen dit aan bij korstmossen (samenleven van schimmel met een groenwier of blauwwier) en **mycorrhiza-paddestoelen** (samenleven van paddestoelen en schimmels met de wortels van hogere planten). Het evenwicht tussen de voordelen voor de plant en de voordelen voor de schimmel is bij ectomycorrhiza vaak subtiel. Wanneer dit evenwicht verstoord wordt, kan deze relatie overgaan in een parasitaire. Om die reden wordt ectomycorrhiza door sommige onderzoekers als gebalanceerd parasitisme omschreven. Wetenschappelijk is er echter geen verschil tussen de termen mutualistische symbiose en gebalanceerd parasitisme; de termen zeggen alleen iets over de manier waarop mensen naar de natuur kijken en daarin een spiegel van het eigen gedrag zien. Ook bovengronds zijn er wederzijds gunstige relaties tussen bladbewonende schimmels en hogere planten waargenomen.

De drie functionele groepen in bossen tellen ongeveer eenzelfde aantal soorten. Volgens ARNOLDS & DE VRIES (1989) zijn er 652 soorten ectomycorrhizapaddestoelen, 636 strooisel- en humusbewonende saprofieten, en 716 houtbewonende saprofieten en parasieten karakteristiek voor bossen en vergelijkbare oecosystemen waarin bomen en struiken overheersen.

Bij de driedeling in functionele groepen dienen we allereerst te bedenken dat de grenzen tussen deze groepen niet altijd scherp zijn. Overgangen tussen

verschillende leefwijzen komen voor en soms vinden we soorten die twee of zelfs drie levenswijzen weten te combineren. Levenswijzen laten zich immers niet altijd eenvoudig in een beperkt aantal categorieën stoppen. Toch voldoet de indeling in de meeste gevallen goed.

Het maken van een onderscheid is nuttig omdat de verschillende groepen indicatief zijn voor verschillende milieufactoren (zie hieronder) en dus verschillend gevoelig zijn voor vormen van ongewenste milieu-invloeden (vervuiling, Arnolds, hoofdstuk 3) en voor gewenste milieu-invloeden (beheersmaatregelen), waar in de hoofdstukken 4 tot en met 7 aandacht aan zal worden besteed. Het belang van deze indeling is vooral daarin gelegen dat de verschillende functionele groepen verschillende eisen aan hun standplaats stellen, en dat maatregelen die voor de ene groep gunstig zijn niet automatisch voor een andere groep gunstig hoeven te zijn. Dit betekent ook dat we voor de verschillende groepen verschillende factoren kunnen onderscheiden, waarvoor paddestoelen indicatiewaarden kunnen leveren.

2.2. Ectomycorrhizapaddestoelen

In Nederland komen meer dan 650 soorten ectomycorrhizapaddestoelen voor en deze paddestoelen zijn geassocieerd met enkele tientallen soorten bomen. Bij de meeste bomen in Nederland komt ectomycorrhiza voor, o.a. bij Den, Spar, Fijnspar, Douglas, Larix, Eik, Tamme Kastanje, Beuk, Berk, Haagbeuk, Hazelaar, Linde, Populier en Wilg. Slechts een klein aantal boomsoorten vormt geen ectomycorrhiza, maar een ander type, vesiculair-arbusculaire mycorrhiza, kortweg *vam*, genoemd. Bij dit type worden geen paddestoelen gevormd. *vam* komt o.a. voor bij Es, Esdoorn, Paardekastanje en Iep, en daarnaast bij de meeste soorten kruidachtige planten. Merkwaardig genoeg zijn er juist weinig soorten *vam*-schimmels (in Nederland enkele tientallen) met veel soorten hogere planten geassocieerd.

Het grote aantal soorten ectomycorrhizapaddestoelen in verhouding tot het aantal boomsoorten waarmee ze geassocieerd zijn, roept meteen al een aantal vragen op. Hebben al deze paddestoelen eenzelfde of verschillende betekenis voor

de plant? In welke mate is er sprake van specialisatie ten opzichte van boomsoort of bodemtype? Hoeveel soorten kunnen bij één boom of in een gezonde opstand worden aangetroffen?

We hebben hierboven al gezien dat bomen in verschillende opzichten profijt hebben van ectomycorrhizapaddestoelen. Daarbij kunnen verhoogde opname van water, stikstof, fosfor en andere voedingszouten, bescherming tegen zware metalen en aluminium, en fysische en chemische bescherming tegen parasitaire organismen genoemd worden. Het is inmiddels duidelijk dat niet alle mycorrhizapaddestoelen al deze functies vervullen. Sommige soorten spelen een belangrijke rol bij de opname van organische stikstof- en fosforverbindingen zoals *Russula*'s en Melkzwammen, andere soorten zijn juist van belang onder droge omstandigheden zoals de Zwarte peperkorrelzwam (*Cenococcum geophilum*), of als bescherming tegen zware metalen zoals de Bruine ringboleet (*Suillus luteus*) of als bescherming tegen bodemparasieten zoals de Fopzwam (*Laccaria laccata*). Voor een gedeelte zijn de verschillende functies ook uit de vorm van de ectomycorrhiza's (de opgezwollen topjes van de fijne wortels) af te leiden: zo blijken mycorrhiza's met veel myceliumstrengen vaak een belangrijke rol bij de watervoorziening te spelen, terwijl mycorrhiza's met een geheel gladde mantel belangrijker zijn bij de opname van organische stikstof- en fosforverbindingen. Ook in veldproeven zijn aanwijzingen gevonden voor verschillende effectiviteit van ectomycorrhizapaddestoelen bij de opname van fosfaat.

Daarnaast blijken ectomycorrhizapaddestoelen een verschillende mate van specialisatie te vertonen. Sommige soorten kunnen met vrijwel alle boomsoorten mycorrhiza vormen, zoals de Krulzoom (*Paxillus involutus*) en de Fopzwam, terwijl andere soorten gebonden zijn aan één geslacht van bomen of zelfs aan subgenerieke eenheden. Zo zijn de Melkboleet (*Suillus granulatus*) en de Valse melkboleet (*S. fluryi*) gebonden aan tweenaaldige dennen, en de Ivoorboleet (*S. placidus*) aan vijfnaaldige dennen. De mate van specialisatie verschilt per paddestoelengeslacht: zo zijn de meeste Vezelkoppen weinig kieskeurig waar het de gastheerkeuze betreft, terwijl veel Ridderzwammen maar met weinig boomsoorten mycorrhiza

kunnen vormen. Soorten die mycorrhiza vormen bij jonge boompjes zijn over het algemeen veel minder kieskeurig dan soorten van oude bomen. Aangezien veel onderzoek is uitgevoerd met gemakkelijk kweekbare ectomycorrhizapaddestoelen, die vaak bij jonge bomen groeien, is het belang van specialisatie ten opzichte van de boomsoort ongetwijfeld onderschat. Overigens kunnen zich verschuivingen in deze vorm van specialisatie voordoen. Verschillende soorten, die vroeger uitsluitend bij loofbomen groeiden zoals de Rimpelende melkzwam (*Lactarius theiogalus*) en de Berijpte russula (*Russula parazurea*) komen nu ook in naaldbossen voor waar een dik pakket stikstofrijk strooisel ligt.

Naast deze variatie in gastheerkeuze is er ook specialisatie waar te nemen ten opzichte van het bodemtype. Eikenbossen op een kalkrijke bodem bevatten een vrijwel geheel andere ectomycorrhizaflora dan eikenbossen op arme zure zandgrond. Bij Kruiwilg kunnen we deze specialisatie goed bestuderen. In de duinen vormt Kruiwilg struwelen waarin geen andere ectomycorrhizavormende planten voorkomen. Kruiwilgstruwelen vinden we zowel op droge als op natte grond, en zowel op kalkrijke als op zure standplaatsen. Elk van deze milieutypen heeft zijn eigen mycorrhizaflora. In droge kalkrijke struwelen groeit de Grote duinvezelkop (*Inocybe serotina*), terwijl voor vochtige, kalkrijke standplaatsen de Kleine duinvezelkop (*I. vulpinella*) karakteristiek is. Op vochtige zure standplaatsen groeien de Koperrode gordijnzwam (*Dermocybe uliginosa*) en de Geelplaatgordijnzwam (*D. cinnamomeolutea*), terwijl enkele andere soorten Gordijnzwammen op droge zure standplaatsen, vooral op noordhellingen, worden aangetroffen.

Verschillende soorten zijn karakteristiek voor arme zure zandgronden waar niet of nauwelijks op-hoping van strooisel plaatsvindt. Deze mycorrhizapaddestoelen, waartoe onder andere de Hanekam (*Cantharellus cibarius*), Glanzende ridderzwam (*Tricholoma portentosum*), Witte heidevezelkop (*Inocybe sambucina*) en een soort Gordijnzwam (*Cortinarius fusisporus*) behoren, kwamen zowel in het Gaffeltand-eikenbos als in het Korstmossenbos voor. Kwamen, want dergelijke bos-typen zijn door de stikstofdepositie vrijwel volledig uit ons land verdwenen (Arnolds, hoofdstuk 3).

Juist op dergelijke droge en arme standplaatsen is het belang van ectomycorrhiza zeer groot en het wekt dan ook geen verbazing dat juist in die bos-typen de grootste rijkdom aan mycorrhizapaddestoelen werd gevonden. Zulke dennen- en eikenbossen konden tot maximaal 80 soorten per 1000 m² herbergen.

Deze verschillen in functionele rol en de specialisaties van ectomycorrhizapaddestoelen leveren een belangrijke bijdrage tot de verklaring van de hoge rijkdom aan ectomycorrhizapaddestoelen. Toch blijft de hoge soortenrijkdom binnen opstanden en de rijkdom bij één boom, waarbij tot enkele tientallen soorten tegelijk kunnen worden aangetroffen, voor een deel nog onverklaard. Dit is met name het geval wanneer veel soorten van hetzelfde geslacht in eenzelfde opstand voorkomen. Dit is bijvoorbeeld het geval met loofbossen op kalkrijke bodem waar veel soorten Gordijnzwammen van het ondergeslacht *Phlegmacium* voorkomen.

Het is mogelijk dat deze soorten gemeenschappelijk kunnen voorkomen juist doordat er geen sprake is van functionele specialisatie. Door deze soorten heeft een oecosysteem aanvankelijk weerstandsvermogen ten opzichte van verslechterende milieu-omstandigheden. Dit weerstandsvermogen is echter beperkt en in het licht van de grootschalige achteruitgang van vrijwel alle ectomycorrhizapaddestoelen (Arnolds, hoofdstuk 3) zeker nu niet meer effectief.

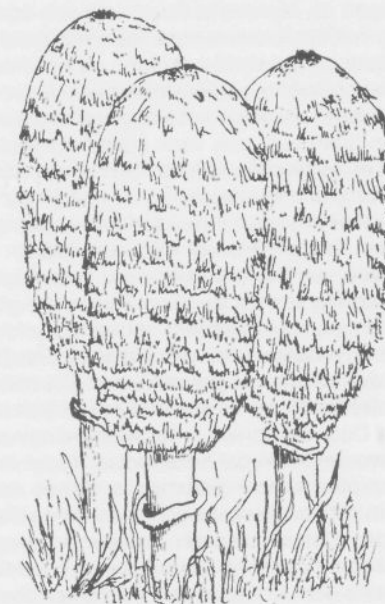
2.3. Strooisel- en humusbewonende saprofieten

De groep van de strooisel- en humusbewonende saprofieten is tamelijk heterogeen en bevat naast soorten die vers blad en naalden kunnen afbreken ook soorten op mos en stengels van kruidachtige planten. Daarnaast worden verschillende soorten op humeuze bodem aangetroffen. Het is niet duidelijk of deze soorten (uitsluitend) leven van de afbraak van humus, aangezien verondersteld wordt dat de afbraak van humus nauwelijks meer energie oplevert dan het kost. Van lang niet alle soorten is bekend in welke laag van het humusprofiel de mycelia zich bevinden (Veer-

kamp, hoofdstuk 4) en wat hun precieze rol bij de afbraak van organisch materiaal is.

De soortenrijkdom aan strooisel- en humussaprofieten is in bossen op rijkere grond hoger dan op armere zandgronden (VEERKAMP, 1992). Dit lijkt op het eerste gezicht merkwaardig, omdat men er vaak vanuit gaat dat onder voedselrijke omstandigheden bacteriën een belangrijkere rol bij de afbraak spelen, en bij zure, voedselarme omstandigheden schimmels en paddestoelen het belangrijkst zijn. Het lijkt erop dat soortenrijkdom evenwel niet de beste maat is om het belang van strooiselsaprofieten vast te stellen. Ook de grootte en de biomassa van de mycelia zouden in de beschouwing betrokken moeten worden. Op die basis blijkt inderdaad het grote belang van saprotrofe schimmels en paddestoelen in bossen op voedselarme, zure bodems.

Veel strooiselsaprofieten kunnen zowel celstof (cellulose) als houtstof (lignine) afbreken. Soorten



Coprinus comatus, Geschubde inktzwam

die alleen cellulose kunnen afbreken vinden we onder de ascomyceten van vers gevallen blad en naalden. Doordat vrijwel alle strooiselbewonende basidiomyceten zowel cellulose als lignine kunnen afbreken, kan een vrijwel volledige strooiselafbraak plaatsvinden. Wel is de afbraaksnelheid van het strooisel niet in evenwicht met de jaarlijkse productie van strooisel, zodat in de loop van de bosontwikkeling zich langzaam een humusprofiel ontwikkelt (Veerkamp, hoofdstuk 4).

De strooiselsaprofieten van arme zure bossen en voedselrijkere bossen met een hoge pH zijn voor het grootste deel verschillend. Een deel van de soortenrijkdom van de saprofieten in de Nederlandse bossen wordt dan ook door deze specialisatie ten opzichte van bodemfactoren verklaard. Sommige soorten strooiselsaprofieten zijn beperkt tot één enkel substraat. Deze specialisatie wordt vooral aangetroffen bij soorten die in de eerste stadia van afbraak van bladeren, naalden en stengels van kruidachtige planten aanwezig zijn. Deze vorm van specialisatie tot één enkel substraat vinden we onder andere bij verschillende soorten Taailingen en *Mycena*'s. De chemische samenstelling van het strooisel en de aanwezigheid van specifieke giftige stoffen kunnen een sterke selectie op de soortensamenstelling uitoefenen. De paddestoelen die op dit verse strooisel voorkomen hebben daarnaast ook vaak kleine mycelia. Zo bleken er 18 mycelia van de Paardehaartaailing (*Marasmius androsaceus*) voor te komen op een oppervlakte van iets minder dan 3 m² in een sparrenbos in Zweden (HOLMER & STENLID, 1991).

In de loop van het afbraakproces verandert de samenstelling van het strooisel. Een aantal giftige verbindingen is uitgespoeld of door de primaire kolonisten omgezet in minder giftige stoffen. Door het verdwijnen van de gemakkelijkst afbreekbare koolstofverbindingen is de strooiselkwaliteit afgenomen. Door de afbraak is het strooisel ook zuurder geworden. Doordat het strooisel dieper in het humusprofiel terecht gekomen is, zijn de wisselingen in het vochtgehalte echter minder extreem geworden. Ook zijn bladeren, naalden en stengels niet meer zo duidelijk als aparte eenheden te onderscheiden. *Collybia*'s en Trechterzwammen komen meestal op dit gefragmenteerde en deels verteerde strooisel voor. Ook sommige *Mycena*'s zijn karakteristiek voor de latere stadia van afbraak.

De grootte van de mycelia is bij deze groep veel groter dan bij soorten van het verse strooisel. Zo werden op een oppervlak van 2 hectare 22 verschillende mycelia van de op strooisel en kleinere takken voorkomende Breedplaatwortelzwam (*Megacollybia platyphylla*) aangetroffen. Het grootste mycelium had een oppervlak van bijna 1 hectare (THOMPSON & RAYNER, 1982).

Over het algemeen is de oecologische specialisatie bij deze soorten minder dan bij de soorten van het verse strooisel. De competitie tussen de verschillende soorten is om die reden ook groter. Toch zijn er ook hier grote verschillen tussen de verschillende soorten aanwezig, die het succes op strooisel van verschillende kwaliteit bepalen. Zo bleek bij een vergelijking van de Gestreepte trechterzwam (*Clitocybe vibecina*), die een voorkeur voor stikstofarme standplaatsen heeft, en de Tweekleurige trechterzwam (*C. metachroa*), die op stikstofrijkere standplaatsen wordt aangetroffen, dat onder stikstofrijke omstandigheden de Tweekleurige trechterzwam veel efficiënter was. Bij de afbraak door laatstgenoemde soort kwamen ook veel grotere hoeveelheden stikstof vrij dan bij de afbraak door de Gestreepte trechterzwam, zodat de Tweekleurige trechterzwam de optimale milieuomstandigheden voor de eigen soort in stand kon houden. De beperkte productie van stikstof door de Gestreepte trechterzwam betekent waarschijnlijk dat de soort in staat is voedselarme omstandigheden in stand te houden, zodat verdringing door andere soorten niet mogelijk is, behalve dan als via de lucht die extra hoeveelheden worden aangevoerd (KUYPER & BOKELOH, 1994).

In andere gevallen is er echter wel reden om aan te nemen dat verschillende strooiselsaprofieten functioneel min of meer identiek zijn. Bij competitie tussen deze soorten slaagt geen van beide erin de andere soort te verdringen. Een dergelijke overeenkomst in functioneren draagt ook hier weer bij tot het weerstandsvermogen van het bosoecosysteem. Bij hoge stikstofbelasting kan dit weerstandsvermogen echter gemakkelijk overschreden worden, en de dan optredende gewijzigde soortensamenstelling kan mogelijk de milieuomstandigheden zo verder modificeren dat terugkeer naar de oorspronkelijke soortensamenstelling moeilijk wordt.

2.4. Houtbewonende saprofieten en parasieten

Zoals reeds aangegeven, is een scheiding tussen de saprofieten en parasieten van hout in een aantal gevallen lastig aan te brengen. Dit blijkt bijvoorbeeld bij de Berkezwam (*Piptoporus betulinus*). Deze soort wordt meestal als een parasiet beschouwd. In Nederland wordt hij meestal op dode, staande berken of recent afgebroken berketakken en -stammen aangetroffen. Proeven hebben echter niet aangetoond dat de soort gezonde berken kan koloniseren. Blijkbaar geldt voor deze, en voor een aantal andere houtbewonende paddestoelen, dat alleen een verzwakte of lokaal afgestorven boom gekoloniseerd kan worden. Een andere reden waarom de scheiding vaak lastig aan te brengen is, dat sommige parasieten pas vruchtlichamen vormen nadat de boom is afgestorven. Het koloniseren van de levende boom is dan vaak moeilijk aantoonbaar.

Ook hout bestaat voor het grootste gedeelte uit cellulose en lignine. Eenvoudige koolstofverbindingen komen slechts beperkt voor. Ook is hout zeer arm aan voedingszouten, zodat houtbewonende paddestoelen zeer zuinig met hun voedingsstoffen om moeten gaan. Over het algemeen zijn ze veel efficiënter dan strooiselsaprofieten in de opname van stikstof en fosfor, hoewel de gehalten aan deze stoffen in hun mycelia aanmerkelijk lager zijn (Tabel 2). Er zijn verschillende manieren waardoor houtpaddestoelen er in slagen om ondanks de lage stikstofbeschikbaarheid te functioneren.

Sommige soorten, zoals het Elfenbankje (*Trame-*

tes versicolor) zijn in staat hun eigen dode mycelium af te breken en de daarbij vrijkomende voedingsstoffen te gebruiken voor het nieuw te vormen mycelium. Andere soorten komen samen met stikstofbindende bacteriën voor, vooral als het hout niet te zuur is. Sommige soorten parasiteren het mycelium van een andere houtsaprofiet. Zo treffen we de Witte bultzwam (*Trametes gibbosa*) vrijwel altijd samen met de Grijsze gaatjeszwam (*Bjerkandera adusta*) op beukehout aan en het Fopelfenbankje (*Lenzites betulinus*) samen met het Elfenbankje op berkehout. De Witte bultzwam en het Fopelfenbankje breken dood hout af, maar leven tegelijkertijd parasitair op het mycelium van de andere genoemde houtsaprofiet. En tot slot zijn er soorten die via een carnivore levenswijze aan extra stikstof komen, zoals Harpoenzwammen (*Hohenbuehelia spec.*), die nematoden vangen en vertieren.

De zuinige omgang met voedingsstoffen en met name stikstof betekent misschien dat in omstandigheden van stikstofovermaat houtafbrekende paddestoelen minder efficiënt functioneren. In elk geval is van de meerderheid van de houtafbrekende paddestoelen, waaronder het Elfenbankje, bekend dat de afbraak van lignine geremd wordt bij een hoge stikstofbeschikbaarheid. Voor de Grijsze gaatjeszwam geldt dit remmende effect van stikstof echter niet.

De afbraak van cellulose door de paddestoel levert veel energie op, terwijl de afbraak van lignine waarschijnlijk meer energie kost dan het oplevert. Er zijn geen paddestoelen bekend, die lignine als enige energiebron kunnen gebruiken. Doordat cellulose in hout gekoppeld is aan lignineketens in een complexe driedimensionale structuur, kan het overgrote deel van het cellulose alleen afgebroken worden door paddestoelen die in staat zijn lignine te verwijderen. Dit kan op twee verschillende manieren gebeuren.

Sommige soorten veranderen het lignine chemisch, zodat de toegankelijkheid tot cellulose toeneemt, maar zonder dat lignine zelf wordt afgebroken. Hout dat op die manier wordt aangetast heeft een korrelig-brokkelige, droge structuur en is bruin gekleurd. Dit type houtafbraak wordt **bruinrot** genoemd. Andere soorten breken zowel cellulose als lignine af. Het hout krijgt dan een draderig-vezelige, veel vochtigere structuur en

Tabel 2.
Gehaltes aan stikstof en fosfor van het mycelium van een houtbewonende saprofiet (Gele korstzwam, *Stereum hirsutum*) en een strooiselsaprofiet (Melksteelmycena, *Mycena galopus*) in relatie tot de concentratie in het substraat (naar FRANKLAND, 1982)

	Korstzwam	Mycena
Stikstofgehalte	1.34 %	3.50 %
Fosforgehalte	0.09 %	0.24 %
Concentratiefactor Stikstof	8.2	1.8
Concentratiefactor Fosfor	9.4	2.9

bleekt sterk op. Dit type houtafbraak wordt **witrot** genoemd. Bruinrot wordt vaker op naaldhout dan op loofhout aangetroffen. In de beheerde Nederlandse bossen is witrot veel algemener dan bruinrot. In natuurlijke (naald)bossen zou daarentegen bruinrot het overheersende rotttype zijn (Veerkamp, hoofdstuk 4).

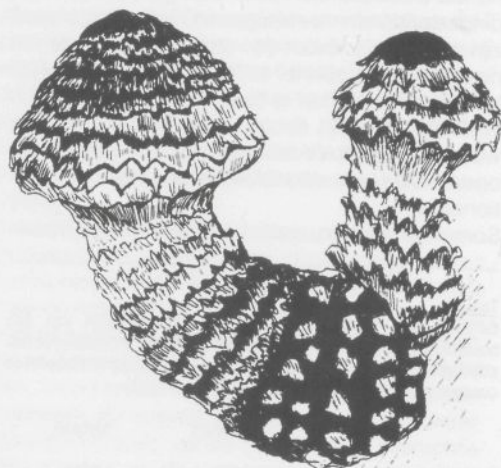
Ook de fysische en chemische structuur van het hout heeft invloed op de soortensamenstelling. De lengte van houtvaten bepaalt hoe gemakkelijk sporen het hout kunnen binnendringen en hoe gemakkelijk er uitwisseling van gassen en water kan plaatsvinden. Elk houttype kent daarnaast zijn eigen arsenaal aan giftige verbindingen, die zowel in gasvormige toestand, zoals terpenen, als in vloeibare toestand, zoals fenolen, kunnen voorkomen. Deze verbindingen zijn giftig voor de meerderheid van de houtpaddestoelen en slechts enkele soorten zijn in staat om deze stoffen te ontgiften. Zo bevat eikehout grote hoeveelheden looizuur en azijnzuur. De Biefstukzwam (*Fistulina hepatica*) is één van de zeer weinige soorten paddestoelen die azijnzuur zelfs als energiebron kan gebruiken, terwijl bij de meeste andere soorten de groei door azijnzuur geremd of verhinderd wordt. Gedurende het afbraakproces verdwijnen deze gifstoffen. Op hout in latere verteringsstadia is om die reden de specialisatie van houtpaddestoelen minder duidelijk.

Ook treedt er specialisatie op binnen substraten van één boomsoort. Zo bevatten stammen, takken en takjes deels verschillende soorten, groeien op takken aan de boom of in de strooisellaag gedeeltelijk verschillende houtpaddestoelen, of zijn soorten op liggend hout beperkt tot de vochtiger onderzijde of juist tot de drogere bovenzijde.

Deze specialisaties met betrekking tot houtsoort en microhabitat verklaart voor een aanzienlijk deel het grote aantal soorten houtpaddestoelen in onze bossen. Maar ook hier zijn er aanwijzingen dat verschillende soorten vaak min of meer dezelfde functionele rol vervullen. Deze soorten vinden we op vergelijkbare standplaatsen en in concurrentieproeven slagen ze er niet in elkaar te verdringen. De soortensamenstelling van verterend hout is dus gedeeltelijk ook een toevalsproces. Deze rijkdom aan soorten met min of meer dezelfde rol draagt bij tot het weerstandsvermogen van het afbraaksysteem tegen externe veranderingen.

2.5. Conclusie

De hoge rijkdom aan paddestoelen van de verschillende functionele groepen in de Nederlandse bossen wordt voor een belangrijk deel veroorzaakt door specialisatie ten opzichte van gastheer, substraat en bodemtype. Binnen de functionele groepen vervullen deze soorten dan ook verschillende functionele rollen. Deze functionele verschillen zijn echter niet tussen alle soorten aan te treffen. Juist doordat een aantal soorten in functioneel opzicht min of meer identiek is of grote overlap vertoont, krijgt het oecosysteem weerstandsvermogen. Veranderingen in soortensamenstelling hoeven dan niet meteen te leiden tot veranderingen in het functioneren van bosoecosystemen. Dit weerstandsvermogen is vanzelfsprekend slechts beperkt en wanneer dit overschreden wordt, kunnen relatief grote veranderingen optreden. Dit wordt duidelijk als we kijken naar de effecten van eutrofiëring en verzuring in het Nederlandse bos. Door luchtverontreiniging gaat de gezondheid van de bomen achteruit, met als gevolg dat er minder



Pholiota destruens, Wollige bundelzwam

energie voor de ectomycorrhizapaddestoelen overblijft. Dit leidt tot een achteruitgang van ectomycorrhiza's. Door veranderingen in het bodem-oecosysteem gaan ectomycorrhizapaddestoelen eveneens achteruit en deze achteruitgang heeft tot gevolg dat de boom minder voedingsstoffen en water kan opnemen. Bomen worden gevoeliger voor droogte en krijgen een onevenwichtige samenstelling van voedingsstoffen in hun bladeren en naalden doordat ammonium direct door het blad opgenomen kan worden. Deze veranderingen in de voedingstoestand van de boom heeft weer verdere negatieve gevolgen voor de ectomycorrhizapaddestoelen. Door de onevenwichtigheid in voedingsstoffen krijgen bladparasieten een kans, terwijl wortelparasieten eveneens kunnen toenemen doordat de beschermende rol van mycorrhiza's minder effectief is. Ook dat doet de bomen verder verzwakken en heeft gevolgen voor de achteruitgang van mycorrhizapaddestoelen. Ook de versnelde ophoping van strooisel onder invloed van eutrofiëring door enerzijds verhoogde strooiselproductie en anderzijds een vertraagde afbraak, heeft negatieve effecten op mycorrhizapaddestoelen. Dit kan weer leiden tot een verdere verzwakking van de boom, waardoor parasieten kunnen toenemen. In de bostypen, die behoorden tot het Gaffeltand-eikenbos en het Korstmos-dennenbos kunnen we goed waarnemen hoe deze processen opgetreden zijn en hoe daardoor deze bostypen vrijwel volledig uit Nederland verdwenen zijn (Arnolds, hoofdstuk 3).

2.6. Literatuur

- ARNOLDS, E., 1991. Mycologists and nature conservation. in: D.L. Hawksworth (ed.), *Frontiers in mycology*, p. 243-264. CAB International, Wallingford.
- ARNOLDS, E. & DE VRIES, B., 1989. Oecologische statistiek van de Nederlandse macrofungi. *Coolia* 32: 76-86.
- FOGEL R. & HUNT, G., 1983. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Can. J. For. Res.* 13: 219-232.
- FRANKLAND, J.C., 1982. Biomass and nutrient cycling by decomposer basidiomycetes. in: J.C. Frankland, J.N. Hedger & M.J. Swift (eds), *Decomposer basidiomycetes - their biology and ecology*, p. 241-261. Cambridge University Press, Cambridge.
- HOLMER I. & STENLID, J., 1991. Population structure and mating system in *Marasmius androsaceus*. *New Phytol.* 119: 307-314.
- KUYPER TH.W. & BOKLOH, D., 1994. Ligninolysis and nitrification in vitro by a nitro-tolerant and a nitro-phobic decomposer Basidiomycete. *Oikos* 70 (in druk)
- RAYNER, A.D.M., 1991. Conflicting flows. The dynamics of mycelial territoriality. *Miclavine* 10: 24-35.
- THOMSON, W. & RAYNER, A.D.M. 1982. Spatial structure of a population of *Tricholomopsis platyphylla* in a woodland site. *New Phytol.* 92: 103-114.
- VEERKAMP, M.T., 1992. Paddestoelen in bosreservaten. *Hinkeloord Reports* 4: 1-123.
- VOGT, K.A., GRIER, C.C., MEIER, C.E. & EDMONDS, R.L., 1982. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology* 63: 370-380.

3. Bedreigde paddestoelen in Nederland³

EEF ARNOLDS

3.1. Inleiding

Zoals bekend zijn in deze eeuw van veel organismen de aantallen vindplaatsen en/of de omvang van de populaties drastisch afgenomen, hetzij in het hele verspreidingsgebied van een soort, hetzij lokaal of regionaal. Indien deze achteruitgang aanzienlijk is, kan een soort als bedreigd beschouwd worden. Uiteindelijk kan achteruitgang leiden tot lokaal of totaal uitsterven. Er zijn veel argumenten aan te geven waarom dit ongewenst is, zowel van economische, functionele, ethische en esthetische aard (ARNOLDS, 1991a).

Onderzoek naar achteruitgang van soorten (groepen) en de oorzaken daarvan, alsmede naar maatregelen voor een mogelijk herstel van de populaties, wordt voornamelijk uitgevoerd aan opvallende, relatief grote, gemakkelijk te onderzoeken soorten: vogels, zoogdieren als zeehond en das, hogere planten als orchideeën, dagvlinders. Deze soorten hebben vaak tevens een hoge oecologische indicatiewaarde. Veelal zijn de soorten niet van groot functioneel belang binnen de stofkringlopen van de betreffende oecosystemen.

Paddestoelen spelen nog een ondergeschikte rol in dit type onderzoek en het daaruit afgeleide beleid. In verband met hun opvallende vruchtlichamen, gekoppeld aan hun enorme functionele betekenis (Kuyper, hoofdstuk 2) en hun gevoeligheid voor abiotische milieufactoren en beheer (hoofdstuk 4-7) is meer aandacht voor deze organismen op haar plaats.

In dit hoofdstuk zal ik preciseren wat onder een bedreigde paddestoel wordt verstaan. Vervolgens zal worden nagegaan op welke wijze we achteruitgang van paddestoelen kunnen vaststellen en welke resultaten dat voor Nederland heeft opgeleverd. De belangrijkste groepen bedreigde soorten, die in ons land op de zogenaamde Rode

Lijst zijn opgevoerd, worden kort behandeld en er wordt een overzicht gegeven van de mycologisch meest waardevolle streken van ons land. Tenslotte wordt ingegaan op de belangrijkste oorzaken van achteruitgang van paddestoelen.

3.2. Wat zijn bedreigde paddestoelen?

Bedreigde paddestoelen in ons land zijn dus soorten, waarvan de aantallen afnemen, zodat ze op den duur mogelijk geheel zouden verdwijnen en soorten die altijd al zeldzaam geweest zijn en vóórkomen in kwetsbare milieutypen. Deze omschrijving lijkt eenvoudig, maar roept toch een aantal vragen op, bijvoorbeeld: welk jaar wordt gebruikt als referentiepunt voor de afname? Hoe kan een afname worden geconstateerd? In hoeverre is achteruitgang van soorten ook een natuurlijk verschijnsel en kan er überhaupt een beleid gevoerd worden om dit te voorkomen? Hoe zeldzaam moet een soort zijn om bedreigd te zijn? Deze vragen komen in de loop van dit hoofdstuk aan de orde.

Het referentiejaar is van uitermate grote betekenis voor de discussie over bedreigde soorten. In figuur 1 is een aantal hypothetische frequentiecurves weergegeven van een paar paddestoelsoorten sinds het begin van onze jaartelling. Hypothetisch omdat gegevens over het vóórkomen van paddestoelen vóór 1900 vrijwel ontbreken. Op grond van de huidige trends in milieubeleid en natuurbeheer wordt een voorzichtige extrapolatie gegeven van de ontwikkelingen tot het midden van de volgende eeuw.

De Echte Tonderzwam (*Fomes fomentarius*) is een zwakteparasiet op oude loofbomen, die in ongestoorde bossen in hoge dichtheden optreedt. Door

ontbossing is deze soort zonder twijfel sinds de middeleeuwen veel zeldzamer geworden tot ze in de vorige eeuw vrijwel verdwenen was: er was weinig bos over en dat werd grotendeels intensief als hakhout geëxploiteerd. Pas in de laatste vijftig jaar is deze soort weer toegenomen door het ouder worden van de herbebossingen, wellicht ook door afnemende boomvitaliteit.

De Weidewasplaat (*Camarophyllus pratensis*) komt van nature verspreid voor in loofbossen op de betere gronden, vooral op grazige plekken. Na het begin van de sedentaire landbouw vond ze echter een nieuw biotoop in schrale, halfnatuurlijke graslanden, alwaar ze zich uitbreidde tot een vermoedelijk optimum aan het eind van de vorige eeuw. Door de intensivering van de landbouw, ondermeer de toepassing van kunstmest, is de soort sindsdien sterk afgenomen. Mogelijk zal ze in de toekomst weer toenemen als meer landbouwgrond tot extensief beweid natuurgebieden wordt omgevormd.

Het Schubbig Veenmostrechttertje (*Omphalina sphagnicola*) is karakteristiek voor niet-ontwaterde hoogvenen, waar de vruchtlichamen groeien tussen Veenmos. Aanvankelijk zal de soort zich wellicht iets hebben uitgebreid ten gevolge van de aangroei van venen, maar sinds de ontginning en

ontwatering van deze venen vanaf de middeleeuwen is ze zeer sterk afgenomen. Zal de voorgenomen regeneratie van venen voor deze soort enig perspectief bieden?

De Gazonvlekplaat (*Panaeolina foenicisecii*) is een soort van sterk bemeste graslanden, vooral na toepassing van gier. Vermoedelijk was haar milieu in het natuurlijke Nederland schaars en beperkt tot drinkplaatsen van groot wild en dergelijke. Met het ontstaan van permanente graslanden heeft de soort zich ongetwijfeld sterk uitgebreid, analoog aan de Weidewasplaat, maar veel localer. Tegenwoordig is het een zeer algemene paddestoel in agrarisch grasland, bemeste gazons en verrijkte wegbermen. Haar toekomst ziet er vooralsnog rooskleurig uit.

Tenslotte de Gele ringboleet (*Suillus grevillei*), een mycorrhiza-symbiont van lork. De Europese lork is in ons land niet inheems, maar in de 17e eeuw ingevoerd, de Japanse lork pas aan het einde van de 19e eeuw. De boleet zal zich tegelijkertijd gevestigd hebben en zich hebben uitgebreid met de toegenomen aanplant van lork tot in het midden van deze eeuw. Hoewel de lork nog steeds algemeen is in onze cultuurbossen, en zich plaatselijk zelfs spontaan verjongt, is de Gele ringboleet sinds ± 1960 veel zeldzamer geworden, in dit geval ver-

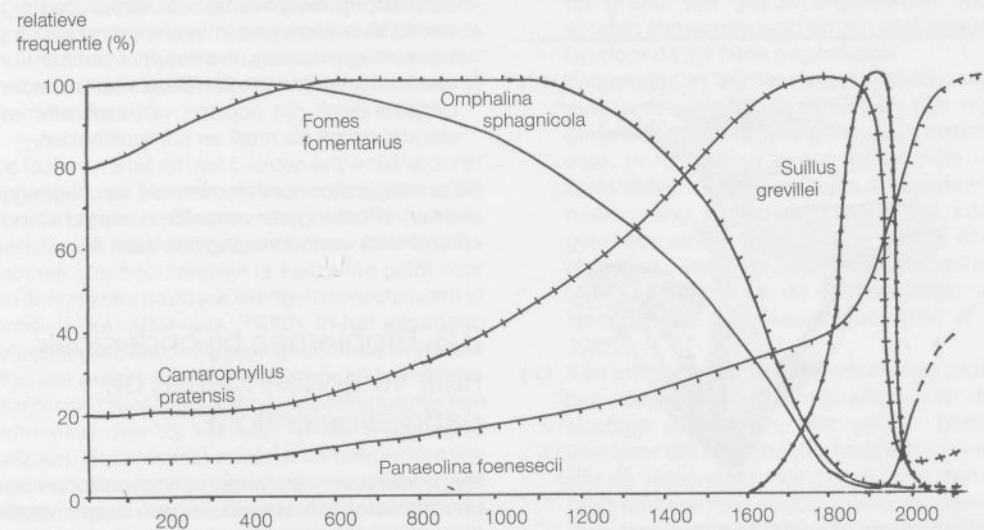


Fig. 1. Het hypothetische verloop van de relatieve frequentie van vier soorten paddestoelen in Nederland sinds het begin van de jaartelling met een extrapolatie naar de volgende eeuw.

³ Mededeling nr. 498 van het Biologisch Station Wijster

moedelijk door de effecten van luchtverontreiniging. Mogelijk zal deze paddestoel daardoor geheel uit ons land verdwijnen. Een en ander is uiteraard sterk afhankelijk van het bosbouwkundige en milieuhygiënische beleid.

Dit zijn vijf willekeurige voorbeelden van soorten met een maximale frequentie op verschillende tijdstippen dankzij verschillende milieufactoren. Het is duidelijk dat er voor een referentiepunt in de tijd gekozen moet worden. Voor hogere planten en veel andere organismen neemt men als uitgangspunt de situatie in de periode 1900-1950 ten dele op pragmatische gronden omdat we in die tijd voor het eerst over betrouwbare gegevens beschikken over de verspreiding van soorten. Daarnaast wordt door veel auteurs gesteld dat de biologische rijkdom (vooral uitgedrukt in variatie in landschap en soorten) in ons land omstreeks het begin van deze eeuw maximaal zou zijn ontwikkeld (WESTHOFF, 1956). De gebruikte criteria zijn overigens discutabel. Men zou evenzeer de biologische waarden van het oorspronkelijke oerlandschap als referentie kunnen nemen.

Ook voor paddestoelen zullen we om praktische redenen genoeg moeten nemen met als referentie de situatie in de eerste helft van deze eeuw. Uit die periode zijn overigens slechts fragmentarische

verspreidingsgegevens voor handen. Dit leidt er toe dat slechts voor een klein deel van de soorten directe gegevens over achteruitgang ter beschikking staan. De inschatting van bedreiging berust dan ook voor een groot deel op indirecte gegevens.

Samenvattend worden in praktijk de volgende criteria gebruikt voor de classificatie van paddestoelen als bedreigd:

- Duidelijke afname van het aantal vindplaatsen en/of aantal vruchtlichamen per vindplaats, waardoor een soort tenminste vrij zeldzaam is geworden. Enkele soorten die vroeger zeer algemeen waren en thans nog niet echt zeldzaam zijn, worden tevens als bedreigd beschouwd.
- Grote afname van de oppervlakte geschikt biotoop gedurende deze eeuw, geldig bijvoorbeeld voor soorten van schrale graslanden en hoogvenen.
- Kwetsbaarheid van huidige biotopen voor redelijkerwijs te verwachten ontwikkelingen in beleid en beheer, bijvoorbeeld te verwachten verdere verrijking en verzuring van voorheen voedselarme oecosystemen.
- Alle goed bekende, zeer zeldzame soorten (minder dan vijf recente groeiplaatsen) worden in principe als kwetsbaar beschouwd, ook indien het biotoop als zodanig niet direct bedreigd wordt. Veranderingen in bestemming (woningbouw, wegeaanleg, recreatie) of beheer kunnen tot het verdwijnen van deze soorten leiden. Uitgezonderd zijn soorten van zeer efemere standplaatsen als mest en composthoppen.

Deze criteria zijn voor een overzicht van bedreigde soorten (Rode Lijst) vertaald in verschillende categorieën van bedreiging (zie tabel 5).

3.3. Problemen bij onderzoek naar veranderingen in de paddestoelenflora

Het onderzoek aan verspreidingspatronen van paddestoelen en veranderingen daarin wordt, bijvoorbeeld in vergelijking met hogere planten, bemoeilijkt door een aantal biologische factoren.

- (1) Afhankelijkheid van vruchtlichamen, de enige organen die gemakkelijk te observeren en te identificeren zijn. Het werkelijke organisme zit als mycelium in het substraat verborgen (Kuyper, hoofdstuk 2). Het is theoretisch mogelijk dat de vruchtlichamen van een soort uitgestorven zijn, maar dat de mycelia nog aanwezig zijn. Er zijn aanwijzingen dat dit gedurende enige tijd het geval kan zijn.
- (2) Sommige soorten vormen ondergrondse vruchtlichamen (Truffels en Schijntruffels), andere zeer kleine onopvallende vruchtlichamen of vruchtlichamen aan de onderzijde van het substraat, bijvoorbeeld veel Korstzwammen.
- (3) Vruchtlichamen zijn meestal kortlevend en dus gedurende korte tijd waar te nemen, voor de meeste vlezige soorten enkele dagen tot weken. Sommige houtpaddestoelen zijn overjarig.
- (4) Er is een sterke periodiciteit; bepaalde soorten fructificeren slechts in bepaalde perioden van het jaar, soms in de winter (bijv. Rode kelkzwam, *Sarcoscypha coccinea*) of het voorjaar (bijv. Harde voorjaarssatijnzwam, *Entoloma clypeatum*), meestal in de zomer of bepaalde delen van de herfst.
- (5) De aantallen vruchtlichamen fluctueren van jaar tot jaar, vooral ten gevolge van weersomstandigheden maar soms door onbekende factoren. Mycelia kunnen meerdere jaren achtereen steriel blijven om dan toch weer te fructificeren.

De factoren 3 tot en met 5 leiden ertoe dat voor het verkrijgen van een min of meer volledig overzicht van de paddestoelflora in een gebied onderzoek gedurende meerdere jaren op meerdere tijdstippen per jaar noodzakelijk is. Hetzelfde geldt voor de analyse van paddestoelengemeenschappen in proefvlakken (BARKMAN, 1976). In het algemeen wordt gesteld dat onderzoek gedurende tenminste drie jaar (waaronder een jaar met een vochtig najaar) noodzakelijk is bij een bezoekfrequentie van tenminste drie tot vijf keer in het fructificatie-seizoen. Het betekent ook, dat de frequenties van paddestoelen in twee jaren nooit met elkaar vergeleken mogen worden om inzicht te verkrijgen in een eventuele voor- of achteruitgang. Bovendien wordt studie van veranderingen in de

paddestoelenflora bemoeilijkt door een aantal praktische problemen.

- (1) Identificaties. Een groot deel van de soorten kan niet in het veld op naam worden gebracht. Voor identificatie zijn microscopische kenmerken noodzakelijk. Bovendien is vaak specialistische literatuur vereist.
- (2) Taxonomie. Een taxonomische exploratie van de paddestoelenflora is, zelfs in een relatief bekend gebied als West-Europa, nog steeds in volle gang. Door meer verfijnde technieken, ondermeer kruisingsproeven, kan men bepaalde soortcomplexen beter ophelderen. Tot in de zeventiger jaren werd de Honingzwam (*Armillariella mellea*) in Europa algemeen als één soort beschouwd, maar nu blijken er vijf genetisch gescheiden soorten te zijn, die morfologisch veelal te herkennen zijn en alle in Nederland zijn aangetroffen. Ook in het Eikebladzwammetje (*Collybia dryophila*) worden tegenwoordig vier soorten onderscheiden. Deze ontwikkelingen leiden ertoe dat soms in de loop van de tijd wisselende soortconcepten worden gehanteerd, zodat vergelijking van de verspreiding in de tijd onmogelijk wordt of alleen toepasbaar is op brede soortconcepten. Gelukkig worden er op grond van goede argumenten soms soorten samengevoegd en zijn veel concepten door de tijd heen ongewijzigd.
- (3) Wijzigingen in nomenclatuur. Behalve wijzigingen in systematiek doen zich ook wijzigingen in de naamgeving van paddestoelen voor. In Nederland is een grote mate van uniformiteit in taxonomische concepten en naamgeving van paddestoelen tot stand gekomen sinds de publicatie van de Standaardlijst van Nederlandse macrofungi (ARNOLDS, 1984) en de Standaardlijst van Nederlandse paddestoelenamen (BAS et al., 1983).
- (4) Een probleem van een geheel andere orde is het relatief geringe aantal actieve en deskundige mycologen. Het gevaar bestaat daardoor dat kaartjes van paddestoelen eerder de verspreiding van mycologen dan de reële patronen van paddestoelen weergeven. Door de gerichte aanpak van inventarisatie in het kader van de Werkgroep Paddestoelen-



Agrocybe aegerita, Populiereemhoed

kartering Nederland (kader 1) is dit probleem in ons land voor een belangrijk deel onderzocht. Een gevolg van de toenemende intensiteit van de exploratie van de Nederlandse mycoflora is de ontdekking van vele nieuwe soorten gedurende de laatste jaren. Het 2e supplement van de Standaardlijst (ARNOLDS et al., 1992) bevat de namen van meer dan 200 soorten, in Nederland als nieuw vermeld sinds de publicatie van de eerste lijst in 1984. Deze toename in kennis moet niet verward worden met een vermeende vooruitgang van de

Kader 1. Paddestoelen karteren

Verspreidingskaartjes van paddestoelen vormen de belangrijkste bron van informatie over veranderingen in verspreidingspatronen en inkrimping of uitbreiding van het aantal groeiplaatsen. Verspreidingskaartjes berusten op herbariumcollecties, literatuuropgaven, maar vooral op een enorme hoeveelheid inventarisatiegegevens, voor het grootste deel bijeengebracht door amateur-paddestoelenkenners.

Voor het centraal verzamelen en verwerken van de gegevens is er een databank opgezet die beheerd wordt door de Nederlandse Mycologische Vereniging. Medewerking verlenen het Biologisch Station te Wijster (wetenschappelijke begeleiding, coördinatie) en het Biogeografisch Informatie Centrum (opslag van de gegevens en hulp bij de verwerking). Aan de paddestoelenkartering is een speciaal project gekoppeld dat beoogt in 1995 een verspreidingsatlas te produceren met kaartjes van ongeveer 400 geselecteerde soorten.

De systematische karting van paddestoelen is pas van start gegaan in 1980, hetgeen blijkt uit de grote toename van het aantal geregistreerde waarnemingen (fig. 2). De aantallen soorten per uurhok (5x5 km) zijn weergegeven in fig. 3. Hieruit blijkt dat veel streken van ons land nog onvoldoende zijn onderzocht. Alle betrouwbare gegevens over het voorkomen van paddestoelen, ook uit het verleden, zijn welkom om de verspreidingspatronen betrouwbaarder te maken. Het is niet noodzakelijk om een volledige soortenlijst in te zenden. Ook vondsten van één soort kunnen worden gemeld. Het vliegenschwamproject van de KNNV heeft aangetoond hoe zinvol dergelijke gegevens kunnen zijn (OOSTERBAAN et al., 1992). Gegevens kunnen worden aangemeld op gratis beschikbare standaardformulieren, die met behulp van een kosteloze handleiding kunnen worden ingevuld.

Voor informatie over het karteringsproject kan met terecht bij de coördinator:
Bernhard de Vries
Antwoordnummer 452
9410 WE Wijster

paddestoelenflora. De overgrote meerderheid betreft vermoedelijk reeds lang bestaande vindplaatsen, soorten van weinig onderzochte groepen of recent onderscheiden taxa. Slechts een kleine minderheid heeft betrekking op nieuw gevestigde soorten.

- (5) Schaarsheid van oude gegevens. Het kleine aantal verspreidingsgegevens over paddestoelen vóór ± 1960 bemoeilijkt een vergelijking tussen de vroegere en huidige situatie.

3.4. Onderzoek aan veranderingen in de paddestoelenflora

Rekening houdend met de in de vorige paragraaf genoemde beperkingen, zijn er tot op heden vier benaderingen met succes toegepast om veranderingen in de samenstelling van de mycoflora te onderzoeken. Alle berusten op de vergelijking van bepaalde parameters in verschillende periodes:

1. Vergelijking van verspreidingspatronen vroeger en nu.
2. Vergelijking van relatieve voorkomensfrequenties.
3. Veranderingen in paddestoelengemeenschappen in proefvlakken.
4. Verloop van de productie van vruchtlichamen van (eetbare) paddestoelen.

ad 1. De vergelijking van verspreidingskaartjes en

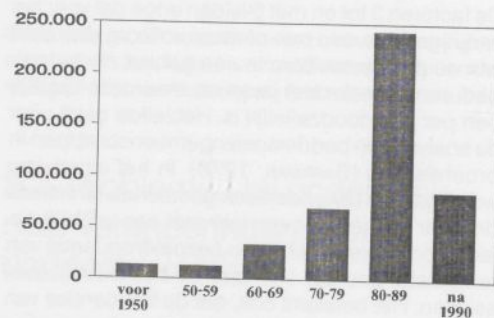
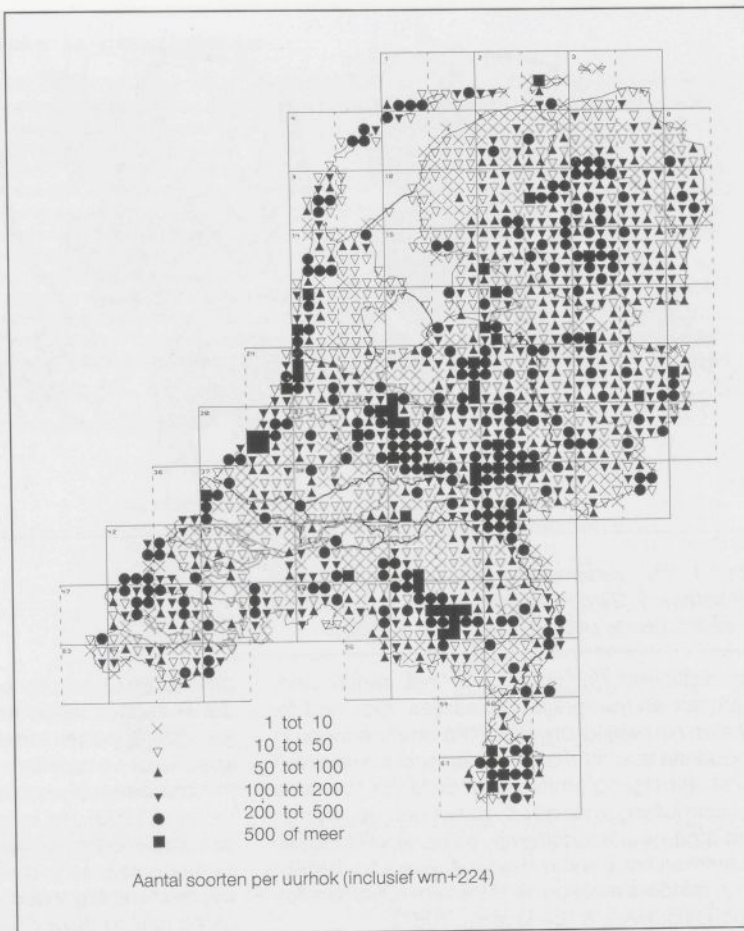


Fig. 2. Totaal aantal meldingen van paddestoelen, in verschillende periodes, aanwezig in het archief van de Nederlandse Mycologische Vereniging.

Fig. 3. Aantal soorten paddestoelen per uurhok (5x5 km), januari 1993 (naar gegevens NMV/BIC).



daaruit afgeleide aantallen vindplaatsen is de meest gangbare benadering bij hogere planten, mossen en een aantal dieren, ondermeer dagvlinders. Al deze benaderingen berusten op inventarisatiegegevens uit verschillende periodes in Nederland. De vergelijkbaarheid van de kaartbeelden wordt in belangrijke mate beïnvloed door de verdeling van deze gegevens over de tijd. Deze verdeling is voor paddestoelen in ons land weergegeven in figuur 2. Hieruit blijkt dat van vóór 1950 relatief zeer weinig gegevens voorhanden zijn, zodat verspreidingspatronen uit die periode per definitie fragmentair zijn. Zelfs in de periode 1980-

1989, toen bijna 250.000 gegevens werden verzameld, zijn nog veel gebieden onvoldoende onderzocht. In figuur 3 is het totaal aantal bekende soorten per uurhok (5x5 km) aangegeven. Hierbij dient men te bedenken dat het werkelijke soortenaantal in de meeste hokken in de duinstreek en het oosten, midden en zuiden van het land vermoedelijk boven de 500 ligt en alleen in bosarme gebieden met intensieve landbouw in het westen en noorden lager. De cijfers van figuur 2 betekenen dat het aantal meldingen van een constante soort in de periode 1980-1989 naar verwachting 25 maal zo groot zal zijn als in de periode 1950-1959.



Fig. 4. De verspreiding van de Geschubde Stekelzwam (*Sarcodon imbricatus*) in Nederland in verschillende periodes (ARNOLDS, 1989b).

Dit impliceert dat cijfers over het aantal vindplaatsen en verspreidingskaartjes voor paddestoelen nauwelijks zinvol zijn om veranderingen in frequentie te achterhalen. Alleen soorten waarvan de achteruitgang groter is dan de factor 'toename in waarnemingsintensiteit', zullen ook op kaarten een afname demonstreren, zoals bij veel Stekelzwammen het geval is (figuur 4, ARNOLDS, 1989b) en in mindere mate bij de Hanekam (*Cantharellus cibarius*) (JANSEN & VAN DOBBEN, 1987).

ad 2. Bovengenoemde problemen kunnen grotendeels worden ondervangen door niet het absolute aantal meldingen van een soort per periode als criterium te nemen, maar een relatieve maat. Verschillende relatieve maten zijn gebruikt, ondermeer (1) de excursiefrequentie, dat wil zeggen het percentage excursieverslagen (soortenlijst met meer dan 50 soorten) uit een bepaalde periode waarin een soort is genoemd; (2) de procentuele frequentie, dat wil zeggen het percentage meldingen van een soort in een bepaalde periode, berekend ten opzichte van het totale aantal meldingen van alle soorten paddestoelen in die

periode en (3) de procentuele excursiefrequentie, dat wil zeggen dezelfde maat, maar nu beperkt tot excursierapporten teneinde de invloed van soortspecifieke verschillen in verzamelfrequentie te minimaliseren (ARNOLDS & JANSEN, 1992; NAUTA & VELLINGA, 1993). Het is essentieel voor deze methodes om periodes van verschillende jaren (minimaal 5) met elkaar te vergelijken om de invloed van weersomstandigheden te beperken. Uit een vergelijking tussen deze drie relatieve maten blijkt dat zij onderling zeer hoog gecorreleerd zijn.

ad 3. De mycosociologische methode wordt toegepast op een geheel andere schaal dan de hiervoor behandelde floristische benaderingen. Vruchtlichamen van alle soorten paddestoelen worden herhaaldelijk geteld in een periode van meerdere jaren in permanente proefvlakken van enkele honderden of duizenden vierkante meters. Voor inzicht in veranderingen op de langere termijn is een vergelijking van verschillende meerjarige perioden vereist. Tot nu toe is dergelijk onderzoek pas in één vegetatietype verricht, namelijk in drie proefvlakken van het Gaffeltandeikenbos in

Kader 2. Gaffeltand-eikenbos en Korstmos-dennenbos

Het Gaffeltand-eikenbos (*Dicrano-Quercetum*) en het Korstmos-dennenbos (*Cladonio-Pinetum*) zijn de bostypen in ons land met de hoogste aantallen soorten en vruchtlichamen van mycorrhizapaddestoelen. Beide bostypen hebben veel kenmerken gemeen: het zijn langzaam groeiende, weinig produktieve bossen met een uniforme boomlaag, groeiend op geaccidenteerde, verstoven, uiterst voedselarme zandgronden. Een struiklaag en kruidlaag zijn vrijwel afwezig, maar een moslaag met daarin ook veel korstmossen is goed ontwikkeld, vooral op de koppen. De bodem is een vaaggrond zonder duidelijke profielontwikkeling en met een zeer dunne humeuze laag. Strooisel waait of spoelt weg naar de depressies, alwaar opeenhoping kan optreden. Beide bostypen komen lokaal voor op de pleistocene zandgronden en aan de binnenduintrand. Het Gaffeltand-eikenbos wordt door veel vegetatiekundigen ten onrechte niet als een eigen associatie erkend.

De oorspronkelijk rijkdom aan paddestoelen van het Gaffeltand-eikenbos komt tot uiting in Tabel 1 en 2. Het bostype werd voor het eerst uitvoerig onderzocht door Ijpelaar in het begin van de zeventiger jaren (niet gepubl.), toen de mycoflora al niet meer optimaal ontwikkeld was, en vervolgens door Jansen in de periode 1976-1979. Het Korstmos-dennenbos is pas in de jaren tachtig nauwkeurig onderzocht, toen het al sterk verarmd was. Beide bostypen hebben veel kenmerkende paddestoelen gemeen, maar tevens een aantal eigen soorten, zoals uit onderstaand tabelletje blijkt.

Enkele kenmerkende mycorrhizapaddestoelen voor Gaffeltand-eikenbos en/of Korstmos-dennenbos

Gaffeltand-eikenbos	Korstmos-dennenbos	Gemeenschappelijk
Lila gordijnzwam (<i>Cortinarius albobolus</i>)	Geschubde stekelzwam (<i>Sarcodon imbricatus</i>)	Hanekam (<i>Cantharellus cibarius</i>)
Rode gordijnzwam (<i>Cortinarius bolaris</i>)	Gele ridderzwam (<i>Tricholoma flavovirens</i>)	Tolzwam (<i>Coltricia perennis</i>)
Avondroodstekelzwam (<i>Sarcodon joeides</i>)	Witbruine ridderzwam (<i>Tricholoma albobrunneum</i>)	Zilveren ridderzwam (<i>Tricholoma argyraceum</i>)
Zwavelmelkzwam (<i>Lactarius chrysorrheus</i>)	Appelrussula (<i>Russula paludosa</i>)	Gordijnzwam spec. (<i>Cortinarius fusisporus</i>)
Witte duifridderzwam (<i>Tricholoma columbetta</i>)	Fijschubbige boleet (<i>Suillus variegatus</i>)	Tengere stekelzwam (<i>Phellodon melaleucus</i>)
Zeeppzwam (<i>Tricholoma saponaceum</i>)	Slijmige gordijnzwam (<i>Cortinarius mucosus</i>)	Glanzende ridderzwam (<i>Tricholoma portentosum</i>)
Wollige stekelzwam (<i>Phellodon confluens</i>)	Dennestekelzwam (<i>Phellodon tomentosus</i>)	Witte heidevezelkop (<i>Inocybe sambucina</i>)
Fluwelige stekelzwam (<i>Hydnellum spongiosipes</i>)	Oranje stekelzwam (<i>Hydnellum aurantiacum</i>)	

Alle bovengenoemde soorten staan op de Rode Lijst als bedreigd, sterk bedreigd of uitgestorven. In feite zijn beide bostypen in Nederland in 20 jaar tijd uitgestorven. Daarmee zijn onze mooiste paddestoelenbossen verloren gegaan. Hier en daar treft men nog relictten aan. De minst aangetaste voorbeelden van beide typen komen thans voor in het duingebied van Bergen en Schoorl. De achteruitgang is veroorzaakt door stikstofdepositie en dientengevolge bemesting van de bosbodem. In het kader van effectgerichte maatregelen wil men plaatselijk iets van de oude rijkdom trachten te herstellen door middel van plaggen (Baar, hoofdstuk 5).

Een deel van de soorten van het Gaffeltand-eikenbos heeft zich kunnen handhaven in schrale wegbermen met aangeplante eiken. Ook in dit biotoop wordt de bodem permanent verschaald door de afvoer van strooisel. Een goed beheer van deze refugia (maaien en afvoeren) is essentieel voor het behoud van de mycoflora. Met de paddestoelen uit het Korstmos-dennenbos is het droeviger gesteld. Veel karakteristiek soorten zijn geheel uit ons land verdwenen, waarschijnlijk voorgoed.

Drenthe (zie ook kader 2). Enkele resultaten van dat onderzoek zijn samengevat in Tabel 1 en 2. Het valt op dat de soortenaantallen van mycorrhizapaddestoelen enorm zijn afgenomen, die van houtpaddestoelen zijn toegenomen. Hetzelfde geldt voor de aantallen vruchtlichamen. Die van de mycorrhizapaddestoelen zijn binnen 20 jaar vrijwel gedecimeerd, van parasieten op houtige planten

vertwintigvoudigd. De laatste toename komt bijna geheel voor rekening van de Sombere honingzwam (*Armillariella obscura*). Het herhaaldelijk tellen van paddestoelen in permanente kwadraten is één van de beste methodes voor het monitoren van veranderingen in de mycoflora. Men zou zich daarbij ook kunnen richten op het tellen van vruchtlichamen van een beperkt aantal soorten, bijvoor-

Tabel 1. Aantallen soorten en vruchtlichamen van verschillende functioneel-oecologische groepen paddestoelen in drie proefvlakken (1000 m² elk) in Gaffeltand-eikenbos (*Dicrano-Quercetum*) op stuifzand in Drenthe in drie periodes. Het aantal vruchtlichamen is uitgedrukt als de som van de gemiddelde maximale aantallen van alle soorten van een groep in de proefvlakken gedurende elke periode.

Periode	Gem. aantal soorten per groepvlak			Gem. max. aantal vruchtlichamen per 1000 m ²		
	1972-1973	1976-1979	1988-1990	1972-1973	1976-1979	1988-1990
Mycorrhizapaddestoelen (my)	41	33	14	4781	1109	662
Bodembewonende saprofyt (sb)	13	20	18	1276	520	964
Groeiend op mossen (mo)	2.3	4.7	2.6	377	207	56
Groeiend op andere paddestoelen (pa)	2.0	3	1.0	708	155	101
Mestpaddestoelen (me)	1.0	2.3	0.7	6	17	2
Saprofyten op hout (sh)	14	17	27	208	242	1303
Parasieten op houtige gewassen (ph)	2.0	1.7	2.3	40	93	837
Alle paddestoelen	75	82	66	7396	2343	3925

Tabel 2. Aantallen vruchtlichamen van enkele soorten paddestoelen in drie proefvlakken (1000 m² elk) in Gaffeltand-eikenbos (*Dicrano-Quercetum*) op stuifzand in Drenthe in drie periodes.

Het aantal vruchtlichamen van elke soort is uitgedrukt als het gemiddeld maximale aantal per proefvlak per periode. Vóór iedere soort is een afkorting van een functioneel-oecologische groep aangegeven, overeenkomstig Tabel 1.

Periode	Gem. maximale aantal		
	1972-1973	1976-1979	1988-1990
Toenemende soorten:			
sh Helmmycena (<i>Mycena galericulata</i>)			
ph Sombere honingzwam (<i>Armillariella obscura</i>)	40	37	874
sb Tweekleurige trechterzwam (<i>Clitocybe metachroa</i>)	37	95	835
sb Kleine loofbostrechterzwam (<i>C. candicans</i>)	3	99	141
my Witgele russula (<i>Russula ochroleuca</i>)	-	1	27
	4	14	18
Constante en fluctuerende soorten:			
sb Gewone zwavelkop (<i>Hypholoma fasciculare</i>)	70	145	137
sb Kleine bloedsteelmycena (<i>Mycena sanguinolenta</i>)	103	10	109
my Kaneelkleurige melkzwam (<i>Lactarius quietus</i>)	670	164	231
my Aardappelbovist (<i>Scleroderma citrinum</i>)	370	77	207
Afnemende soorten:			
sb Paardehaartaailing (<i>Marasmius androsaceus</i>)	670	63	3
mo Oranje mosklokje (<i>Galerina calyptrata</i>)	370	31	4
my Broze russula (<i>Russula fragilis</i>)	670	16	4
pa Truffelknotszwam (<i>Cordyceps ophioglossoides</i>)	700	78	-
my Zwavelmelkzwam (<i>Lactarius chrysorrheus</i>)	437	118	-
my Hanekam (<i>Cantharellus cibarius</i>)	233	55	-

beeld soorten van de Rode Lijst. Langjarige reeksen van dergelijke waarnemingen ontbreken echter nog.

ad 4. Voor veel grotere dieren worden veranderingen in frequentie niet op de eerste plaats gebaseerd op verspreidingspatronen maar op schattingen over de populatiegrootte. Veel schat-

tingen over vroegere populatiegroottes berusten op de registratie van vangsten voor menselijk gebruik. In een enkel geval zijn zulke gegevens ook voor paddestoelen voorhanden. De best gedocumenteerde reeksen zijn afkomstig van de markt in Saarbrücken (Saarland, Duitsland) alwaar de aangevoerde hoeveelheden van de voornaamste eetbare paddestoelen zijn geregistreerd tussen 1955

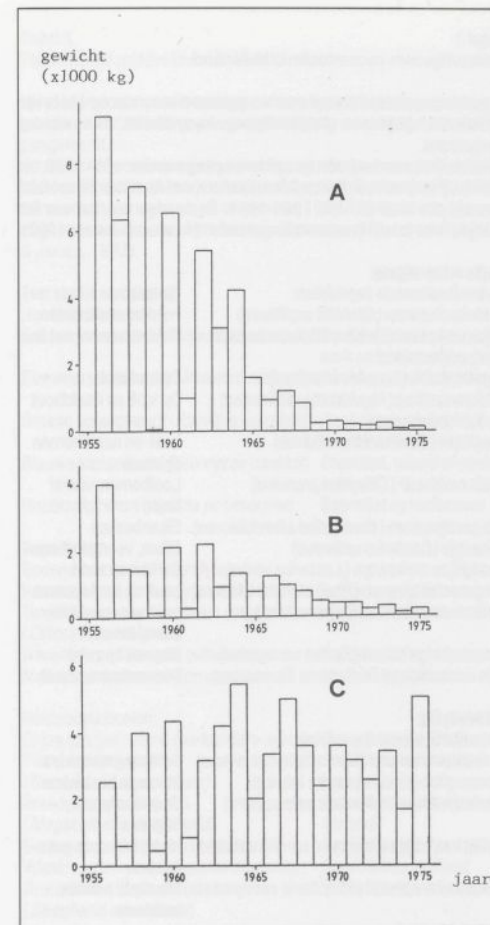


Fig. 5. Aanvoer van eetbare paddestoelen op de markt in Saarbrücken (Saarland, Duitsland) in de periode 1956-1975 (DERBSCH & SCHMITT, 1987). A. Hanekam (*Cantharellus cibarius*); B. Boleten (*Boletaceae*); C. Honingzwam (*Armillariella* spp.)

en 1975, nl. van de Hanekam, alle soorten boleten en Honingzwammen (*Armillariella mellea* s. lato) (DERBSCH & SCHMITT, 1987; figuur 5). Hieruit blijkt dat de mycorrhizapaddestoelen afnemen, de Hanekam zelfs met 98%, terwijl houtpaddestoelen als de Honingzwammen toenemen of constant blijven. Deze figuren zijn ook illustratief van de

enorme fluctuaties ten gevolge van wisselende weersomstandigheden. De drie geregistreerde paddestoelen hebben bijvoorbeeld een zeer lage productie in het extreem droge jaar 1959, maar herstellen zich direct daarna.

3.5. Samenvatting van veranderingen in de Nederlandse paddestoelenflora

Op grond van de resultaten van bovengenoemde studies, aanvullende veldwaarnemingen en gegevens over de achteruitgang van sommige biotopen kan het volgende beeld worden geschetst van de voornaamste veranderingen in de Nederlandse mycoflora (ARNOLDS & JANSEN, 1992). Hierbij is uitgegaan van functioneel-oecologische groepen omdat de soorten in deze groepen vaak een verwant patroon vertonen.

Bodembewonende saprofyt in bossen zijn als groep in aantallen soorten en vruchtlichamen ongeveer constant gebleven. Wel treden er verschuivingen op in soortensamenstelling. Soorten van voedselarme standplaatsen tonen een tendens tot afname, bijvoorbeeld de Paardehaartaailing (*Marasmius androsaceus*) (Tabel 2). Vaak treden binnen geslachten verschuiving op. Zo wordt de voorheen zeer algemene Gestreepte trechterzwam (*Clitocybe vibecina*) geleidelijk vervangen door de Tweekleurige trechterzwam (*C. metachroa*), die een voorkeur heeft voor stikstofrijke bodems. Het Oranje mosklokje (*Galerina calyptrata*) wordt verdrongen door het nauw verwante, minder kieskeurige Geelbruin mosklokje (*G. hypnorum*) (Tabel 2). Stikstofminnende soorten die zich in bossen uitbreiden zijn ondermeer ook de Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*), Paarse schijnridder (*Lepista nuda*) en in naaldbossen de Donzige mycena (*Mycena amicta*). Sommige humus-saprofyten hebben zich duidelijk recent in Nederland gevestigd, ondermeer de zeer opvallende champignon *Agaricus geesterani* en de Inktviszwam (*Anthurus archeri*).

Bodembewonende saprofyt in graslanden zijn zeer sterk afgenomen, ondermeer alle soorten Wasplaten, Aardtongen en vele Satijnzwammen en

Knotszwammen. De meeste soorten zijn gebonden aan onbemeste, halfnatuurlijke graslandtypen, die alle in ons land zijn achteruitgegaan in omvang en kwaliteit. Ook soorten van matig bemeste graslanden zijn afgenomen. Ze zijn niet bestand tegen het regelmatig verstoren van de bodem (scheuren, herinzaai) in moderne graslandpercelen. Deze achteruitgang in relatie tot het beheer wordt nader besproken in hoofdstuk 7.

Saprotrofe paddestoelen van heiden, heischrale graslanden, venen en moerassen moeten eveneens sterk zijn afgenomen gezien de enorme inkrimping van het areaal van deze biotopen in deze eeuw. Een achteruitgang kan slechts hard gemaakt worden voor enkele soorten als de Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*) en de Grijze vorkplaat (*Cantharellula umbonata*).

Het lot van paddestoelen, die parasitisch of saprofytisch leven op vruchtlichamen van andere soorten, is nauw verbonden met het lot van de gastheren. Zo zijn de Purperknolcollybia (*Collybia tuberosa*) en de Truffelknotszwam (*Cordyceps ophioglossoides*) sterk achteruitgegaan (Tabel 3) omdat deze afhankelijk zijn van afnemende mycorrhizapaddestoelen, respectievelijk de Grofplaatrussula (*Russula nigricans*) en Hertetruffels. Voor de houtbewonende paddestoelen ligt dit beeld wezenlijk anders. Voor veel soorten is een toename aangetoond, vooral voor zwakteparasieten en saprofytische op loofbomen (Tabel 4). Dit wordt toegeschreven aan de uitbreiding en het ouder worden van de bossen en veranderingen in het bosbeheer, waardoor meer dood hout achterblijft. Een opmerkelijke toename is ondermeer geconstateerd voor de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*), Groene schelpzwam (*Panellus serotinus*), Blauwe kaaszwam (*Tyromyces caesius*) en de Abrikozenbuisjeszwam (*Schizopora carneolutea*). Deze laatste soort heeft zich waarschijnlijk recent in ons land gevestigd (KEIZER, 1990). Andere houtbewonende neofyten zijn bijvoorbeeld de Roze beukeknopzwam (*Neobulgaria pura*), Vermiljoenhoutzwam (*Pycnoporus cinnabarinus*) en de Oranjerode stropharia (*Stropharia aurantiaca*). De laatste soort is typisch voor een 'modern' substraat, namelijk versnipperd hout in plantsoenen en op paden. Voor enkele houtbewonende soorten is een duidelijke afname zichtbaar (Tabel 3), ondermeer voor het Fopelfenbankje (*Lenzites*

Tabel 3.
Achteruitgaande paddestoelen in Nederland.

Hieronder wordt een aantal soorten genoemd waarvan op basis van floristische gegevens achteruitgang kwantitatief kan worden aangetoond. Soorten met een zeer sterke achteruitgang werden vóór 1950 ten minste vijf keer zo vaak in excursierapporten (met meer dan 50 soorten) vermeld als in de periode 1980-1991. De overige soorten werden destijds twee tot vijf keer zo vaak gevonden (ARNOLDS & JANSEN, 1992).

Sterke achteruitgang:	
Bodembewonende saprofytische:	Biotoop:
Heideknotszwam (<i>Clavaria argillacea</i>)	Heiden, stuifzanden
Grijze vorkplaat (<i>Cantharellula umbonata</i>)	Heiden, venen, nat bos
Houtpaddestoelen:	
Fopelfenbank (<i>Lenzites betulinus</i>)	Op loofhout
Stinkzwavelkop (<i>Hypholoma radicosum</i>)	Op loof- en naaldhout
Mycorrhizavormers:	
Hanebam (<i>Cantharellus cibarius</i>)	Loof- en naaldbomen op zand
Grote molenaar (<i>Clitopilus prunulus</i>)	Loofbomen, vooral lanen
Lila gordijnzwam (<i>Cortinarius albobolaeus</i>)	Eikenbossen
Schaapje (<i>Lactarius vellereus</i>)	Eiken, vooral in lanen
Roodgrijze melkzwam (<i>Lactarius vietus</i>)	Berken op zand
Tengere stekelzwam (<i>Phellodon melaleucus</i>)	Loof- en naaldbomen
Kleibosrussula (<i>Russula pseudointegra</i>)	Loofbomen op klei, vooral lanen
Fijnschubbige boleet (<i>Suillus variegatus</i>)	Dennen op zand
Gele ridderzwam (<i>Tricholoma flavovirens</i>)	Dennenbos op zand
Achteruitgang:	
Bodembewonende saprofytische:	
Sneeuwzwammetje (<i>Camarophyllus niveus</i>)	Schrale graslanden
Groene glibberzwam (<i>Leotia lubrica</i>)	Bemoste bosbodem
Poederzwamgast (<i>Nyctalis asterophora</i>)	Oude Grofplaatrussulas
Puntig kaalkopje (<i>Psilocybe semilanceata</i>)	Matig bemeste graslanden
Kleefsteelstropharia (<i>Stropharia semiglobata</i>)	Mest in ± schrale terreinen
Houtpaddestoelen:	
Oorlepelzwam (<i>Auriscalpium vulgare</i>)	Dennekegels
Goudvinkzwam (<i>Pholiota astragalina</i>)	Naaldhout
Waaier (<i>Schizophyllum commune</i>)	Loofhout
Mycorrhizavormers:	
Eekhoornstjesbrood (<i>Boletus edulis</i>)	Loof- en naaldbomen
Gewone heksenboleet (<i>Boletus erythropus</i>)	Loofbos
Grofplaatrussula (<i>Russula nigricans</i>)	Lanen en wegbermen
Koeieboleet (<i>Suillus bovinus</i>)	Dennen op zand
Narcisridderzwam (<i>Tricholoma sulphureum</i>)	Eiken op rijke bodem

betulinus). De redenen daarvan zijn niet duidelijk. De mycorrhizavormende paddestoelen vertonen een tegengesteld beeld: zeer veel soorten vertonen een sterke afname, bijvoorbeeld de Hanebam (*Cantharellus cibarius*), Fijnschubbige boleet

Tabel 4.
Toenemende paddestoelen in Nederland.

Hieronder worden voorbeeld genoemd van paddestoelen, waarvan op grond van floristische gegevens vooruitgang kwantitatief kan worden aangetoond. Soorten met een zeer sterke vooruitgang worden in de periode 1980-1991 ten minste vijf keer zo vaak in excursierapporten (met meer dan 50 soorten) vermeld als in de periode 1900-1950, de overige vooruitgaande soorten worden twee tot vijf keer zo vaak vermeld. (ARNOLDS & JANSEN, 1992).

Zeer sterke vooruitgang:	
Houtpaddestoelen:	Biotoop:
Echte tonderzwam (<i>Fomes fomentarius</i>)	Zwakteparasiet, voor op berk en beuk
Eizeweerschijnzwam (<i>Inonotus radiatus</i>)	Zwakteparasiet op els en berk
Groene schelpzwam (<i>Panellus serotinus</i>)	Zwakteparasiet op loofbomen
Blauwe kaaszwam (<i>Tyromyces caesius</i>)	Saprofiet, vooral of naaldhout
Houtknotszwam (<i>Xylaria polymorpha</i>)	Saprofiet op loofbomen
Vooruitgang:	
Bodembewonende saprofytische:	
Inktviszwam (<i>Anthurus archeri</i>)	Loofbos, wegbermen
Tweekleurige trechterzwam (<i>Clitocybe metachroa</i>)	Loof- en naaldbos
Nevelzwam (<i>Clitocybe nebularis</i>)	Loofbos
Melksteelmecena (<i>Mycena galopus</i>)	Loof- en naaldbos
Houtpaddestoelen:	
Grijze gaatjeszwam (<i>Bjerkandera adusta</i>)	Saprofiet op loofhout
Platte tonderzwam (<i>Ganoderma applanatum</i>)	Zwakteparasiet op loofbomen
Breedplaatwortelzwam (<i>Megacollybia platyphylla</i>)	Saprofiet op ondergronds loofhout
Berkezwam (<i>Piptoporus betulinus</i>)	Zwakteparasiet op berk
Winterhoutzwam (<i>Polyporus brumalis</i>)	Saprofiet op loofhout
Oranjerode stropharia (<i>Stropharia aurantiaca</i>)	Saprofiet op houtsnippers.

(*Suillus variegatus*) en Geschubde stekelzwam (*Sarcodon imbricatus*) (Tabel 3). Vooral soorten geassocieerd met naaldbomen worden zwaar getroffen. Geen enkele mycorrhizavormer vertoont een significante vooruitgang en slechts weinig soorten handhaven zich op een ongeveer constant niveau, ondermeer de Krulzoom (*Paxillus involutus*), Aardappelbovist (*Scleroderma citrinum*), Geelwitte russula (*Russula ochroleuca*) en Vliegenzwam (*Amanita muscaria*). De afname van mycorrhizapaddestoelen is het sterkst in bostypen op zeer voedselarme standplaatsen, zoals het Gaffel-

tand-Eikenbos en het Korstmos-Dennenbos (Kader 2). Veel soorten van voedselrijkere standplaatsen, zoals bossen op rivierklei, vertonen echter ook een afnemende tendens. Soorten met een specifieke binding aan een bepaalde boom gaan in het algemeen sterker achteruit dan soorten met een breed spectrum aan mycorrhizapartners. In naaldbossen zijn de meeste specifieke naaldboom-symbionten vervangen door algemene soorten zonder voorkeur voor loof- of naaldbomen.

3.6. Een Rode Lijst van Nederlandse paddestoelen

Gegevens over paddestoelen, die in Nederland als bedreigd worden beschouwd, zijn samengevat in een Voorlopige Rode Lijst (ARNOLDS, 1989a). Naar verwachting zal in 1995 een herziene editie verschijnen. In dit hoofdstuk moet volstaan worden met een samenvatting van de belangrijkste resultaten (Tabel 5-7). De Rode Lijst bevat 944 soorten, dat wil zeggen 28% van de bijna 3400 inheemse paddestoelen. In werkelijkheid ligt het aantal bedreigde soorten vrijwel zeker aanmerkelijk hoger, want van ten minste een derde deel van de inlandse soorten zijn de taxonomie en/of verspreidingsoecologie onvoldoende bekend om een inschatting van hun positie te maken. De soorten in de lijst zijn verdeeld over vijf categorieën van afnemende bedreiging: (1) (vermoedelijk) uitgestorven, (2) met uitsterven bedreigd, (3) sterk bedreigd, (4) bedreigd en (5) potentieel bedreigd. De criteria voor plaatsing van een soort in één van deze categorieën zijn aangegeven in Tabel 5. In deze tabel worden per categorie een aantal bekende soorten van verschillende functionele groepen en verschillende biotopen als voorbeelden opgevoerd. De verdeling van bedreigde paddestoelen over de belangrijkste functionele groepen is weergegeven in Tabel 6. Van de mycorrhizapaddestoelen wordt bijna de helft als bedreigd beschouwd, van de houtpaddestoelen slechts 12%. Deze cijfers komen overeen met de gegevens over achteruitgang van paddestoelen. Taxonomische groepen met een zeer hoog aandeel aan bedreigde soorten zijn de mycorrhiza vormende Slijmkoppen

Tabel 5.
Voorbeelden van paddestoelen, behorend tot verschillende categorieën van bedreiging in Nederland (ARNOLDS, 1989a).

Onderscheiden categorieën:

0. (Waarschijnlijk) uitgestorven: soorten die sinds 1970 niet in Nederland zijn waargenomen.
1. Bedreigd met uitsterven: zeer zeldzame soorten, beperkt tot sterk bedreigde biotopen of plaatsen en zeldzame soorten met een zeer sterke achteruitgang sinds 1950.
2. Sterk bedreigd: zeldzame soorten, voornamelijk groeiend in sterk bedreigde biotopen en zeldzame soorten met een sterke achteruitgang sinds 1950.
3. Bedreigd: zeldzame soorten, voornamelijk groeiend in min of meer bedreigde biotopen en niet algemene soorten met een duidelijke achteruitgang sinds 1950.
4. Potentieel bedreigd: (zeer) zeldzame soorten die geen duidelijke achteruitgang vertonen en waarvan het biotoop niet rechtstreeks bedreigd lijkt.

0. Uitgestorven

Blozende stekelzwam (*Bankera fuligineoalba*)
Roze sparrehoutzwam (*Fomitopsis rosea*)
Bloeddruppelstekelzwam (*Hydnellum peckii*)
Amandelslijmkop (*Hygrophorus agathosmus*)
Roze slijmkop (*Hygrophorus russula*)
Pepermelkzwam (*Lactarius piperatus*)
Hulsttaailing (*Marasmius hudsonii*)
Spatelzwammetje (*Spathularia flavida*)
Moerasringboleet (*Suillus flavidus*)
Reuzenridderzwam (*Tricholoma colossus*)

oecologie

mycorrhiza met den op arme grond
saprofiet op naaldhout
mycorrhiza met den op zand
mycorrhiza met spar op kalk
mycorrhiza met eik op rijke grond
mycorrhiza met eik op arme grond
saprofiet op hulstblad
naaldbos (saprofiet?)
mycorrhiza met den op veen
mycorrhiza

1. Bedreigd met uitsterven

Stekelkopamaniet (*Amanita solitaria*)
Weerhuisje (*Astraeus hygrometricus*)
Satansboleet (*Boletus satanas*)
Hoor van overvloed (*Craterellus cornucopioides*)
Kop-op-schotel (*Disciseda bovata*)
Vierslippige aardster (*Geastrum quadrifidum*)
Granaatbloemwasplaat (*Hygrocybe punicea*)
Dennevuurzwam (*Phellinus pini*)
Speldeprikzwam (*Poronia punctata*)
Geschubde stekelzwam (*Sarcodon imbricatus*)

mycorrhiza met loofbomen op klei
mycorrhiza met loofbomen
mycorrhiza met beuk op klei
mycorrhiza met loofbomen
saprofiet in open duinzand
saprofiet in naaldbossen
saprofiet in schrale graslanden
parasiet op den op arme grond
saprofiet op paardemest in schraalland
mycorrhiza met den op zand

2. Sterk bedreigd

Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*)
Tolzwam (*Coltricia perennis*)
Armbandgordijnzwam (*Cortinarius armillatus*)
Blauwe weidesatijnzwam (*Entoloma madidum*)
Scharlaken wasplaat (*Hygrocybe coccinea*)
Groene aardtong (*Microglossum viride*)
Mijtertje (*Mitula paludosa*)
Veenmosbundelzwam (*Pholiota henningsii*)
Fijnschubbige boleet (*Suillus variegatus*)
Roodbruine truffel (*Tuber rufum*)

saprofiet in heide en stuifzand
mycorrhiza op arme grond
mycorrhiza met berk
saprofiet in schrale graslanden
saprofiet in droge, schrale graslanden
saprofiet op bemoste beekoevers
saprofiet op bladeren in beken
saprofiet in levend hoogveen
mycorrhiza met den op zand
mycorrhiza op rijke grond

3. Bedreigd

Weidewasplaat (*Camarophyllus pratensis*)
Grijze vorkplaat (*Cantharellula umbonata*)
Hanekam (*Cantharellus cibarius*)
Kleine elzegordijnzwam (*Cortinarius bibulus*)
Violette satijnzwam (*Entoloma euchroum*)
Denneslijmkop (*Hygrophorus hypothecus*)
Iepzwam (*Lyophyllum ulmarium*)
Rafelige parasolzwam (*Macrolepiota excoriata*)
Ruwestelige stuifbal (*Tulostoma fimbriatum*)
Zijdeachtige beurszwam (*Volvariella bombycina*)

saprofiet in schraal grasland
saprofiet in schraalland, heide
mycorrhiza op arme grond
mycorrhiza in elzebroek
saprofiet op elzestobben
mycorrhiza met den
wondparasiet op iepen
licht bemeste weilanden
open duinzand
oude, holle loofbomen

4. Potentieel bedreigd

Geurende vezelkop (*Inocybe bongardii*)
Grote kleefparasol (*Limacella guttata*)
Rietmycena (*Mycena belliae*)
Peperbus (*Myriostoma coliforme*)
Fluwelige wortelzwam (*Oudemansiella badia*)
Verfstuifzwam (*Pisolithus tinctorius*)
Zalmzwam (*Rhodotus palmatus*)
Plompe russula (*Russula viscida*)
Rode kelkzwam (*Sarcoscypha coccinea*)
Stinkende franjezwam (*Thelephora palmata*)

mycorrhiza bij loofbomen op klei
saprofiet op vruchtbare humus
saprofiet op overjarig riet
saprofiet in duinstruwelen
saprofiet om boomwortels op klei
mycorrhiza op mijnstorten
saprofiet op loofhout op rijke grond
mycorrhiza met loofbomen
saprofiet op takken in nat bos
mycorrhiza met naaldbomen

Tabel 6.
Verdeling van de paddestoelsoorten op de Nederlandse Rode Lijst over de functionele hoofdgroepen (naar ARNOLDS, 1989a).

N = totaal aantal soorten, NRL = aantal soorten op Rode Lijst, %RL = percentage soorten op Rode Lijst, 0-4 = categorieën op Rode Lijst: 0 = uitgestorven, 1 = met uitsterven bedreigd, 2 = sterk bedreigd, 3 = bedreigd, 4 = potentieel bedreigd (zie verder Tabel 6).

Functionele groep	N	NRL	%RL	%0	%1	%2	%3	%4
Ectomycorrhiza fungi	800	378	47	6	12	10	12	6
Bodembewonende saprophyten	1724	458	27	2	4	5	7	9
Houtbewonende fungi	867	108	12	1	1	1	3	5
Alle paddestoelen	3391	944	28	3	5	5	7	8

(*Hygrophorus*, 16 soorten, alle bedreigd) en Stekelzwammen (*Hydnum*, *Hydnellum*, *Phellodon*, *Sarcodon*, 19 soorten, alle bedreigd); de grasland bewonende Aardtongen (*Geoglossum*, *Trichoglossum*, *Thuemenidium*, 11 soorten, 91% bedreigd) en Wasplaten (*Hygrocybe*, *Camarophyllus*, 46 soorten, 91% bedreigd) en het mycorrhiza vormen de boletengeslacht *Suillus* (10 soorten, 90% bedreigd).

Uit Tabel 7 blijkt dat de aantallen en percentages van bedreigde soorten in verschillende biotopen sterk uiteenlopen. De hoogste aantallen Rode Lijst soorten worden gevonden in diverse typen loofbossen, en in lanen en naaldbossen op voedsel-

arme bodems. De hoogste percentages zijn echter aanwezig in verschillende typen droge, schrale graslanden en in met bomen beplante wegbermen. Dit laatste biotoop is van groot belang als refugium voor paddestoelen, die in bossen zeldzaam geworden zijn. Bemeste graslanden, akkers en ruigten herbergen relatief weinig bedreigde soorten. Rode Lijsten van bedreigde paddestoelen zijn gepubliceerd in acht andere landen van Europa en daarnaast bestaan er een aantal regionale lijsten in Duitsland en Tsjecho-Slowakije. Meer dan driekwart van de soorten in de Nederlandse lijst staan tevens op één of meer andere lijsten. Thans is een Europese Rode Lijst in voorbereiding.

Tabel 7.

Aantallen bedreigde paddestoelen in verschillende biotopen (naar ARNOLDS, 1989a).
De namen van bosgemeenschappen zijn naar VAN DER WERF (1991), van de overige naar WESTHOFF & DEN HELD (1969).

N = totaal aantal soorten, karakteristiek voor een biotoop (naar ARNOLDS, 1984), NRL = aantal soorten op Rode Lijst,
%RL = percentage soorten op Rode Lijst.

Biotoop	N	NRL	%RL
Loofbossen en struwelen	1565	519	33
Elzen- en berkenbroekbos (<i>Alnion glutinosae</i> , <i>Betulion pubescentis</i>)	121	42	35
Loofbossen op vochtige klei (<i>Alno-Padion</i> p.p.)	260	75	29
Loofbossen op kalkrijke leem (<i>Carpinion betuli</i> , <i>Cephalanthero-Fagion</i>)	75	36	48
Overige loofbossen op voedselrijke bodems (<i>Alno-Padion</i> p.p., <i>Eu-Fagion</i>)	320	138	43
Loofbossen op droge, voedselarme bodems (<i>Quercion roburi-petraeae</i>)	195	69	35
Sporken-Wilgenbroekstruwelen (<i>Salicion cinereae</i>)	55	13	24
Kruipwilgstruwelen (<i>Salicion arenariae</i>)	26	7	27
Doornstruwelen (<i>Prunetalia spinosae</i>)	22	7	32
Met bomen beplante wegbermen	126	98	78
Lanen op voedselarme zandgrond	96	75	78
Lanen op voedselrijke bodems	30	23	77
Naaldbossen en -struwelen	439	130	30
Naaldbossen op voedselarme zandgrond (<i>Dicrano-Pinion</i>)	156	64	41
Naaldbossen op voedsel- of kalkrijke bodems	65	29	45
Jeneverbesstruwelen (<i>Dicrano-, Squaroso-Juniperetum</i>)	67	11	16
Heidevelden en venen	162	60	37
Droge heide en zandverstuivingen (<i>Nardo-Callunetalia</i> , <i>Corynephorion</i>)	15	9	60
Vochtige heide (<i>Ericion tetralicis</i>)	17	10	59
Hoogvenen (<i>Scheuchzerietea</i> , <i>Sphagnetalia magellanici</i>)	33	19	56
Laagvenen (<i>Parvocaricetea</i> , <i>Phragmitetea</i>)	49	14	27
Graslanden	365	159	44
Bemeste graslanden (<i>Arrhenatherion elatioris</i> , <i>Poo-Lolietum</i>)	84	13	15
Schrale graslanden op klei en krijt (<i>Mesobromion</i> e.a.)	42	36	86
Schrale duingraslanden (<i>Gallo-Koelerion</i>)	55	39	71
Overige schrale, droge graslanden (<i>Festuco-Sedetalia</i> p.p., e.a.)	61	48	79
Schrale hooilanden op vochtige bodems (<i>Molinietalia</i>)	30	15	50
Pioniervegetaties			
Open kustduinen (<i>Ammophiletia</i>)	42	23	55
Akkers, ruigtes (<i>Chenopodietea</i> , <i>Secalietea</i> , <i>Artemisietea</i>)	124	5	4

3.7. Mycologisch waardevolle gebieden in Nederland

Mycologisch waardevolle gebieden worden gekenschetst door een grote soortenrijkdom (fig. 3), maar meer nog door het voorkomen van een groot aantal zeldzame en/of bedreigde soorten. Het aantal soorten van de Rode Lijst per uurhok is weergegeven in fig. 6. Hierbij zijn alleen de gegevens vanaf 1970 meegerekend om de huidige situatie te benaderen. De relatie tussen beide grootheden is

aangegeven in fig. 7. In deze grafiek zijn alle hokken opgenomen waarin tenminste 500 soorten zijn gevonden en/of tenminste 61 bedreigde soorten. Er bestaat wel een globale correlatie tussen beide factoren, maar de spreiding is erg groot. Bijvoorbeeld, in de hokken met een totaal aantal soorten tussen 600 en 650 varieert het aantal bedreigde soorten tussen 31 en 120. Het aandeel Rode Lijst-soorten loopt in de grafiek weergegeven hokken uiteen van 5% voor een hok bij Castricum (hok 19-41) tot 24% voor een hok bij Wijlre (hok 62-23). De mycologische betekenis van een ge-

bied, uitgedrukt in aantal bedreigde soorten, kan dus niet zonder meer uit het soortenaantal worden afgeleid. De relatie tussen beide factoren is ook niet geheel rechtlijnig. Zeer soortenrijke hokken hebben gemiddeld een groter aantal bedreigde soorten. Hokken in het rivierengebied en Zuid-Limburg zijn gemiddeld relatief rijker aan bedreigde soorten dan die op het pleistoceen en in de duinen. Er zijn tien hokken met meer dan 100 bedreigde paddestoelsoorten nl. hok 31-36 bij Breukelen met de oude buitenplaatsen Nijenrode en Gunterstein (194 soorten); hok 62-22 bij Valkenburg met het Gerendal en het Schaelsberger Bos (155 soorten);

hok 24-48 bij Aerdenhout met de Amsterdamse Waterleidingduinen (148 soorten); hok 32-51 bij Bunnik met Amelisweerd en het Fort bij Rijnauwen (145 soorten); hok 25-21 bij Bloemendaal met de Kennemer duinen (139 soorten); hok 51-34 bij Eindhoven met landgoed de Wielewaal en de taluds van het Beatrix kanaal (122 soorten); hok 2-36 met het centrale deel van Schiermonnikoog (120 soorten); hok 31-18 met de 's Gravelandse buitenplaatsen en de Kortenhoefse plassen (108 soorten), hok 26-58 bij Ermelo met de Leuvenumse bossen en leemkuilen van Staverden (106 soorten) en hok 39-52 bij Zaltbommel met land-

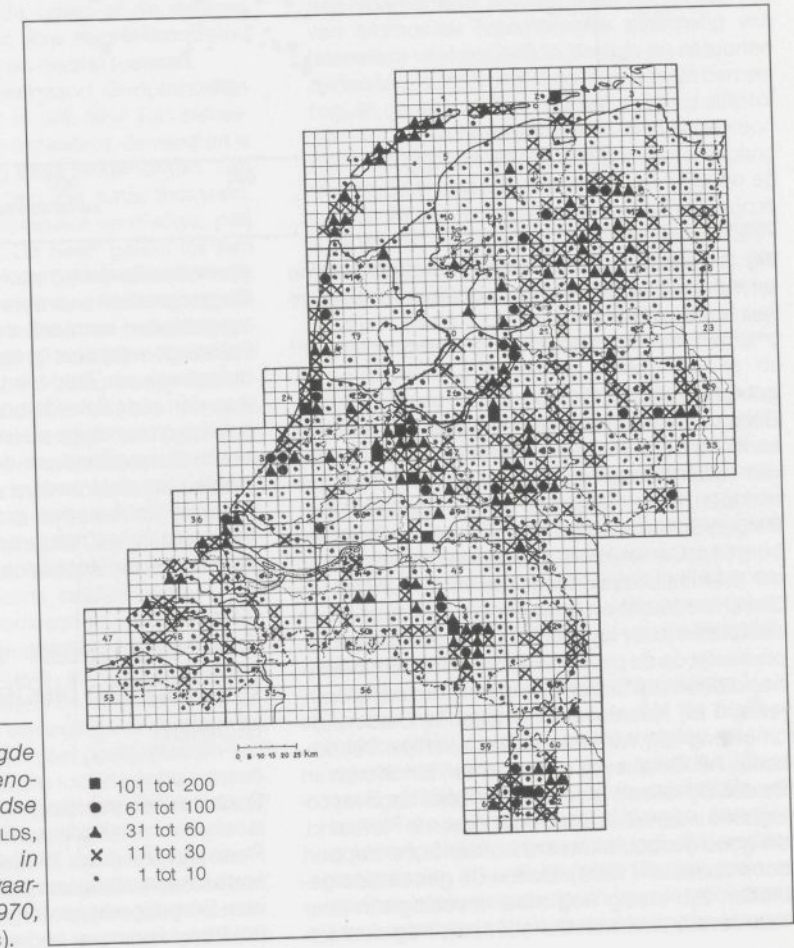


Fig. 6. Aantal bedreigde paddestoelen, opgenomen in de Nederlandse Rode Lijst (ARNOLDS, 1989a), per uurhok in Nederland (alleen waarnemingen vanaf 1970, naar gegevens NMV/BIC).

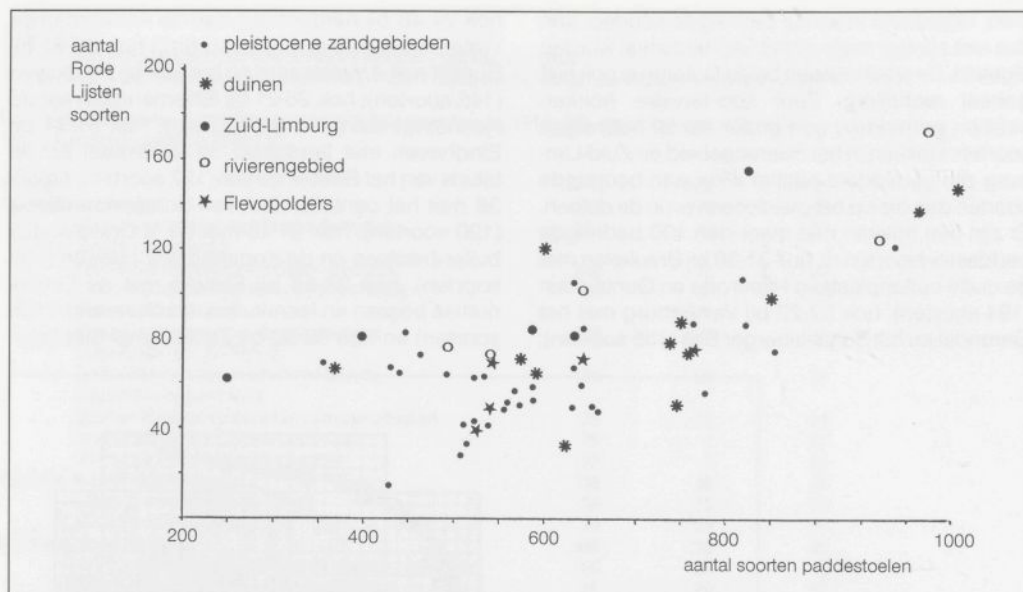


Fig. 7. Relatie tussen het aantal bedreigde soorten en het totale aantal soorten paddestoelen per uurhok in Nederland.

goed Neerrijnen (102 soorten). Behalve deze mycologische juweeltjes valt aan aantal andere streken op door een concentratie van waardevolle gebieden: op de Waddeneilanden, in de Hollandse duinen (Zwanenwater, Bergen-Schoorl, Meijendel, Voorne), in Zuid-Limburg (o.a. Bemelerberg, Bunderbos, Savelsbos), in de rivierkleibossen langs de Kromme Rijn en Utrechtse Vecht en enkele geïsoleerde plekken daarbuiten (o.a. Huys ten Donck bij Ridderkerk) en plaatselijk op de pleistocene zandgronden, bijvoorbeeld de streek tussen Roden en Zuidlaren, Oranjewoud bij Heerenveen, Twickel bij Delden, de omgeving van Winterswijk, de zuidelijke Veluwezoom, het Gooi en de streek tussen Eindhoven en Boxtel. Opvallend is voorts de relatief hoge mycologische waarde van de jonge bossen in Flevoland, die goed gedocumenteerd worden in een rapport door VEERKAMP (1993). Buiten de genoemde gebieden zijn stellig nog meer mycologisch zeer waardevolle terreinen te vinden, die nog wachten

op exploratie door mycologen.

De geografische verspreiding van mycologische topgebieden komt ten dele overeen met die van floristisch waardevolle terreinen zoals de gehele duinstreek en Zuid-Limburg. De mycologische waarden in de rivierkleibossen en -lanen, de jonge polders en sommige pleistocene bosgebieden zijn evenwel opvallend en duiden erop dat paddestoelen ten dele andere oecologische indicatiewaarden hebben dan groene planten en aparte aandacht in het natuurbeschermingsbeleid verdienen (Keizer, hoofdstuk 1).

3.8. Oorzaken van de achteruitgang van Nederlandse paddestoelen

De oorzaken van de achteruitgang van paddestoelen worden bediscussieerd in de Nederlandse Rode Lijst (ARNOLDS, 1989a). Hieronder wordt een korte samenvatting van de huidige inzichten gegeven. Sommige aspecten komen in de volgende hoofdstukken meer gedetailleerd aan de orde.

- Habitatvernietiging. Gedurende deze eeuw hebben grootschalige ontginningen plaatsgevonden van venen, beekdalmoerassen, heidevelden en schraallanden. Alleen al het areaal onvergraven hoogveen is sinds de Middeleeuwen gekrompen tot circa 2%, waarvan maar enkele hectaren levend hoogveen. De belangrijkste bronnen van habitatvernietiging zijn thans stadsuitbreiding en wegeaanleg. Het ziet ernaar uit dat in het landelijk gebied door natuurontwikkeling enig herstel van de verloren waarden zou kunnen optreden. Voor veel van de vernietigde biotopen is echter een lange herstelperiode nodig. Het is voorts de vraag of de externe milieuomstandigheden (bijv. luchtverontreiniging) in veel gevallen een herstel toelaten.
- Daling van de grondwaterstand. Gedurende de vele ruilverkavelingen in ons land zijn stelselmatige grote gebieden ontwaterd. Bovendien is de grondwaterwinning sterk toegenomen. Ten gevolge daarvan worden alle natte biotopen, voor zover nog niet compleet vernietigd, met verdroging bedreigd. Dit heeft geleid tot een sterke achteruitgang van de mycoflora in alle vochtige bostypen, ondermeer elzenbroekbossen en van venen, duinvalleien en natte schraallanden. Deze verdroging schrijft nog steeds voort al wordt het probleem thans onderkend.
- Gebruik van meststoffen. Een enorme toename van het gebruik van natuurlijke mest (stalmest, gier) en kunstmest heeft geleid tot een sterke achteruitgang van alle typen schrale graslanden. Ook ontwatering en het scheuren van grasland hebben hiertoe bijgedragen. Tengevolge daarvan zijn bijna alle graslandpaddestoelen zeldzaam geworden (ARNOLDS, hoofdstuk 7). Neveneffecten van bemesting zijn het inwaaien van meststoffen in bosranden en uitspoeling ervan in het oppervlakte- en grondwater met verrijking van moerassen en beekdalen als gevolg. Dit draagt bij tot verrijking van de vegetatie en het verdwijnen van veel paddestoelen van schrale, natte milieus. De toenemende bemesting blijft voorlopig een groot probleem, zelfs bij sterke reductie van de mestgiften.
- Verzuuring. In deze eeuw is de uitworp van verzurende stoffen (zwaveldioxide, stikstofoxiden, ammoniakverbindingen) sterk toegenomen. Hierdoor is de pH van de bodem in gebieden met een lage buffercapaciteit gedaald en is de aluminiumconcentratie in het bodemvocht toegenomen. Ten gevolge van verzuring is een aantal soorten paddestoelen achteruit gegaan, ondermeer de Oorlepelzwam (*Auriscalpium vulgare*) en tal van Gordijnzwammen (*Cortinarius* subgenus *Phlegmacium*). Tevens is aangetoond dat sommige mycorrhizavormende soorten gevoeliger zijn voor hoge aluminiumconcentraties dan andere (GULDEN et al., 1992). De meeste mycorrhizavormende soorten kunnen echter een lage pH goed verdragen.
- Stikstofdepositie. De neerslag van stikstofoxiden (voornamelijk afkomstig van het verkeer) en van ammoniak (voornamelijk afkomstig van intensieve veehouderij) in bossen en natuurterreinen leidt behalve tot verzuring ook tot bemesting, in de jaren 80 gemiddeld ± 50 kg stikstof per jaar. Deze bemestende invloed is de voornaamste oorzaak van de enorme achteruitgang van mycorrhizapaddestoelen in de bossen op oorspronkelijk voedselarme bodems (ARNOLDS, 1991b). In feite zijn hierdoor twee bosgemeenschappen in ons land vrijwel uitgestorven, het Gaffeltand-Eikenbos en het Korstmos-Dennenbos (zie kader 2). Stikstofdepositie draagt ook bij tot vergrassing van heidevelden en verrijking van schrale graslanden, ondermeer in de duinen. In de resulterende dichte vegetaties met dikke strooiselpakketten kunnen zich weinig soorten paddestoelen handhaven. Het ziet er niet naar uit dat de stikstofdepositie op korte termijn zodanig zal worden gereduceerd, dat een herstel van voedselarme systemen te verwachten is. Bovendien is een na-ijleffect te verwachten. Mogelijk kunnen bepaalde beheersvormen, zoals afplaggen, lokaal leiden tot een (tijdelijk) herstel van de mycoflora (Baar, hoofdstuk 5).
- Overige vormen van luchtverontreiniging. Andere belangrijke elementen in de huidige luchtcocktail zijn ozon, zware metalen, gechlorde koolwaterstoffen en pesticiden. Ozon heeft een negatief effect op de assimilatie van bomen en kan daardoor bijdragen aan een achteruitgang van mycorrhizafungi, die van deze assimilaten afhankelijk zijn. Zware metalen kunnen sterk accumuleren in vruchtlichamen van bepaalde soorten paddestoelen en kunnen

in hoge concentraties leiden tot het verdwijnen van soorten, in het bijzonder strooiselsaprofyten (RÜHLING & SÖDERSTRÖM, 1990). De mogelijke invloed van organische verbindingen, waaronder fungiciden, op paddestoelen is onvoldoende bekend (ARNOLDS et al., 1991).

- Veranderingen in bosbeheer. Intensief hakhoutbeheer en strooiselwinning hebben vroeger bijgedragen tot het ontstaan van zeer voedselarme bossen, waarin vele, thans ernstig bedreigde of uitgestorven mycorrhizasoorten voorkwamen. Beide praktijken worden nog zelden uitgevoerd. Anderzijds heeft het ouder worden van de bossen en het laten liggen van dunningshout bijgedragen tot een toename van veel houtpaddestoelen. De vervanging van inheems loofbos (vooral Eiken-Berkenbos) door Groveden en exotische naaldbomen heeft verlies en winst opgeleverd. Een aantal paddestoelen heeft zich in ons land kunnen vestigen dankzij de aanplant van exoten. Thans wint het idee veld om in sommige streken deze bossen te vervangen door inheemse loofbomen, ondermeer in de duinen. Hierdoor wordt een groot aantal kalkminnende naaldboombegeleiders in haar voortbestaan in ons land bedreigd (Keizer, hoofdstuk 1).

De recente stichting van een aantal strikte bosreservaten is gunstig voor een groot aantal houtpaddestoelen en bodemsaprofyten (Veerkamp, hoofdstuk 4).

- Beheer in andere (natuur)gebieden. Schrale graslanden kunnen alleen voortbestaan dankzij voortzetting van traditionele, extensieve beheersvormen. Verwaarlozing van maaien en begrazen kan leiden tot verruiging en bosvorming, waardoor specifieke soorten paddestoelen verdwijnen. Wegbermen werden vroeger veelal gebruikt als (onbemest) hooiland. Tegenwoordig blijft het maaisel meestal liggen, waardoor veel zeldzame graslandpaddestoelen en mycorrhizavormers van geplante bomen geleidelijk verdwijnen.
- Versnippering van natuurgebieden. De versnippering van het landschap en dientengevolge de isolatie van kleine natuurgebieden draagt in belangrijke mate bij tot het verdwijnen van populaties van (slecht verbreidende) dieren en planten. Voor de meeste paddestoelen wordt

deze factor van weinig belang geacht omdat ze in principe een enorme verbreidingscapaciteit hebben. De praktijk leert ook dat veel soorten zich kunnen vestigen in geschikte biotopen van soms zeer kleine omvang. Het is echter waarschijnlijk dat sommige soorten zich minder goed kunnen verbreiden, ondermeer de ondergronds groeiende truffels en schijntruffels. In die gevallen zou versnippering van het landschap negatief kunnen zijn. Indirect draagt versnippering bij aan verdroging en vermessing doordat de randinvloed in kleine terreinen veel sterker is dan in grotere.

- Verzamelen van vruchtlichamen. Het is wel overtuigend aangetoond dat het verzamelen van vruchtlichamen, zeker op de bescheiden manier waarop dat in ons land gebeurt, nauwelijks invloed heeft op de rijkdom van de paddestoelenflora (COMMISSIE PADDESTOELEN EN NATUURBEHOUD, 1983). Massaal plukken moet worden vermeden omdat paddestoelen belangrijk zijn als voedselbron voor een aantal andere organismen, met name insecten en zoogdieren, en uit esthetische en ethische motieven.



Pleurotus eryngii, Kruisdisteloesterzwam

3.9. Literatuur

- ARNOLDS, E., 1984. Standaardlijst van Nederlandse macrofungi. Coolia 26, suppl. Baarn.
- ARNOLDS, E., 1989a. A preliminary Red Data List of macrofungi in the Netherlands. Persoonia 14: 77-125.
- ARNOLDS, E., 1989b. Former and present distribution of stipitate hydnaceous fungi (Basidiomycetes) in the Netherlands. Nova Hedw. 48: 107-142.
- ARNOLDS, E., 1991a. Mycologists and nature conservation. In: D.L. Hawksworth (ed.), Frontiers in Mycology: 243-264. C.A.B. International, Wallingford, U.K.
- ARNOLDS, E., 1991b. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. Agric., Ecosyst. Environ. 35: 209-244.
- ARNOLDS, E., VAN DOBBEN, H. & DURING H.J., 1991. De invloed van chemische milieuverontreiniging op paddestoelen, lichenen en mossen. In: G. Hekstra & F.J.M. van Linden (red.): Flora en fauna chemisch onder druk: 59-79. Pudoc, Wageningen.
- ARNOLDS, E. & JANSEN, E., 1992. New evidence for changes in the macromycete flora of the Netherlands. Nova Hedw. 55: 325-351.
- ARNOLDS, E., JANSEN, E., KEIZER P.J., NAUTA, M., VEERKAMP, M.T. & VELLINGA, E.C., 1992. Standaardlijst van de Nederlandse macrofungi, supplement 2. Biologisch Station Wijster e.a.
- BARKMAN, J.J., 1976. Algemene inleiding tot de oecologie en sociologie van macrofungi. Coolia 19: 57-66.
- BAS, C., VAN BRUMMELEN, J., TJALLINGII, F. & TJALLINGII-BEUKERS, G., 1983. Standaardlijst van Nederlandse paddestoelnamen. Wetensch. Meded. KNNV 156.
- COMMISSIE PADDESTOELEN EN NATUURBEHOUD VAN DE NMV, 1983. Over plukken en bescherming van paddestoelen. Natura 80: 355-361.
- DERBSCH, H. & SCHMITT, J.A., 1987. Atlas der Pilze des Saarlandes, Teil 2: Nachweise, Ökologie, Vorkommen und Beschreibungen. In: Minister für Umwelt des Saarlandes (ed.), Aus Natur und Landschaft im Saarland 3, 816 pp. Saarbrücken.
- GULDEN, G., HÖILAND, K., BENDIKSEN, K., BRANDRUD, T.E., FOSS, B.S., JENSEN H.B. & LABER, D., 1992. Macromycetes and air pollution. Bibl. Mycol. 144: 1-81. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- JANSEN, E. & VAN DOBBEN, H.F., 1987. Is decline of *Cantharellus cibarius* in the Netherlands due to air pollution? Ambio 16: 211-21.
- KEIZER, P.J., 1990. The expansion of *Schizopora carneolutea* (Basidiomycetes) in Europe, in particular in the Netherlands. Persoonia 14: 167-171.
- NAUTA, M. & VELLINGA, E., 1993. Distribution and decline of macrofungi in the Netherlands. In: D.N. Pegler et al. (eds.), Fungi of Europe: Investigation, Recording and Conservation: 21-46. Royal Botanic Gardens, Kew.
- OOSTERBAAN, A.O., SPOORMAKERS, L. & KAAG, K., 1992. Het Vliegenzwamproject. Natura 89: 173-178.
- RÜHLING, A. & SÖDERSTRÖM, B., 1990. Changes in fruitbody production of mycorrhizal and litter decomposing macromycetes in heavy metal polluted coniferous forests in North Sweden. Water Air Soil Pollut. 49: 375-387.
- VEERKAMP, M.T. 1992. Paddestoelen in de provincie Flevoland. Provincie Flevoland, 78 pp. plus bijlagen.
- WERF, S. VAN DER, 1991. Natuurbeheer in Nederland. Deel 5: Bosgemeenschappen. Pudoc, Wageningen.
- WESTHOFF, V., 1956. De verarming van flora en vegetatie. Gedenkboek 50 jaar Natuurmonumenten: 151-184. Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten, Amsterdam.
- WESTHOFF, V. & DEN HELD, A.J., 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme & Cie. Zutphen.

4. Invloed van de successie in bossen op de paddestoelenflora⁴

MIRJAM T. VEERKAMP

4.1. Inleiding

Momenteel is er een (modieuze) tendens aanwezig de natuur haar gang te laten gaan vanuit het idee dat spontane processen de natuurwaarden verhogen. Men gaat daarbij van de veronderstelling uit dat een climax (het eindstadium van de bossuccessie) altijd naar de grootst mogelijke diversiteit leidt. Oerbosrestanten in Europa dienen dan als voorbeeld voor het te verwachten resultaat van de spontane ontwikkeling in bossen. Zijn de hoge verwachtingen voor de paddestoelenflora bij het niet meer ingrijpen in bossen in Nederland, zeker onder de huidige omstandigheden, echter wel terecht?

In deze bijdrage wordt de invloed van de successie in bossen op de paddestoelenflora besproken. Hierbij zal onderscheid gemaakt worden tussen effecten op korte en lange termijn. Ook wordt ingegaan op de situatie in Nederland, waar de omstandigheden, ten gevolge van de hoge atmosferische stikstofdepositie in vergelijking met die van de rest van Europa nogal afwijken.

Doordat de successie op de verschillende elementen van een bos anders inwerkt zullen ook de effecten daarvan op de paddestoelenflora per functionele groep (Kuyper, hoofdstuk 2) verschillen. Deze effecten worden achtereenvolgens voor de houtbewonende soorten, ectomycorrhizasoorten en de bodemsaprofieten besproken.

Alvorens in te gaan op de invloed van de successie op de paddestoelenflora moet gewezen worden op het verschil tussen spontaan ontwikkelde bossen en onze cultuurbossen. De bossen in Nederland zijn nog jong. Pas na 1800 is men begonnen met de grootschalige bebossingen op stuifzanden, heiden en landbouwgronden. De mens heeft in deze bossen een sterke invloed gehad op het ver-

loop van de successie. Traditionele ingrepen in het bos als dunning, kap, aanplant, strooiselroof, hak-houtexploitatie en beweiding hebben de bosontwikkeling gestuurd in een richting waarbij de mens profijt van het bos heeft. Daarbij zijn bostypen ontstaan die niet alleen vanuit productie-oogpunt, maar ook voor de natuur waardevol kunnen zijn. De oppervlakte oud bos, waarin de successie de climax nadert, is in Nederland heel gering. Binnen deze oude bossen is er geen enkele die een natuurlijke ontwikkeling heeft doorgemaakt. Voor voorbeelden van natuurlijk ontwikkelde bossen moeten we naar het buitenland, al moeten we ons daarbij realiseren dat er geen enkel bos in West-Europa is dat een geheel ongestoorde ontwikkeling heeft doorgemaakt. Relatief dichtbij liggen de 'Urwaldzellen' van het Neuenburger Urwald en het Hasbruch in Noordwest Duitsland als voorbeeld van natuurlijke bosvegetaties van ons klimaatgebied. In deze bossen heeft in het verleden intensieve beweiding plaatsgevonden, is de ondergroei gebrand en heeft selectieve kap van haagbeuken en beuken plaatsgevonden terwijl een groot deel van de eiken is aangeplant. Toch is de natuurlijke graad door een 100-jarige ongestoorde ontwikkeling (Koop, 1981) hoger dan welk oud bos in Nederland dan ook. Het oerwoud van Bialowieza op de grens van Polen en Wit-Rusland heeft vergeleken met de twee Duitse bossen een nog meer ongestoorde ontwikkeling doorgemaakt. Maar ook hier is vroeger sprake geweest van beweiding, een zeer hoge wilddruk, branden van de vegetatie en zelfs kaalkap (Koop, 1981). Ook in Scandinavië zijn nog bossen te vinden die relatief weinig gestoord zijn. Bij de verschillen van deze natuurlijk ontwikkelde bossen met onze cultuurbossen wordt vooral aandacht besteed aan kenmerken die voor de groeiplaats van paddestoelen van belang zijn:

- Door de spontane ontwikkeling is een grotere diversiteit aan houtige gewassen aanwezig dan in onze cultuurbossen en er groeien alleen soorten die hier van nature thuishoren.
- Er is een grotere variatie in leeftijdsopbouw van deze houtige gewassen. Op plaatsen waar oude of verzwakte bomen uitvallen kunnen door de toegenomen hoeveelheid licht nieuwe bomen kiemen. Deze verjongingseenheden binnen het bos zijn klein. Na een windworp ontstaan gaten die niet groter zijn dan 2-3 maal de boomlengte (Koop, 1981). Hierdoor is in natuurlijke bossen een fijnkorrelig patroon van successiestadia en structuurfasen aanwezig.
- Door de diversiteit in soorten en leeftijdsopbouw verschilt het lichtklimaat in de verschillende delen van het bos en dit heeft weer directe gevolgen voor de vegetatie die eronder staat.
- Het vochtklimaat zal door de verschillen in structuur van plek tot plek verschillen en uitdroging op grote schaal zoals bij kaalkap komt in deze bossen niet voor.
- Zeer oude, scheefgegroeide en verminderd vitale bomen worden niet uit het bos gehaald en als deze bomen op de lange duur omwaaien en/of afsterven blijven ze als dood hout in het bos aanwezig. De hoeveelheid dood hout in een natuurlijk bos is dan ook groot.
- Het dood hout kan als kiemingssubstraat voor bomen dienen. Zulke liggende stammen worden in Noord-Amerika 'nurse logs' genoemd.
- Doordat er geen elementen als dood hout en strooisel uit het bos verwijderd worden blijven de voedingsstoffen in de kringloop van het bos-oecosysteem aanwezig.
- Tijdens de successie van bossen vindt er een ontwikkeling van het humusprofiel plaats. In natuurlijke bossen draagt dood hout in belangrijke mate bij aan deze profielontwikkeling. In cultuurbossen worden dergelijke profielen bij technische ingrepen in het bos op grote schaal verstoord. In een natuurlijk bos gebeurt dit bij het ontwortelen van bomen ook, maar op een veel kleinere schaal. Koop (1981) schat deze verstoring aan de hand van onderzoek in Neuenburg op 0,5-3,3 % van de oppervlakte.

4.2. Invloed van de successie op houtbewonende paddestoelen

Een belangrijk kenmerk van een natuurlijk ontwikkeld bos is het vele dood hout dat er aanwezig is. Van de totale strooiselproductie in een natuurlijk bos neemt dood hout circa 40% in (Rayner & Boddy, 1988). Vooral de aanwezigheid van groot dood hout in de vorm van staande en liggende stammen onderscheidt deze bossen van onze cultuurbossen. In natuurlijke bossen in Europa varieert de hoeveelheid dood hout tussen 50-100 (-160) m³ per ha (Koop, 1983). Dit dood hout maakt zo'n 10-30 % van de totale fytomassa uit. Die hoeveelheid dood hout is afhankelijk van het type bos, maar verschilt ook van plaats tot plaats, afhankelijk van de fase waarin de opstand verkeert. In een aftakelingsfase ligt meer dood hout dan in een jong ontwikkelingsstadium. Maar ook van jaar tot jaar treden er verschillen op; vooral na stormen vallen grote hoeveelheden hout. Falinski (1986) komt in het Linden-Haagbeukenbos in het oerwoud van Bialowieza op 60-70 m³ ofwel 1100-1300 m stamlengte dood hout per ha uit. Ook de omzettingssnelheid van het hout is bepalend voor de aanwezige hoeveelheid. In Bialowieza wordt deze verteringssnelheid op 20-30 jaar geschat. Voor oude beukestammen in het bosgebied van Fontainebleau wordt een verteringsduur van 30-35 jaar opgegeven (Van Baren & Hilgen, 1984). In de literatuur komt men echter ook waarden van meer dan 100 jaar tegen. Naast de diameter bepalen ook het soort hout en de vochtomstandigheden de verteringsnelheid (Barkman et al., 1983).

De afbraak van hout vindt hoofdzakelijk door schimmels plaats. Dunne en dikke takken, liggende en staande stammen en stronken allemaal hebben ze hun eigen soorten. Ook het type bos, milieuomstandigheden als voedselrijkdom van de bodem en vochtigheid zijn van invloed op de soortenrijkdom (Barkman et al., 1983; Käärik, 1983). Het aantal houtzwammen is dan ook in een natuurlijk bos veel groter dan in een cultuurbos. In het kader van het bosreservatenprogramma zijn enkele bossen, waar het beheer (recent) is stopgezet, op paddestoelen onderzocht (Veerkamp, 1992). In tabel 2 wordt het totale aantal gevonden paddestoelsoorten en het aantal houtbewonende

⁴ Mededeling nr. 514 van het Biologisch Station Wijster

soorten op 1000 m² van drie van deze bosreservaten weergegeven.

Het Speulderbos is een Wintereiken-Beukenbos op een oude bosgroeiplaats (vóór 1800). Hoewel dit bos in het verleden intensief beheerd is liggen er momenteel dode beuke- en eikestammen. Ook het Vijlnerbos, een Veldbies-Beukenbos, heeft een oude bosgeschiedenis, maar ook in dit bos is lange tijd dood hout weggehaald. Op dit moment ligt er voornamelijk groot dood berkehout. Vechtlanden is een Elzenbroekbos met overgangen naar het drogere Elzen-Eikenbos. Het heeft een jonge bosgeschiedenis (begin deze eeuw), maar een grote natuurlijkeheidsgraad waardoor er ook veel dood hout ligt. De hoeveelheden dood hout in het Speulder- en het Vijlnerbos zijn dus nog aanzienlijk geringer dan de hoeveelheid dood hout in natuurlijke bossen in ons klimaatgebied (tabel 1). In deze drie Nederlandse bosreservaten maken de houtfungi ruim 50% van alle waargenomen paddestoelen uit. Het meest spontaan ontwikkelde bos, Vechtlanden, telt de meeste houtsoorten. In het Nederlandse bosreservatenonderzoek, waarbij 15 bosreservaten werden onderzocht, werd het hoogste aantal soorten houtbewonende paddestoelen in Vechtlanden waargenomen. Het aantal houtbewonende paddestoelen varieerde tussen de 21 en 120 met een gemiddelde van 56 soorten. Vergelijkbare gegevens uit de Duitse oerwoudreservaten zijn niet voorhanden. Dit is wel het geval met Bannwald Eisenbachhain, een van de bossen uit het Duitse bosreservatenonderzoek (Kost & Haas, 1989). Dit Wintereiken-Beukenbos, stammend uit de middeleeuwen en met zeer oude beuken en eiken, heeft een hoge natuurlijkeheidsgraad. Helaas zijn de laatste jaren vele oude bomen, vooral eiken, omgegaan. Het aantal houtbewonende soorten is zeer hoog. Het percentage van het totaal aantal soorten is dat weliswaar niet, maar dat is het gevolg van het grote aantal waarge-

Tabel 1.
Hoeveelheid dood en levend hout (m³ per ha) in drie Nederlandse bosreservaten en een transect in het bosgebied van Fontainebleau (H. Koop, pers. meded).

	dood hout	levend hout
Speulderbos	30.7	309.0
Vijlnerbos	33.0	317.5
Vechtlanden	70.1	245.9
Fontainebleau	150.5	342.0

nomen soorten mycorrhizapaddestoelen in dit bosreservaat. Ook in vergelijking met andere bossen uit het Duitse bosreservatenonderzoek is het aantal houtzwammen hoog en ook hier wordt de grotere natuurlijkeheidsgraad van dit bos als oorzaak opgevoerd. Omdat in de Duitse bosreservaten niet alle groepen van de houtpaddestoelen even goed zijn onderzocht, zijn de aantallen in de Nederlandse bossen gecorrigeerd voor de waargenomen korstzwammen, heterobasidiomyceten en minder bekende ascomyceten. Hierdoor springt Bannwald Eisenbachhain wat betreft het aantal houtbewonende soorten (tabel 2, kolom c) er nog sterker uit.

Tabel 2.

Totaal aantal soorten en houtbewonende soorten in bossen met een verschillende natuurlijkeheidsgraad. In de kolommen a t/m e worden achtereenvolgens weergegeven: het totaal aantal paddestoelsoorten (a), totaal aantal houtbewonende soorten (b), houtbewonende soorten minus korstzwammen, heterobasidiomyceten en minder bekende ascomyceten (c), aantal soorten kenmerkend voor groot hout (d) en het aantal soorten buisjeszwammen die bruinrot veroorzaken (e).

	a	b	c	d	e
Speulderbos	121	84 (69%)	54 (60%)	2	1
Vijlnerbos	171	92 (54%)	57 (42%)	3	2
Vechtlanden	206	120 (58%)	78 (51%)	3	3
Eisenbachhain	422	135 (32%)	131 (31%)	9	7
Neuenburg ('83)	107	52 (49%)	52 (49%)	8	6
Bentheim ('92)	138	67 (49%)	58 (45%)	5	3

4.3. Houtparasieten

Omdat in natuurlijke bossen bomen oud mogen worden en minder vitale bomen blijven staan krijgen zwakteparasieten een kans. Zwakteparasieten, en wel speciaal die soorten die voorkomen op groot hout, zijn als ze in bossen voorkomen indicatief voor de latere successiestadia. In Nederland groeien oude bomen niet in bossen maar vooral in parken en langs wegen en vindt men de genoemde zwakteparasieten dan ook alleen in die habitats.

In tabel 2 wordt in kolom d het aantal zwakteparasieten kenmerkend voor groot hout resp. oudere bomen in de drie Nederlandse en het Duitse bosreservaat Bannwald Eisenbachhain,

gegeven. Daarnaast zijn de aantallen vermeld van een tweetal excursies vanuit het Biologisch Station Wijster naar het Neuenburger Urwald en het bos bij Bentheim. (Omdat het hier om een enkele excursie gaat mogen niet de totale aantallen houtsoorten met de aantallen uit de bosreservaten vergeleken worden). In de drie Duitse bossen met een grote natuurlijkeheidsgraad wordt het grootste aantal van deze zwakteparasieten gevonden. In de drie Nederlandse bossen zijn slechts 2-3 soorten uit deze groep aanwezig. In het Speulderbos zijn dit de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*) en de Porceleinzwam (*Oudemansiella mucida*), in het Vijlnerbos: de Echte tonderzwam, de Roodgerande houtzwam (*Fomitopsis pinicola*) en de Berkezwam (*Piptoporus betulinus*) en in Vechtlanden zijn dit de Platte tonderzwam (*Ganoderma applanatum*), Berkezwam en Echte tonderzwam. In het Duitse bosreservaat komen o.a. Gesteelde lakzwam (*Ganoderma lucidum*), Pruikzwam (*Hericium erinaceus*), Zwavelzwam (*Laetiporus sulphureus*), *Buglossoporus pulvinus*, Eikhaas (*Grifola frondosa*) en Biefstukzwam (*Fistulina hepatica*) voor.

Onder de laatstgenoemde soorten bevindt zich een aantal bruinrotters. Vele buisjeszwammen van het bruinrottype zijn soorten van latere successiestadia. Zij hebben een groot houtvolume met een grote hoeveelheid kernhout nodig (KÄÄRIK, 1983). Het aantal bruinrotters (waarbij loofbossen alleen met loofbossen vergeleken mogen worden) kan een maat zijn voor de natuurlijkeheid van een bos. In tabel 2 (kolom e) worden de aantallen voor de hiervoor besproken bossen gegeven. In de Nederlandse bossen zijn dit naast de Berkezwam en Roodgerande houtzwam alleen enkele kaaszwammen (*Postia*). In het Eisenbachhain komen zeven soorten uit deze groep voor.

In een oud, natuurlijk ontwikkelde bos groeien zeer oude bomen in een vochtig microklimaat. Zo'n substraat (oude bomen) in een dergelijk milieu vormt een apart habitat en er komen dan ook eigen soorten in voor. *Aurantiporus croceus*, een parasiet die in stamgaten van zeer oude eiken groeit en jarenlang als saprofiet op dood hout kan doorgroeien, is zo'n soort die alleen in 'Naturwaldreservaten' wordt gevonden. Het spreekt voor zich dat deze soort in Europa zeer zeldzaam is. Twee andere soorten die alleen van zeer oude bomen

bekend zijn, zijn de al eerder genoemde *Buglossoporus pulvinus*, parasiet van eik, en *Podoscypha multizonata*, parasiet van eik en beuk. Beide soorten zijn zowel uit Engeland als uit Duitsland bekend en zijn daar zeer zeldzaam. In ons land zijn deze soorten nog nooit waargenomen.

4.4. Houtsaprofyten

De afbraak van hout verloopt volgens een min of meer vast patroon (JAHN, 1979; RUNGE, 1975, 1978). De afbraak kan onderscheiden worden in de initiële fase, de optimale fase en een eindfase. Bij elke afbraakfase zijn andere soorten betrokken. De opeenvolging van soorten is verschillend voor naald- en loofhout en is ook afhankelijk van de houtsoort. De afbraak in droge omstandigheden zoals aanwezig op kapvlakten verloopt anders dan in schaduwrijkere, vochtigere omstandigheden binnen het bos. Zelfs binnen één brok hout verloopt de afbraak aan de vochtige onderzijde anders en ook met behulp van andere soorten, dan aan de drogere bovenzijde.

Algemeen voorkomende soorten als het Elfenbankje (*Trametes versicolor*), Grijsje gaatjeszwam (*Bjerkandera adusta*) en de Gele korstzwam



Trametes versicolor, Elfenbankje

Successie gedurende de afbraak van hout

De afbraak van hout verloopt volgens een min of meer vast patroon. Bij deze afbraak kan een drietal fasen onderscheiden worden, waarin andere soorten voor de afbraak zorgen. Hieronder worden per fase enkele soorten genoemd die bij de afbraak van respectievelijk dennenhoutstompen en beukehoutstompen betrokken zijn (RUNGE, 1975, 1978; JAHN, 1979).

Grove den

Initiële fase, beginnend 1-1.5 jaar na vellen: Harszwam (*Phlebiopsis gigantea*), Dennebloedzwam (*Stereum sanguinolentum*), Paarse dennezwam (*Trichaptum abietinum*).

Optimale fase, beginnend 2-4 jaar na vellen: Kleverig koraalzwammetje (*Calocera viscosa*), Dennevlamhoed (*Gymnopilus penetrans*), Dennezwavelkop (*Hypholoma capnoides*), Zwartvoetkrulzoom (*Paxillus atrotomentosus*), Koningsmantel (*Tricholomopsis rutilans*).

Eindfase, beginnend 6-7 jaar na vellen: Stekeltrilzwam (*Pseudohydnum gelatinosum*).

Beuk

Initiële fase, beginnend na 0.5-1 jaar na vellen: *Bispora antennata*, *Bisporella pallescens*, Paarse korstzwam (*Chondrostereum purpureum*), Donzige korstzwam (*Cylindrobasidium evolvens*), Paarse knoopzwam (*Ascocoryne sarcoides*).

Optimale fase, beginnend 2-2.5 jaar na vellen: Grijze gaatjeszwam (*Bjerkandera adusta*), Fopelfenbankje (*Lenzites betulinus*), Elfenbankje (*Trametes versicolor*).

Eindfase, beginnend na meer dan 7 jaar: Rode zwavelkop (*Hypholoma sublateritium*), Winterhoutzwam (*Polyporus brumalis*), Witsteelfranjehood (*Psathyrella hydrophila*), Korsthoutskoolzwam (*Ustulina deusta*), Geweizwam (*Xylaria hypoxylon*), Houtknotzwam (*X. polymorpha*).

(*Stereum hirsutum*) zijn soorten van de vroege afbraakfasen van hout met verse snijvlakken die ontstaan na menselijk ingrijpen zoals kappen. In niet-geëxploiteerde bossen zijn deze soorten zeldzaam tot afwezig. Hier vindt de eerste kolonisatie van schimmels al aan de staande boom plaats en heeft het hout al een zekere mate van vertering ondergaan voordat het op de grond valt (COOKE & RAYNER, 1984).

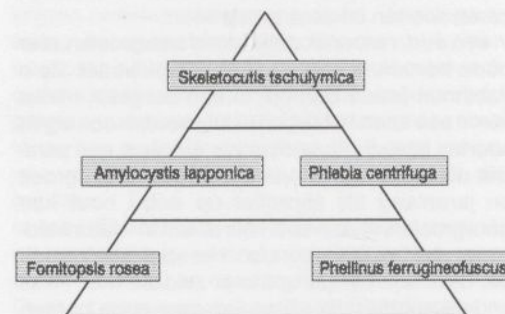
De soortensamenstelling van de latere successiestadia bij de houtafbraak hangt af van de voorgaande primaire houtrotters. De laatste jaren

komen er steeds meer interspecifieke relaties aan het licht binnen die opeenvolging van soorten. Een verstoring van het afbraakproces heeft dus gevolgen voor soorten die bij de latere successiefasen zijn betrokken.

In natuurlijke bossen komen naast algemeen voorkomende soorten (indifferentie soorten) ook soorten voor die alleen in spontaan ontwikkeld bos groeien. Dit zijn de kwalitatieve indicatoren voor een natuurlijk ontwikkeld bos. Daarnaast kunnen soorten onderscheiden worden waarvan het abundant voorkomen gekoppeld is aan natuurlijke bossen, de kwantitatieve indicatoren (HÖLAND & BENDIKSEN, 1992). RENVALL & NIEMELÄ (1992) wezen op het voorkomen van een aantal zeldzame en bedreigde saprofytische soorten in oude natuurlijke bossen in Noord Finland. In de successie blijken deze zeldzame soorten steeds voor te komen na een vaste veel algemenere soort. Zo verschijnt de zeldzame *Junghuhnia collabens* na de algemenere voorkomende *Phellinus ferrugineofuscus* en *Antrodiella citrinella* na de Roodgerande houtzwam (*Fomitopsis pinicola*). Deze zeldzame saprofieten vereisen kennelijk een ononderbroken successie in een speciaal microklimaat en dat vinden ze alleen in deze natuurlijke bossen.

In Noord Zweden loopt een project waar gebruik gemaakt wordt van soorten die indicatief zijn voor continuïteit in de afbraak van dood hout (KARSTRÖM, 1992). De bedoeling van dit particuliere initiatief onder de naam 'One step ahead' is de meest ongerepte delen van een aantal min of meer maagde-

"One step ahead"



lijke fijnsparrenbossen te redden van grootschalige kap die in deze streek voor het eerst gaat plaatsvinden. De mate van ongereptheid van het bos wordt geschat aan de hand van de aanwezigheid van vijf houtafbrekende soorten (fig. 1). *Fomitopsis rosea* en *Phellinus ferrugineofuscus* zijn altijd aanwezig in deze natuurlijke sparrenbossen. In de meer ongerepte delen, daar waar beide soorten abundant voorkomen komen ook *Amylocystis lapponica* en *Phlebia centrifuga* voor, terwijl *Skeletocutis tschulymica* alleen in de meest ongestoorde bossen voorkomt. De aanwezigheid van deze soorten vertoont een goede correlatie met de aanwezigheid van bedreigde planten en dieren. Deze selectie van vijf, goed herkenbare soorten als indicatoren maakt het mogelijk om met mensen met betrekkelijk weinig kennis van paddestoelen grote gebieden te doorzoeken.

Uit het voorgaande kunnen we de conclusie trekken dat natuurlijk ontwikkelde bossen zeer soortenrijk aan houtzwammen zijn. Bovendien bezitten oude bomen en spontaan ontwikkelde oude bossen eigen kenmerkende houtbewonende soorten en deze soorten komen zowel binnen de groep van de parasieten als binnen de saprofieten voor. Daarnaast ontbreken in deze bossen de thans algemeen voorkomende soorten van verse snijvlakken.

Voldoende dood hout in allerlei stadia, maar ook continuïteit in de aanwezigheid van dood hout, en dus in de afbraak, blijkt belangrijk voor het voorkomen van een aantal soorten.

4.5. Invloed van successie op ectomycorrhizasoorten

Gedurende de ontwikkeling van een bos verandert tevens de ectomycorrhizaflora. In jonge opstanden zien we een andere soortensamenstelling dan in oudere opstanden. DIGHTON & MASON (1985) stellen dat het aantal mycorrhizasoorten tijdens de successie sterk toeneemt tot ongeveer de kroonsluiting is bereikt, dat daarna het aantal soorten iets afneemt en vervolgens ongeveer gelijk blijft. Veranderingen in de fysiologie van de ouder wordende boom en veranderingen in de strooisel- en humuslaag tijdens de bossuccessie worden als de

belangrijkste oorzaken hiervan gezien. Dit wordt bevestigd door onderzoek van HINTIKKA (1988) in Finland waarin de mycorrhizaflora van enkele voedselarme Grove-dennenbossen van verschillende leeftijd onderling wordt vergeleken. Hij vond het laagste aantal soorten in jonge opstanden van 5-15 jaar, het hoogste aantal in opstanden van 20-30 jaar, terwijl dat aantal weer afnam in opstanden van ouder dan 70 jaar. RICEK (1981) heeft de mycorrhizaflora bestudeerd in fijnspar-aanplanten van verschillende leeftijden op voormalige graslanden in Oostenrijk. Ook hij vond een sterke toename van het aantal mycorrhizasoorten tot een leeftijd van 20-25 jaar, waarna een lichte daling van het aantal soorten optrad.

Er zijn echter ook uitkomsten van onderzoeken bekend die van bovengenoemd patroon afwijken en dat is zeker in Nederland het geval. TERMORSHUIZEN (1990) vond in zijn onderzoek in Grove-dennenbossen het grootste aantal soorten en vruchtlichamen in de jonge opstanden. Ook JANSEN (1991) nam het grootste aantal soorten waar in jonge opstanden van Douglasspar voor de kroonsluiting. KEIZER (1993) daarentegen vond in met eiken beplante bermen in Drenthe een voortgaande stijging van het aantal mycorrhizasoorten van bermen met jonge eiken van 10-15 jaar tot bermen met eiken van 80-100 jaar.

Waarschijnlijk is de hierbovengestelde hypothese over de successie van mycorrhizasoorten tijdens de ontwikkeling van een bos nog te simplistisch. Niet alleen het aantal soorten verandert tijdens de successie van bossen maar ook de soortensamenstelling. In jonge bossen komen voor een deel andere soorten voor dan in oudere bossen. In dit verband worden vaak de termen 'early stage fungi' en 'late stage fungi' gebruikt. 'Early stage fungi' groeien bij hele jonge bomen (tot circa 5 jaar, afhankelijk van de boomsoort) en worden daarna vervangen door 'late stage fungi'. Experimenteel onderzoek heeft aangetoond dat 'early stage fungi' in niet-gesteriliseerde grond geïsoleerde zaailingen makkelijk kunnen infecteren terwijl 'late stage fungi' daar niet toe in staat zijn (DIGHTON & MASON, 1985). De 'late stage fungi' vormen niet zo'n duidelijk omschreven groep als de 'early stage fungi'. Binnen de groep van de 'late stage fungi' nemen we een continue proces waar van een komen en gaan van soorten gedurende het ouder

worden van de bosopstanden. Ook het leeftijds-traject waarover soorten voorkomen, verschilt van soort tot soort. 'Late stage fungi' vertonen een grotere gastheerspecialisatie. Als voorbeeld worden in tabel 3 (afgeleid van RICEK, 1981) de leeftijds-trajecten weergegeven van een aantal mycorrhizasoorten in fijnspar-opstanden.

De Tweekleurige vaalhoed (*Hebeloma mesophaeum*) is de enige 'early stage fungus', terwijl de Fopzwam (*Laccaria laccata*) praktisch over het hele onderzochte leeftijdstraject van Fijnspar voorkomt. Daarentegen komt de Glanzende russula (*Russula integra*) alleen in opstanden ouder dan 30 jaar voor.

Degenen die regelmatig in de IJsselmeerpolders hebben rondgekeken hebben deze successie van ectomycorrhizasoorten heel goed kunnen waarnemen. Hier zien we dat ook het bodemtype invloed op de snelheid van de successie heeft. Op zandbodems gaat de successie sneller dan op kleibodems (BREMER et al., 1992; VEERKAMP, 1993). Alle hierboven genoemde successieverschijnselen van mycorrhizasoorten zijn bestudeerd in door de mens aangeplante bossen. Sterker nog, dit soort verschijnselen kan alleen maar goed beschreven worden in een gelijkjarig cultuurbos.

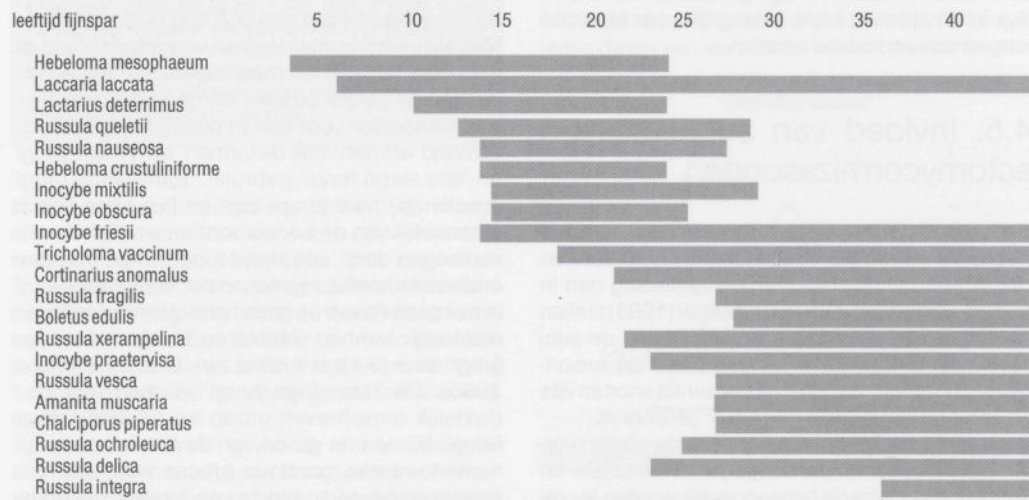
Wat weten we nu van de mycorrhizaflora van een

ouder, spontaan ontwikkeld bos? Daarover is heel weinig bekend; we kunnen er hoogstens over speculeren. Zoals in het begin van deze bijdrage reeds is aangegeven, is in oude, spontaan ontwikkelde bossen de leeftijdsopbouw en de soortensamenstelling heel divers en is ook een fijnkorrelig mozaïekpatroon van successiestadia aanwezig. Dit zou een hele soortenrijke mycorrhizagemeenschap op kunnen leveren. Kost (1991) noemde in het bosreservatenonderzoek in Baden-Württemberg hoge soortenaantallen en vooral hoge aantallen mycorrhizasoorten indicatief voor een grote natuurlijksgraad van een bos. Hij relateerde dit grote aantal vooral aan de grotere soorten diversiteit in deze natuurlijke bossen. Dit geldt evenwel niet onder alle omstandigheden.

De mycorrhizaflora in langdurig ongestoorde bossen zal alleen uit 'late stage fungi' bestaan. Jonge successiefasen zijn binnen dergelijke bossen wel aanwezig maar ze beslaan een klein oppervlak. En in aanwezigheid van oudere bomen blijken ook jonge bomen gekoloniseerd te worden met 'late stage fungi'.

Binnen de 'late stage fungi' zijn er (nog) geen soorten bekend die speciaal bij aftakelende bomen staan, zodat deze bossen zich op dat vlak dus niet onderscheiden van cultuurbossen.

Tabel 3. Successie van mycorrhizasoorten in fijnspar-opstanden (deel van de waargenomen soorten van RICEK, 1981).



Een ander onderscheid tussen geëxploiteerde bossen en natuurlijk ontwikkelde bossen is de mate van verstoring van de bodem die plaatsvindt bij kap en nieuwe inplant. Hierbij worden het mycelium en de mycorrhiza's beschadigd. Bij kap wordt eerst de vruchtlichaamvorming van mycorrhizasoorten gestopt en sterven daarna de mycelia en de mycorrhiza's af. Een beperkt aantal soorten kan een tijdspanne van 12-18 maanden overleven. Soorten die slecht tegen verstoring kunnen krijgen in natuurlijke bossen een grotere kans. Wel verdwijnen er soorten bij de successie die karakteristiek zijn voor een minerale bodem zonder strooisel.

Een mogelijk effect van een lange ongestoorde ontwikkeling is de in het noordwesten van de Verenigde Staten aangetroffen grote rijkdom en hoge biomassa productie van ondergronds fructificerende paddestoelen (truffels en schijntruffels). VOGT et al. (1981) meldden uit 180 jaar oude *Abies amabilis*-bossen hoeveelheden van 380 kg per ha en per jaar, terwijl in een 23 jarige opstand van diezelfde soort slechts 1 kg per ha en per jaar is gevonden. Deze rijkdom, die ook gevonden is in douglas- en *Pinus ponderosa*-bossen (Fogel, 1976; HUNT & TRAPPE, 1987; STATES, 1985), is in Europa onbekend.

Vermolmd hout is een belangrijk kiemsubstraat voor bomen als bijvoorbeeld de Westerse Hemlockspaar; de mycorrhiza's bij deze soort worden daarbij in het hout gevormd (KROPP, 1982).

Ook uit douglas-lariksbossen in de VS is bekend dat een aanzienlijk deel van de mycorrhiza's in vermolmd hout zit. Tijdens droge perioden van het jaar zijn zelfs meer actieve mycorrhiza's in het hout aanwezig dan in de humus op de bodem (HARVEY et al., 1976, 1978). Hieruit kan geconcludeerd worden dat vermolmd hout een belangrijk substraat voor mycorrhiza's kan zijn.

Wat zijn nu de verwachtingen voor de mycorrhizasoorten als we de Nederlandse bossen spontaan verder laten ontwikkelen?

Een belangrijke factor is de bodem. Het merendeel van het Nederlandse bos ligt op droge voedselarme minerale bodems en daarnaast zijn die bosbodems jong. De meest voedselarme bos-typen als het Korstmossen-dennenbos en het Gaffeltand-eikenbos behoorden tot de rijkste groeiplaatsen van mycorrhizasoorten. Bij het

ouder worden van het bos vindt er een ontwikkeling van het humusprofiel plaats. Op deze droge voedselarme minerale gronden is de afbraak van het strooisel beduidend minder dan de aanvoer van nieuw strooisel. Hierdoor ontstaat in de loop van de tijd op de minerale grond een dikke ectorganische laag.

De huidige zure en stikstofrijke depositie in Nederland heeft een verhoogde strooiselophoping tot gevolg waardoor de ontwikkeling van het humusprofiel en dus ook de successie van het bos versneld wordt. De veranderingen in het humusprofiel resulteren in vooral dikke L- en F-lagen. Door de stikstofdepositie is deze strooisellaag ook nog stikstofrijk. Een dikke strooisellaag en een zure met stikstof verzadigde bodem zijn ongunstig voor de groei van mycorrhiza's en de vorming van vruchtlichamen van ectomycorrhizavormende schimmels. En dit heeft weer gevolgen voor de ontwikkeling van de boom (Kuyper, hoofdstuk 2).

Van deze gevolgen zijn we momenteel getuige in onze bossen: een verminderde vitaliteit van onze bomen en een sterke achteruitgang van onze mycorrhizasoorten vooral op de armere bodems. Wandelend door het bos zien we de meeste soorten dan ook langs het pad en langs de walletjes en de greppelkanten. Dit zijn alle drie plaatsen waar weinig tot geen strooiselophoping plaatsvindt. Ook de verscheidenheid aan soorten die je tegenkomt wordt steeds kleiner. Uiteindelijk blijven alleen die soorten over die bestand zijn tegen een dik strooiselpakket en hogere stikstofconcentraties. De in verhouding tot elders gevonden snelle afname van het aantal mycorrhizasoorten en vruchtlichamen in het in Nederland uitgevoerde onderzoek in de oudere opstanden van Grove den (TERMORSHUIZEN, 1990) en Douglas-spar (JANSEN, 1991) zal ook samenhangen met de versnelde successie die momenteel in de Nederlandse bossen plaatsvindt. In het onderzoek in de Drentse bermen waar het aantal mycorrhizasoorten met het ouder worden van de eiken niet terugloopt (KEIZER, 1993) vindt geen humusophoping plaats doordat in deze open structuur het blad wegwaait.

Bij het niet meer ingrijpen in onze bossen zullen de naaldbossen voor het grootste deel uit Nederland verdwijnen en vervangen worden door loofbos. Daarmee verdwijnen ook de paddestoel-

soorten die met naaldbomen verbonden zijn. Maar reeds voordat de naaldbomen door loofbomen vervangen zijn, blijken in de oudere naaldboomopstanden met een dikke strooisellaag steeds meer mycorrhizasorten voor te komen die vroeger alleen bij loofbomen gesignaleerd werden zoals Rimpelende melkzwam (*Lactarius theiogalus*), Bruine knolvezelkop (*Inocybe napipes*), Berijpte russula (*Russula parazurea*) en Grofplaat-russula (*R. nigricans*) (VEERKAMP, 1992).

Uit het voorgaande mogen we concluderen dat de successie in droge voedselarme bossen onder de huidige omstandigheden in Nederland desastreus is voor de mycorrhizaflora, tenzij er beheer plaatsvindt gericht op het verminderen of verwijderen van de strooisellaag (Baar, hoofdstuk 5).

Voor de voedselrijkere bossen kan deze conclusie niet zonder meer worden getrokken. Allereerst hebben deze bodems een sterker bufferend vermogen tegen verzurende invloeden. Daarnaast vindt minder strooiselophoping plaats doordat in voedselrijkere omstandigheden het strooisel sneller wordt afgebroken. Desondanks vinden ook hier veranderingen van de mycorrhizaflora plaats, al zijn die voorlopig minder opvallend dan in de voedselarmere bossen.

4.6. Invloed van successie op bodemsaprofieten

Ook bij de humus- en strooiselsaprofieten is tijdens de ontwikkeling van een bos een successie van soorten waar te nemen. Deze is echter minder uitgesproken dan bij de mycorrhizasorten en hangt slechts indirect van de leeftijd van de bomen af.

RICEK (1981) beschrijft zo'n successie van saprofieten in fijnspar-opstanden van verschillende leeftijd. Zodra er op de bodem een laag naaldenstrooisel ligt verschijnen er soorten als Sparrestinktaailing (*Micromphale perforans*), Paardehaartaailing (*Marasmius androsaceus*) en Sneeuw witte mycena (*Hemimycena delicatella*). Als de strooisellaag dikker wordt verschijnen talrijke mycena's en trechterzwammen. In de latere stadia, na circa 20 jaar, verschijnen de meer vlezigere soorten als champignons (*Agaricus abruptibulbus*, *A. haemorrhoidarius*), Grote parasolzwam (*Macrolepiota pro-*



Macrolepiota procera, Grote parasolzwam

cera), Knolparasolzwam (*M. rhacodes*), Nevelzwam (*litocybe nebularis*) en Paarse schijnridder (*L. nuda*).

Het mycelium van Paardehaartaailing en Sparrestinktaailing zit bovenin het humusprofiel in het relatief verse strooisel (L-laag); het mycelium van de trechterzwammen zit bovenin de half verteerde fragmentatielaag (F-laag) en dat van de schijnridders, champignons en parasolzwammen is in het onderste deel van die F-laag aanwezig, dus daar waar de afbraak het verst is voortgeschreden. Hoewel de soorten dus naast elkaar in het terrein voorkomen, zijn ze betrokken bij een ander deel van de afbraak.

Het aantal bodemsaprofieten in de fijnsparbossen van RICEK (1981) nam toe van 4 soorten in de op-

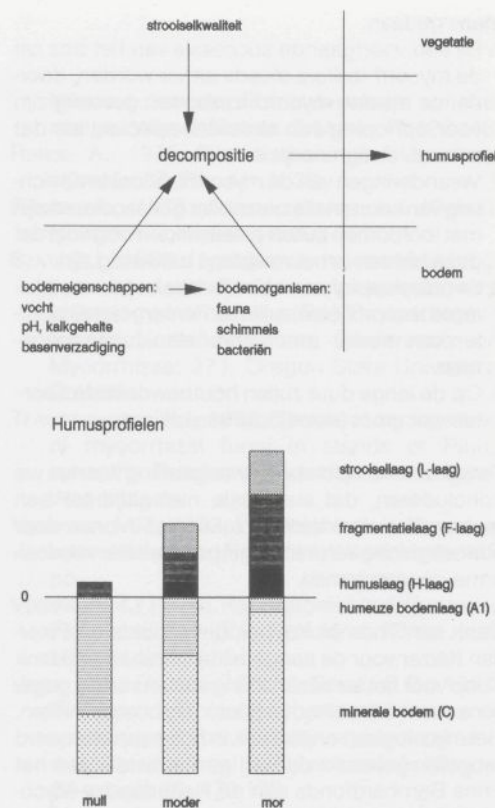
Ontwikkeling van het humusprofiel

Gedurende de bossuccessie wordt er ten gevolge van een accumulatie van organische stof, een humusprofiel gevormd. Deze ontwikkeling van het humusprofiel verschilt per bossysteem. Het type strooisel, vocht-klimaat, bodemeigenschappen en bodemorganismen bepalen de aard van het humusprofiel.

Morprofielen ontwikkelen zich in voedselarme omstandigheden; zij worden gekenmerkt door een ophoping van dood organisch materiaal met een lage omzetting en een beperkte activiteit van de bodemfauna. In de ectorganische laag kunnen verschillende lagen onderscheiden worden. De strooisel- of litterlaag, bestaande uit het intacte strooisel, de fermentatielaag, waarin het strooisel gedeeltelijk is omgezet en eventueel een humuslaag waarin het strooisel volledig is omgezet. Deze profielen zijn zuur en arm aan kationen. Schimmelactiviteit speelt hier bij de afbraak een grote rol. Morprofielen vinden we onder naaldbossen op voedselarme bodems en onder heidevegetaties.

Een **mullprofiel** heeft tegengestelde kenmerken. Ze ontwikkelen zich vaak in vochtige, voedselrijke omstandigheden. Bodemdieren, vooral regenwormen zijn hier zeer actief en mengen het strooisel in de vorm van faeces door de minerale grond. Een groot deel van het jaar ligt op deze bodem geen strooisel. Mullbodems zijn gekenmerkt door een grotere basenverzadiging.

Tussen mull- en morprofielen ligt een reeks overgangen die **moders** genoemd worden. Ook hier worden een strooisellaag, fragmentatielaag en een humuslaag onderscheiden. Naast schimmels spelen ook dieren een grote rol bij de afbraak.



standen van 5-10 jaar naar 26 soorten in de bossen van 10-15 jaar en bleef toenemen tot circa 40 soorten tot het moment waarop de jaarlijkse strooiselhoeveelheid gestabiliseerd was en de opstanden een leeftijd van 20-25 jaar hadden bereikt. Daarna blijven de aantallen tot 40 jaar ongeveer constant. Ook ARNOLDS et al. (1994) rapporteerden uit de beukenbossen in Drenthe een toename van het aantal bodemsaprofieten met de leeftijd van het bos.

In Nederland is er een verschuiving in de saprofietenflora te zien in de richting van meer nitrofiële soorten als trechterzwammen. Soorten karakteristiek voor voedselarme morbodems verdwijnen daarentegen. Dit is het resultaat van zowel successie als stikstofdepositie. Deze soortverschuiving heeft gevolgen voor de omzetting van het strooisel en dus voor het ectorganisch profiel en voor het

bos dat er boven staat.

Nagenoeg niets is er bekend over saprofieten die karakteristiek zijn voor een lange ongestoorde bosontwikkeling. Verwacht kan worden, dat een groot aandeel van dood hout bij de humusprofiel-vorming en een nagenoeg niet gestoorde humusontwikkeling invloed op de soortsaamenstelling heeft.

4.7. Toekomstperspectief

Op basis van de voorgaande conclusies worden de volgende voorspellingen over de toekomst (komende 25 jaar) van de paddestoelenflora in het Nederlandse bos bij niet meer ingrijpen van de

mens gedaan.

1. Bij een voortgaande successie van het bos zal de mycorrhizaflora steeds armer worden, doordat de meeste mycorrhizasoorten gevoelig zijn voor ophoping van strooisel, speciaal als dat stikstof- en ligninerijk is.
2. Veranderingen van de mycorrhizaflora in de richting van soorten die normaliter geassocieerd zijn met loofbomen zullen plaatsvinden nog voordat deze bomen in het naaldbos aanwezig zijn.
3. Strooiselsaprophyten karakteristiek voor voedselarme morfotypen zullen afnemen, terwijl soorten van moder- en mulprofielen zullen toenemen.
4. Op de lange duur zullen houtbewonende soorten van groot (dood)hout verschijnen.

Terugkomend op de beginvraagstelling kunnen we concluderen, dat successie niet altijd tot een grotere diversiteit leidt en zeker niet in onze door atmosferische verontreinigingen belaste voedselarme oecosystemen.

Dank aan Thomas Kuyper, Eef Arnolds en Peter-Jan Keizer voor de aangereikte literatuur en Henk Koop voor het ter beschikking stellen van de gegevens over hoeveelheden hout in de bosreservaten. Het mycologisch onderzoek in bosreservaten werd mogelijk gemaakt dankzij een subsidie van het Prins Bernhardfonds aan de Nederlandse Mycologische Vereniging.

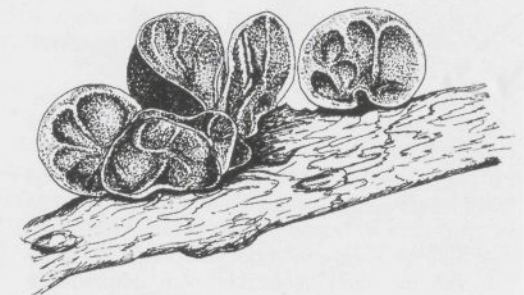
4.8. Literatuur

- ARNOLDS, E., OPDAM, A., VAN STEENIS, W. & DE VRIES, B.W.L., 1994. Mycocoenology of stands of *Fagus sylvatica* L. in the northeastern Netherlands. *Phytocoenologia* 24: 507-530.
- BAREN, B. VAN & HILGEN, P., 1984. Structuur en dynamiek in La Tillaie, een ongestoord beukenbos in het bosgebied van Fontainebleau. Rapport RIN. Leersum, 117 pp.
- BARKMAN, J.J., JANSEN, A.E. & DE VRIES, B.W.L., 1983. De betekenis van dood hout voor de schimmel flora. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 55: 57-64.
- BREMER, P., TJALLINGII, F., VEERKAMP, M., & VAN ZANEN, G., 1992. Paddestoelen in Flevoland. *Natura* 89: 186-189.
- COOKE, R.C. & RAYNER, A.D.M., 1984. Ecology of saprotrophic fungi. Longman. Londen, 415 pp.
- DIGHTON, J. & MASON, P.A., 1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. In: D. Moore, L.A. Casselton, D.A. Woods & J.C. Frankland (Eds.), *Developmental biology of higher fungi*, p. 117-139. Cambridge University Press, Cambridge.
- FALINSKI, J.B., 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Geobotany* 8. Junk.
- FOGEL, R., 1976. Ecological studies of hypogeous fungi II. Sporocarp phenology in a western Oregon douglas-fir stand. *Can. J. Bot.* 54: 1152-1162.
- HARVEY, A.E., JURGENSEN, M.F. & LARSEN, M.J., 1976. Distribution of ectomycorrhizae in mature Douglas-fir/larch forest soil in western Montana. *For. Sci.* 22: 393-398.
- HARVEY, A.E., JURGENSEN, M.F. & LARSEN, M.J., 1978. Seasonal distribution of ectomycorrhizae in a mature Douglas-fir/larch forest in western Montana. *For. Sci.* 24: 203-208.
- HINTIKKA, V., 1988. On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different ages in South Finland. *Acta Bot. Fennica* 136: 89-94.
- HUNT, G.A. & TRAPPE, J.M. 1987. Seasonal hypogeous sporocarp production in a western Oregon Douglas-fire stand. *Can. J. Bot.* 65: 438-435.
- HILAND, K. & BENDIKSEN, K., 1992. Problems concerning lignicolous fungi in boreal forests in

Norway. in: E. Arnolds & H. Kreisel (eds), *Conservation of fungi in Europe*, p. 51-56. Greifswald.

- JAHN, H., 1979. Pilze, die an Holz wachsen. Busse, Herford, 268 pp.
- JANSEN, A.E., 1991. The mycorrhizal status of Douglas Fir in the Netherlands: its relation with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agric. Ecosyst. Environ.* 35: 191-208.
- KÄÄRIK, A., 1983. Decomposition of wood. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 55: 43-50.
- KARSTRÖM, M., 1992. Steget före - en presentation. *Svensk Bot. Tidskr.* 86: 103-11
- KEIZER, P.J., 1993. The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.
- KOOP, H., 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. *PUDOC*. Wageningen, 112 pp.
- KOOP, H., 1983. De rol van dood hout in het proces van de bodemvorming. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 55: 51-56.
- KOST, G., 1991. Zur Ökologie und Bioindikatorfunktion von Pilzarten in einigen Bannwäldern Baden-Württembergs, nebst Vorschlägen zum Artenschutz von Pilzen. *Schriftenr. Vegetationsk.* 21: 161-18
- KOST, G. & HAAS, H., 1989. Die Pilzflora von Bannwäldern Baden-Württembergs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vergesellschaftung Höherer Pilze in einigen süddeutschen Waldgesellschaften. *Mitt. FVA Baden-Württemberg* 4: 9-182.
- KROPP, B.R., 1982. Fungi from decayed wood as ectomycorrhizal symbionts of western hemlock. *Can. J. For. Res.* 12: 36-39.
- RAYNER, A.D.M. & BODDY, L., 1988. Fungal decomposition of wood; its biology and ecology. Wiley & Sons. New York, 587 pp.
- RENVALL, P. & NIEMELÄ, T., 1992. Fungi on fungi: wood-rotting basidiomycetes and their threatened successors. Poster presented at 11th Congress of European Mycologists, Kew.
- RICEK, E.W., 1981. Die Pilzgesellschaften

- heranwachsender Fichtenbestände auf ehemaligen Wiesenflächen. *Z. Mykol.* 47: 123-148.
- RUNGE, A., 1975. Pilzsukzession auf Laubholzstümpfen. *Z. Pilz.* 41: 31-38.
- RUNGE, A., 1978. Pilzsukzession auf Kiefernstümpfen. *Z. Mykol.* 44: 295-301.
- STATES, J., 1985. Hypogeous, mycorrhizal fungi associated with Ponderosa pine: sporocarp phenology. In: R. Molina (Ed.), *Proceedings of the 6 North American Conference on Mycorrhizae*: 271. Oregon State University: Corvallis.
- TERMORSHUIZEN, A.J., 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.
- VEERKAMP, M.T., 1992. Paddestoelen in bosreservaten. *Hinkeloord Reports* 4, Wageningen, 123 pp.
- VEERKAMP, M.T., 1993. Paddestoelen in de provincie Flevoland. Provincie Flevoland, 78 pp. plus bijlagen.
- VOGT, K.A., EDMONDS, R.L. & GRIER, C.C., 1981. Biomass and nutrient concentrations of sporocarps produced by mycorrhizal and decomposer fungi in *Abies amabilis* stands. *Oecologia* 50: 170-175.



Hirneola auricula-judae, Judasoor

mens gedaan.

1. Bij een voortgaande successie van het bos zal de mycorrhizaflora steeds armer worden, doordat de meeste mycorrhizasoorten gevoelig zijn voor ophoping van strooisel, speciaal als dat stikstof- en ligninerijk is.
2. Veranderingen van de mycorrhizaflora in de richting van soorten die normaliter geassocieerd zijn met loofbomen zullen plaatsvinden nog voordat deze bomen in het naaldbos aanwezig zijn.
3. Strooiselsaprophyten karakteristiek voor voedselarme morfoprofielen zullen afnemen, terwijl soorten van moder- en mulprofielen zullen toeneemen.
4. Op de lange duur zullen houtbewonende soorten van groot (dood)hout verschijnen.

Terugkomend op de beginvraagstelling kunnen we concluderen, dat successie niet altijd tot een grotere diversiteit leidt en zeker niet in onze door atmosferische verontreinigingen belaste voedselarme oecosystemen.

Dank aan Thomas Kuyper, Eef Arnolds en Peter-Jan Keizer voor de aangereikte literatuur en Henk Koop voor het ter beschikking stellen van de gegevens over hoeveelheden hout in de bosreservaten. Het mycologisch onderzoek in bosreservaten werd mogelijk gemaakt dankzij een subsidie van het Prins Bernhardfonds aan de Nederlandse Mycologische Vereniging.

4.8. Literatuur

- ARNOLDS, E., OPDAM, A., VAN STEENIS, W. & DE VRIES, B.W.L., 1994. Mycocoenology of stands of *Fagus sylvatica* L. in the northeastern Netherlands. *Phytocoenologia* 24: 507-530.
- BAREN, B. VAN & HILGEN, P., 1984. Structuur en dynamiek in La Tillaie, een ongestoord beukenbos in het bosgebied van Fontainebleau. Rapport RIN. Leersum, 117 pp.
- BARKMAN, J.J., JANSEN, A.E. & DE VRIES, B.W.L., 1983. De betekenis van dood hout voor de schimmel flora. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 55: 57-64.
- BREMER, P., TJALLINGII, F., VEERKAMP, M., & VAN ZANEN, G., 1992. Paddestoelen in Flevoland. *Natura* 89: 186-189.
- COOKE, R.C. & RAYNER, A.D.M., 1984. Ecology of saprotrophic fungi. Longman. Londen, 415 pp.
- DIGHTON, J. & MASON, P.A., 1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. In: D. Moore, L.A. Casselton, D.A. Woods & J.C. Frankland (Eds.), *Developmental biology of higher fungi*, p. 117-139. Cambridge University Press, Cambridge.
- FALINSKI, J.B., 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Geobotany* 8. Junk.
- FOGEL, R., 1976. Ecological studies of hypogeous fungi II. Sporocarp phenology in a western Oregon douglas-fir stand. *Can. J. Bot.* 54: 1152-1162.
- HARVEY, A.E., JURGENSEN, M.F. & LARSEN, M.J., 1976. Distribution of ectomycorrhizae in mature Douglas-fir/larch forest soil in western Montana. *For. Sci.* 22: 393-398.
- HARVEY, A.E., JURGENSEN, M.F. & LARSEN, M.J., 1978. Seasonal distribution of ectomycorrhizae in a mature Douglas-fir/larch forest in western Montana. *For. Sci.* 24: 203-208.
- HINTIKKA, V., 1988. On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different ages in South Finland. *Acta Bot. Fennica* 136: 89-94.
- HUNT, G.A. & TRAPPE, J.M., 1987. Seasonal hypogeous sporocarp production in a western Oregon Douglas-fire stand. *Can. J. Bot.* 65: 438-435.
- HILAND, K. & BENDIKSEN, K., 1992. Problems concerning lignicolous fungi in boreal forests in Norway. in: E. Arnolds & H. Kreisel (eds), *Conservation of fungi in Europe*, p. 51-56. Greifswald.
- JAHN, H., 1979. Pilze, die an Holz wachsen. Busse, Herford, 268 pp.
- JANSEN, A.E., 1991. The mycorrhizal status of Douglas Fir in the Netherlands: its relation with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agric. Ecosyst. Environ.* 35: 191-208.
- KÄÄRIK, A., 1983. Decomposition of wood. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 55: 43-50.
- KARSTRÖM, M., 1992. Steget före - en presentation. *Svensk Bot. Tidskr.* 86: 103-11.
- KEIZER, P.J., 1993. The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.
- KOOP, H., 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. PUDOC. Wageningen, 112 pp.
- KOOP, H., 1983. De rol van dood hout in het proces van de bodenvorming. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 55: 51-56.
- KOST, G., 1991. Zur Ökologie und Bioindikatorfunktion von Pilzarten in einigen Bannwäldern Baden-Württembergs, nebst Vorschlägen zum Artenschutz von Pilzen. *Schriftenr. Vegetationsk.* 21: 161-18.
- KOST, G. & HAAS, H., 1989. Die Pilzflora von Bannwäldern Baden-Württembergs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vergesellschaftung Höherer Pilze in einigen süddeutschen Waldgesellschaften. Mitt. FVA Baden-Württemberg 4: 9-182.
- KROPP, B.R., 1982. Fungi from decayed wood as ectomycorrhizal symbionts of western hemlock. *Can. J. For. Res.* 12: 36-39.
- RAYNER, A.D.M. & BODDY, L., 1988. Fungal decomposition of wood; its biology and ecology. Wiley & Sons. New York, 587 pp.
- RENVALL, P. & NIEMELÄ, T., 1992. Fungi on fungi: wood-rotting basidiomycetes and their threatened successors. Poster presented at 11th Congress of European Mycologists, Kew.
- RICEK, E.W., 1981. Die Pilzgesellschaften heranwachsender Fichtenbestände auf ehemaligen Wiesenflächen. *Z. Mykol.* 47: 123-148.
- RUNGE, A., 1975. Pilzsukzession auf Laubholzstümpfen. *Z. Pilz.* 41: 31-38.
- RUNGE, A., 1978. Pilzsukzession auf Kiefernstümpfen. *Z. Mykol.* 44: 295-301.
- STATES, J., 1985. Hypogeous, mycorrhizal fungi associated with Ponderosa pine: sporocarp phenology. In: R. Molina (Ed.), *Proceedings of the 6 North American Conference on Mycorrhizae*: 271. Oregon State University: Corvallis.
- TERMORSHUIZEN, A.J., 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.
- VEERKAMP, M.T., 1992. Paddestoelen in bosreservaten. Hinkeloord Reports 4, Wageningen, 123 pp.
- VEERKAMP, M.T., 1993. Paddestoelen in de provincie Flevoland. Provincie Flevoland, 78 pp. plus bijlagen.
- VOGT, K.A., EDMONDS, R.L. & GRIER, C.C., 1981. Biomass and nutrient concentrations of sporocarps produced by mycorrhizal and decomposer fungi in *Abies amabilis* stands. *Oecologia* 50: 170-175.



Hirneola auricula-judae, Judasoor

5. Effect van verwijdering van de strooisel- en humuslaag op ectomycorrhizaschimmels⁵

JACQUELINE BAAR

5.1. Inleiding

In de laatste decennia vertoonden veel soorten ectomycorrhizaschimmels een dramatische achteruitgang (ARNOLDS, 1991). Deze achteruitgang is het sterkst in oudere bossen en verschilt duidelijk van de lichte achteruitgang gedurende bossuccesie (Veerkamp, hoofdstuk 4). In oudere Grove-dennenbossen (60-80 jaar) en Douglas-sparrenbossen (ouder dan 40 jaar) zijn de aantallen soorten en vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels sterk verminderd ten opzichte van vroeger en van bossen elders die minder verontreinigd zijn door luchtverontreiniging (TERMORSHUIZEN & SCHAFFERS, 1987; JANSEN, 1991).

Ten gevolge van de hoge stikstofdepositie afkomstig van luchtverontreiniging neemt de groei van de bomen en daarmee de strooiselproductie toe. Een deel van deze stikstof accumuleert in de strooisellaag en de strooiselafbraak wordt geremd ten gevolge van verzuring en vermesting (KLAP & SCHMIDT, 1992). De VRIES et al. (1985) vonden een significant negatieve correlatie tussen het aantal soorten ectomycorrhizaschimmels en de dikte van de strooisel- en humuslaag in oude dennenbossen. Een negatief effect van een dikke humuslaag werd ook vastgesteld door MARKKOLA & OHTONEN (1988). Deze waarnemingen suggereren een negatief effect van strooisel en humus.

Negatieve effecten van strooisel op ectomycorrhizaschimmels zijn eerder vastgesteld door MELIN (1946), OLSEN et al. (1971) en ROSE et al. (1983). Het verwijderen van opgehoopt strooisel en humus heeft mogelijk een positief effect op de ectomycorrhizaflora in bossen. In dit artikel wordt een overzicht gegeven van strooiselroof (het verwijderen van strooisel alleen) en van uitgevoerde experimenten naar de effecten van strooisel- en

humusverwijdering op ectomycorrhizaschimmels. Een lopend grootschalig veldexperiment waarbij de strooisel- en humuslaag van delen van Grove-dennenbossen is verwijderd, wordt in detail besproken. De toepassing van deze beheersmaatregel om de gevolgen van stikstofdepositie, afkomstig van luchtverontreiniging, op ectomycorrhizaschimmels te bestrijden wordt bediscussieerd.

5.2. Verwijderen van strooisel en humus in verschillende biotopen

In het begin deze eeuw merkte Kallenbach op dat strooiselverwijdering een positief effect had op ectomycorrhizaschimmels, in het bijzonder op stekelzwammen in Sparrenbossen op arme zandgrond (geciteerd in GROSSE-BRAUCKMANN & GROSSE-BRAUCKMANN, 1978).

In 1987 deed TERMORSHUIZEN (1990) waarnemingen aan vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels in ongestoorde Grove-dennenbossen in Nederland om de afname van vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels te bestuderen. Tijdens dit onderzoek vond hij een positief effect op de ectomycorrhizaflora toen onbekenden ongeveer 30m² strooisel en humus inclusief de vegetatie hadden verwijderd. Op deze 30m² werden 94 keer zoveel vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels geteld als op een vergelijkbaar stukje. Dit proefveld was het meest arm aan vruchtlichamen en was gelegen in het bosgebied met de grootste ammoniakverontreiniging in Nederland.

TYLER (1991) heeft een kleinschalige veldstudie uitgevoerd in een beukenbos in Zweden. Hij vond dat verwijdering van beukestrooisel de vruchtlichaam-

vorming van soorten *Russula*'s bevorderde, maar het aantal vruchtlichamen van de Bitterzoete melkzwam (*Lactarius subdulcis*) negatief beïnvloed werd.

KEIZER (1993) heeft van 1987 tot 1991 het effect van plaggen op de ectomycorrhizaflora van wegbermen met eiken onderzocht. In zijn onderzoek werd het effect van de verwijdering van de strooisel- en humuslaag (inclusief de vegetatie) tot op, of bijna op, de minerale bodem bestudeerd. In eerste instantie had plaggen een negatief effect op de vorming van vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels en vervolgens trad er herstel op. De vruchtlichaamvorming van soorten vezelkoppen (*Inocybe* spp.), Grote molenaar (*Clitopilus prunulus*), Lilastelige gordijnzwam (*Cortinarius erythrinus*), Bleke geelvezelgordijnzwam (*C. saniosus*) en een Vissige russula (*Russula graveolens* f. *graveolens*) werd positief beïnvloed door plaggen. De Vries en Jansen (ongepubl.) hebben in 1985 de

strooisel- en humuslaag verwijderd in vijf oude (40-80 jaar) Grove-dennenbossen in Drenthe en op de Veluwe. In ieder bos werd van twee proefveldjes van 50m² de strooisel- en humuslaag verwijderd. Er waren in iedere opstand twee controles aanwezig. Vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels werden geteld van 1985-1989. Plaggen had een positief effect op zowel soortenrijkdom als op het aantal vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels drie jaar na uitvoeren van de behandeling. Ook in het vierde en vijfde jaar na de behandeling waren de effecten positief.

5.3. Verwijderen van strooisel en humus in grove-dennenbossen

5.3.1. Materiaal en Methode

In 1990 is door het Biologisch Station Wijster een



Fig. 1. Handmatig plaggen in de 19 jaar oude Grove-dennenopstand

⁵ Mededeling nr. 515 van het Biologisch Station Wijster

vierjarig onderzoek naar de indirecte effecten van luchtverontreiniging op ectomycorrhizapaddestoelen in Grove-dennenbossen van start gegaan. In mei en juni 1990 zijn zes proefvlakken (2700-3200 m²) in Drenthe geselecteerd in zowel twee jonge (6 en 13 jaar), als twee middeloude (19 en 30 jaar), als twee oude (53 en 69 jaar) Grove-dennenbossen. Deze bossen zijn aangeplant op plaatsen waar in het verleden al eerder bossen waren en worden aangeduid met secundaire bossen. In een deel van alle proefvlakken (4 proefveldjes van 225 m²) is het strooisel verwijderd en in een deel (eveneens 4 proefveldjes van 225 m²) heeft geen behandeling plaatsgevonden: de controles. In de jonge en middeloude opstanden is in een deel (eveneens in 4 proefveldjes van 225 m²) strooisel en humus opgebracht. De jonge en middeloude bossen zijn met de hand geplagd, omdat de bomen te dicht bij elkaar stonden voor machinaal plaggen (fig. 1). De oude bossen zijn machinaal geplagd, aangezien het mogelijk was met een graafmachine door deze opstanden te rijden.

Tabel 1

Aantal soorten ectomycorrhizaschimmels

	1990		1991		1992	
	C	P	C	P	C	P
jonge bossen	8	4	8	7	10	14
middeloude bossen	11	6	6	7	14	17
oude bossen	10	3	8	7	9	14

Aantal vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels/1000m²

	1990		1991		1992	
	C	P	C	P	C	P
jonge bossen	380	571	1549	2621	4330	5146
middeloude bossen	2068	111	301	1110	2309	5324
oude bossen	659	147	107	206	373	1127

C = controle P = geplagd

De proefvlakken zijn in een zo homogeen mogelijk terrein gesitueerd. Aan het begin van het experiment zijn enkele loofbomen verwijderd en gedurende de proef zijn iedere zomer alle zaailingen van Grove den verwijderd om alleen de effecten van plaggen op de ectomycorrhizaflora van Grove dennen van één leeftijd te bestuderen. Op het Hulshorsterzand zijn twee proefvlakken (beide 900 m²) in twee Grove-dennenbossen (± 15-20 jaar oud) uitgezet, die dienen als referentie. Er vindt nauwelijks strooiselophoping plaats. Deze bossen zijn primaire bossen, dat wil zeggen dat deze bossen spontaan zijn opgekomen op nog niet eerder met bos begroeide locaties. Het jaarlijks tellen van vruchtlichamen maakt deel uit van het onderzoek. Dit vindt plaats in het najaar; eenmaal in de drie weken worden de proefvlakken bezocht. Van de getelde vruchtlichamen wordt de hoed verwijderd om te voorkomen dat bij een volgend bezoek vruchtlichamen nog eens worden geteld.

5.3.2. Resultaten

In de herfst van 1990, een half jaar na plaggen, was het soortenaantal ectomycorrhizaschimmels door de beheersmaatregel gereduceerd ten opzichte van de controleveldjes (tabel 1). In 1991, anderhalf jaar na plaggen, was het soortenaantal vrijwel even groot als in de controleveldjes. En in 1992, tweeën-half jaar na plaggen, was het aantal soorten toegenomen ten opzichte van de controleveldjes. Plaggen had in 1990 een negatief effect op het aantal vruchtlichamen in de middeloude en oude opstanden, maar in 1991 en 1992 beïnvloedde plaggen de vruchtlichaamvorming in alle opstanden positief (tabel 1).

In alle opstanden had plaggen een soortverschuiving tot gevolg ten opzichte van de controleveldjes (tabel 2). In de jonge opstanden had plaggen een positief effect op de abundantie van Zandpadvezelkop (*Inocybe lacera*), Tweekleurige fopzwam (*Laccaria bicolor*) en Levermelkzwam (*Lactarius hepaticus*). In de middeloude opstanden werden Zandpadvezelkop, Koeieboleet (*Suillus bovinus*), Tolzwam (*Coltricia perennis*) en Tweekleurige fopzwam positief beïnvloed door plaggen. In de oude bossen had plaggen hoofdzakelijk een positief effect op de abundantie van Tweekleurige fopzwam. Opmerkelijk is de vruchtlichaamvorming

Tabel 2

De relatieve abundantie (%) van soorten ectomycorrhizaschimmels in controle (C) en geplagde plots (P) in twee jonge (6 en 13 jaar) Grove-dennenbossen in Drenthe in 1990, 1991 en 1992. n = totaal aantal vruchtlichamen

	P	C	n
<i>Inocybe lacera</i>	100	0	183
<i>Inocybe brevispora</i>	100	0	2
<i>Dermocybe croceocona</i>	100	0	1
<i>Laccaria bicolor</i>	97	3	504
<i>Lactarius hepaticus</i>	90	10	745
<i>Lactarius rufus</i>	80	20	378
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	33	67	6
<i>Suillus bovinus</i>	38	62	55
<i>Rhizopogon luteolus</i>	40	60	5
<i>Thelephora terrestris</i>	47	53	4631
<i>Xerocomus badius</i>	50	50	2
<i>Laccaria proxima</i>	51	49	5120
<i>Suillus variegatus</i>	56	44	9
<i>Paxillus involutus</i>	63	37	30
<i>Scleroderma citrinum</i>	75	25	4
<i>Gomphidius roseus</i>	0	100	1
<i>Lactarius theiogalus</i>	0	100	1

De relatieve abundantie (%) van soorten ectomycorrhizaschimmels in controle (C) en geplagde plots (P) in twee middeloude (19 en 30 jaar) Grove-dennenbossen in Drenthe in 1990, 1991 en 1992. n = totaal aantal vruchtlichamen

	P	C	n
<i>Inocybe lacera</i>	100	0	610
<i>Suillus bovinus</i>	100	0	188
<i>Rhizopogon luteolus</i>	100	0	24
<i>Inocybe brevispora</i>	100	0	12
<i>Gomphidius roseus</i>	100	0	8
<i>Amanita gemmata</i>	100	0	2
<i>Laccaria bicolor</i>	96	4	3240
<i>Coltricia perennis</i>	87	13	30
<i>Amanita rubescens</i>	75	25	55
<i>Russula ochroleuca</i>	72	28	25
<i>Paxillus involutus</i>	67	33	12
<i>Lactarius rufus</i>	49	51	277
<i>Laccaria proxima</i>	59	41	305
<i>Thelephora terrestris</i>	30	70	47
<i>Lactarius hepaticus</i>	21	79	4025
<i>Xerocomus badius</i>	10	90	31
<i>Dermocybe croceocona</i>	0	100	1
<i>Inocybe ovatocystis</i>	0	100	1
<i>Cortinarius fusisporus</i>	0	100	5
<i>Russula emetica</i>	0	100	21

De relatieve abundantie (%) van soorten ectomycorrhizaschimmels in controle (C) en geplagde plots (P) in twee oude (53 en 69 jaar) Grove-dennenbossen in Drenthe in 1990, 1991 en 1992. n = totaal aantal vruchtlichamen

	P	C	n
<i>Thelephora terrestris</i>	100	0	61
<i>Amanita rubescens</i>	100	0	13
<i>Inocybe lacera</i>	100	0	3
<i>Amanita gemmata</i>	100	0	2
<i>Amanita muscaria</i>	100	0	2
<i>Russula adusta</i>	100	0	2
<i>Cortinarius fusisporus</i>	100	0	1
<i>Laccaria bicolor</i>	99	1	2239
<i>Laccaria proxima</i>	67	33	249
<i>Xerocomus badius</i>	48	52	82
<i>Russula ochroleuca</i>	44	56	9
<i>Paxillus involutus</i>	12	88	65
<i>Lactarius hepaticus</i>	7	93	1922
<i>Russula emetica</i>	4	96	26
<i>Inocybe ovatocystis</i>	0	100	6
<i>Lactarius rufus</i>	0	100	9
<i>Russula paludosa</i>	0	100	16

van Narcisamanië (*Amanita gemmata*) en Rookrussula (*Russula adusta*) in de geplagde proefveldjes.

Uit de waarnemingen gedaan in de controleveldjes wordt duidelijk dat 1990 een goed jaar was voor soorten uit middeloude bossen, 1991 voor soorten uit jonge bossen en 1992 voor soorten uit jonge en middeloude bossen.

De bosjes op het Hulshorsterzand zijn zeer soortenrijk. Zeldzame soorten als Denneslijmkop (*Hygrophorus hypothecus*), Geschubde stekelzwam (*Sarcodon imbricatus*), Witbruine ridderzwam (*Tricholoma albobrunneum*), Gele ridderzwam (*T. flavovirens*), Halsdoekridderzwam (*T. focale*) en Glanzende ridderzwam (*T. portentosum*) zijn aangetroffen. Het soortenaantal ectomycorrhizaschimmels is hoger dan in de ongeveer even oude Drentse bossen, twee jaar na plaggen (tabel 3).

5.3.3. Discussie

De aantallen vruchtlichamen fluctueren jaarlijks, waarbij vooral weersomstandigheden een belangrijke rol spelen. Het lijkt erop dat het ene jaar beter is voor sommige soorten en het andere jaar voor

Tabel 3

Aantal soorten mycorrhizafungi in de twee middeloude Drentse opstanden en in de twee bossen op het Hulshorsterzand aangetroffen in de herfst van 1990, 1991 en 1992.

Locatie	Behandeling	1990	1991	1990
Drentse opstanden	Controle	11	6	14
	Geplagd	6	7	17
Hulshorsterzand	Controle	23	20	25

andere soorten. De oude Grove-dennenopstanden zijn het armst aan vruchtlichamen. Verarming van ectomycorrhizaflora met het ouder worden van de bossen is een normaal verschijnsel in bossuccesie (DIGHTON & MASON, 1985). De afname van het aantal soorten en vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels in de Nederlandse Grove-dennenbossen lijkt veel groter dan in het buitenland ten gevolge van effecten van luchtverontreiniging (TERMORSHUIZEN & SCHAFFERS, 1987).

Het effect van plaggen is minder duidelijk in jonge opstanden dan in middeloude en oude, doordat de succesie minder wordt teruggezet. In de middeloude en oude bossen leidt verwijderen van de strooisel- en humuslaag tot terugzetten van de succesie naar een eerder stadium. In deze bossen zijn Tolzwam, Zandpadvezelkop, Tweekleurige fopzwam en Okerkleurige vezeltruffel (*Rhizopogon luteolus*), Rookrussula en Koeieboleet positief beïnvloed door plaggen. TERMORSHUIZEN (1990) heeft vastgesteld dat Zandpadvezelkop, Okerkleurige vezeltruffel en Koeieboleet karakteristiek zijn voor jonge Grove-dennenbossen in Nederland. Tolzwam en Rookrussula zijn niet karakteristiek voor jonge bossen, maar komen hoofdzakelijk voor in oudere bossen met een dunne humus- en strooisellaag. Veldwaarnemingen in relatie tot de oecologie van Tweekleurige fopzwam waren niet nauwkeurig, aangezien het moeilijk was deze soort van de andere soorten fopzwammen te onderscheiden (TERMORSHUIZEN, 1990). In dit experiment domineert Tweekleurige fopzwam met name de geplagde proefveldjes in de middeloude en oude opstanden. Deze soort gedraagt zich als een soort,

karakteristiek voor oudere bossen met een dunne strooisel- en humuslaag.

In de middeloude en oude bossen beïnvloedde plaggen Wolvezelkop (*Inocybe ovatocystis*), Levermelkzwam en Krulzoom (*Paxillus involutus*; alleen in oude bossen) negatief. Uit onderzoek door TERMORSHUIZEN (1990) bleek dat deze soorten kenmerkend zijn voor oude Grovedennenbossen in Nederland. Verwijderen van strooisel- en humuslaag is ongunstig voor deze soorten. Het lijkt erop dat deze soorten kunnen profiteren van de nutriënten in humus en ongevoelig zijn voor bepaalde humuscomponenten zoals fenolen. Fenolen worden beschouwd als stoffen die moeilijk afbreekbaar zijn en een negatief effect hebben op de groei van een aantal ectomycorrhizaschimmels, met name die soorten die in vroege stadia van successie worden aangetroffen (PERRY & CHOQUETTE, 1987).

Alhoewel plaggen een positief effect heeft op de ectomycorrhizaflora in secundaire Grove-dennenbossen komen toch niet zulke zeldzame soorten terug als aangetroffen in de primaire bossen op het Hulshorsterzand. Zeldzame ectomycorrhizasoorten zoals Denneslijmkop, Geschubde stekelzwam, Witbruine ridderzwam, Gele ridderzwam en Glanzende ridderzwam, die werden waargenomen in de bossen op het Hulshorsterzand zijn tot nog toe niet aangetroffen in de geplagde proefveldjes in de secundaire Drentse bossen. Deze soorten zijn circa 30 jaar geleden nog aangetroffen in naaldbossen in Drenthe (DE VRIES et al., 1985). Mogelijk wordt het wegblijven van eerder genoemde soorten veroorzaakt door het hogere gehalte aan nutriënten en organische stof van de bodems van de secundaire Drentse bossen, dat ook na plaggen hoger is dan het nutriëntgehalte van de bodems in de primaire bossen op het Hulshorsterzand. Dit hoge gehalte aan nutriënten en organische stof wordt veroorzaakt door de voorgeschiedenis van het bos; er heeft eerder bos gestaan of er is heide geweest.

Een andere mogelijke oorzaak is dat de zeldzame soorten volledig uit de Drentse bossen verdwenen zijn en dat er noch mycelia noch sporen in de bodem voorkomen. Onderzoek naar de aanwezigheid van mycelia van ectomycorrhizaschimmels in geplagde veldjes is gestart in 1991. Onderzocht is of Tweekleurige fopzwam geplagde proef-

veldjes door sporen van elders koloniseerde of dat nog aanwezige mycelia tot vruchtlichaamvorming kwamen ten gevolge van plaggen (BAAR et al., 1994a). Er zijn aanwijzingen dat beide verschijnselen plaatsgevonden hebben. Na plaggen zijn zowel vruchtlichamen gevormd door recent via sporen gevestigde mycelia als door mycelia van circa 10-30 jaar oud, die niet met plaggen verwijderd zijn. Verder onderzoek naar de kolonisatie van geplagde proefveldjes door Koeieboleet en Okerkleurige vezeltruffel is gepland voor 1993. Helaas is het niet mogelijk onderzoek te doen naar de aanwezigheid van mycelia van zeldzame soorten zolang deze soorten geen vruchtlichamen vormen, hoewel het mogelijk is dat mycelia nog in de bodem aanwezig zijn.

5.4. Plaggen als effectgerichte maatregel?

5.4.1. Gevolgen van plaggen

Plaggen in Grove-dennenbossen leidt tot afvoer van de geaccumuleerde organische stof, waarmee nutriënten en een behoorlijke hoeveelheid wortels van de Grove den verwijderd worden. Door plaggen wordt ook een deel van de grote hoeveelheid stikstof afkomstig van luchtverontreiniging en aanwezig in de strooisel- en humuslaag verwijderd. Met plaggen worden ook van fenolen die aanwezig zijn in dennestrooisel en in strooisel van Bochtige Smele, grote hoeveelheden verwijderd (BAAR et al., 1994b). Verwijderen van nutriënten en wortels zou een negatief effect op de groei van Grove dennen kunnen hebben. Verwijderen van stikstof en fenolen had echter een positief effect op de ectomycorrhizaschimmels. En alhoewel de bomen net na het plaggen negatief beïnvloed zijn herstelden ze zich vrij snel na het plaggen (eigen waarnemingen), hetgeen mede zou kunnen blijken uit de toename in vruchtlichaamvorming van ectomycorrhizaschimmels in de geplagde proefveldjes (tabel 1).

5.4.2. Methoden om mineralen en/of organische stof af te voeren

Vooral de armste bostypen, waar stikstofdepositie leidt tot verrijking, komen in aanmerking voor het

afvoeren van organische stof en mineralen in vegetatie, strooisel en/of humus (KLAP & SCHMIDT, 1992). Er zijn verschillende methoden mogelijk om afvoer te realiseren. Plaggen is er één van en komt in dit artikel nadrukkelijk aan de orde. In het hier besproken grootschalige veldexperiment is er handmatig en machinaal geplagd. Machinaal plaggen is snel, maar slechts mogelijk als de bomen zo ver uit elkaar staan (circa 5-10 m) dat graafmachines er tussen door kunnen rijden. In de overige bossen wordt handmatig geplagd. Bij handmatig plaggen wordt het organisch profiel gelijkmatiger verwijderd dan bij machinaal plaggen.

In deze veldproef is het plagsel afgenomen en gebruikt door een azaleakweker. Echter in sommige gevallen levert de afzet van plagsel problemen op vanwege het te hoge gehalte aan zware metalen, met name lood en cadmium. Overigens is de verontreiniging zelden zo ernstig dat het strooisel als chemisch afval aangemerkt moet worden (KLAP & SCHMIDT, 1992).

Harken leidt tot strooiselafvoer waarbij alleen het losse bovenste deel van het ectorganisch profiel wordt verwijderd. Strooiselafvoer is minder ingrijpend dan plaggen, zowel wat betreft de positieve als negatieve effecten. Een belangrijk deel van de strooisel- en humuslaag blijft bewaard (KLAP &



Schizophyllum commune,
Waaierijte

SCHMIDT, 1992). Het jaarlijks harken van pas gevallen bladeren bevorderde de vruchtlichaamvorming van ectomycorrhizaschimmels in mosrijke eikenbossen in de binnenduinrand bij Wassenaar (mond. med. P. IJpelaar). Harken is echter niet mogelijk in sterk vergraste bossen, doordat het strooisel tussen het gras ligt.

Erg los materiaal, bijv. eikebladeren, kan verwijderd worden door middel van blazen. Blazen leent zich er niet voor om sterk gehumificeerd materiaal weg te blazen.

Bij branden vervluchtigt het grootste deel van de organische stof- en stikstofvoorraad. Met de rook verdwijnen belangrijke hoeveelheden kationen en zware metalen. Een probleem is dat bij branden weggewaaid zware metalen met de droge depositie naar beneden komen. Branden is niet zonder risico, omdat het niet zonder meer mogelijk is het vuur in de hand te houden (KLAP & SCHMIDT, 1992).

5.4.3. Het effect van plaggen op andere organismen

Uit zowel het onderzoek door De Vries en Jansen (ongepubl.) als in het hier besproken veldexperiment bleek dat direct na het plaggen vrijwel alle saprotrophe schimmels verdwenen zijn. Na 5 jaar bleek uit het experiment, uitgevoerd door De Vries en Jansen, dat er enig herstel van de saprotrophe paddestoelflora is, maar dat het herstel niet volledig is. Het strooiselprofiel van de geplagde proefvelden is na vijf jaar nog afwijkend van het strooiselprofiel van de controlevelden. De saprotrophe mycoflora in bossen op zand bestaat overigens vrijwel geheel uit algemene en niet bedreigde soorten.

De ondergroei van veel Grove-dennenbossen wordt gedomineerd door Bochtige smeel. Met plaggen wordt weliswaar de gehele ondergroei van het bos verwijderd, maar na plaggen verschijnen soorten als Struikhei, Trekrus en Pilzegge (eigen waarnemingen).

VERSTRATEN et al. (1990) suggereren dat ten gevolge van plaggen een belangrijk deel van de (bodem)fauna met het plagsel of strooisel verwijderd wordt. Bovendien verdwijnt voor de overgebleven soorten en/of exemplaren het beschermende milieu, waardoor de leefomstandigheden sterk veranderen. Andere soorten zijn minder

afhankelijk van de bescherming van de strooisellaag. Voor deze soorten betekent plaggen slechts een verstoring en een (tijdelijke) aantalsvermindering. Na het plaggen kunnen deze soorten zich relatief gemakkelijk herstellen (KLAP & SCHMIDT, 1992).

Dat iedere soort specifiek reageert op plaggen blijkt uit onderzoek door De Goede (ongepubl.) naar de reactie van nematoden op plaggen. Plaggen in de 69-jarige Grove-dennenopstand resulteerde één jaar na de behandeling in een toename van het totaal aantal nematoden in de strooisellaag. In de geplagde proefvelden maakten schimmelende nematoden meer dan de helft van de totale populatie uit, hetgeen duidt op een verhoogd voedselaanbod. In de minerale laag van de geplagde velden werden lagere aantallen nematoden, die ten koste van planten leven gevonden dan in de controlevelden.

5.4.4. Conclusie

Plaggen in Grove-dennenbossen op arme zandgrond leidt tot enig herstel van de ectomycorrhizaflora. Echter de allereerste soorten komen nog niet (snel) terug. Plaggen in Grove-dennenbossen heeft een positief effect op de ondergroei. Het aantal soorten voor arme dennenbossen karakteristieke hogere planten neemt toe. Voor de bodemfauna lijkt plaggen minder gunstig, maar dit behoeft nader onderzoek. Daarom lijkt plaggen in Grove-dennenbossen op kleine schaal een zinvolle beheersmaatregel om de gevolgen van stikstofdepositie afkomstig van luchtverontreiniging op de ectomycorrhizaflora te bestrijden.

Verder onderzoek naar de effecten van verwijdering van strooisel en humus in Grove-dennenbossen op arme zandgrond zal in de toekomst gecombineerd worden met het kappen van bomen. De successie wordt dan enkele stadia teruggezet naar een boomheide dat wil zeggen een half-open landschap met verspreide bomen. In sommige eikenbossen op voormalig stuizand behorend tot het Gaffeltand-eikenbos zal onderzocht worden welke effecten verwijdering van de strooisel- en humuslaag heeft op ectomycorrhizaschimmels (KLAP & SCHMIDT, 1992).

5.5. Literatuur

- ARNOLDS, E., 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agric., Ecosyst. Environ.* 35: 209-244.
- BAAR, J., OZINGA, W.A. & KUYPER, Th.W., 1994a. Spatial distribution of *Laccaria bicolor* genets reflected by sporocarps after removal of litter and humus layers in a *Pinus sylvestris* forest. *Mycol. Res.* 98: 726-728.
- BAAR, J., OZINGA, W.A., SWEERS, I.L. & KUYPER, Th.W., 1994b. Stimulatory and inhibitory activity of needle litter and grass extracts in the growth of some ectomycorrhizal fungi. *Biol. soil* 26: 1073-1079 Biochem.
- DIGHTON, J. & MASON, P.A., 1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. In: D. Moore, L.A. Casselton, D.A. Woods & J.C. Frankland (Eds.), *Developmental biology of higher fungi*: 117-139. Cambridge University Press, Cambridge.
- GROSSE-BRAUCKMANN, H. & GROSSE-BRAUCKMANN, G., 1978. Zur Pilzflora der Umgebung von Darmstadt vor 50 Jahren und Heute (Ein Vergleich der floristischen Befunde Franz Kallenbachs aus der Zeit von 1918 bis 1942 mit dem gegenwärtigen Vorkommen der Arten). *Z. Mykol.* 44: 257-269.
- JANSEN, A.E., 1991. The mycorrhizal status of Douglas Fir in the Netherlands: its relation with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agric., Ecosyst. Environ.* 35: 191-208.
- KEIZER, P.J., 1993. The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. Proefschrift, Landbouwwuniversiteit Wageningen.
- KLAP, J.M. & SCHMIDT, P., 1992. Maatregelen om effecten van eutrofiëring en verzuring in bossen tegen te gaan. Hinkeloord report nr. 3 L.U. Wageningen.
- MARKKOLA, A.M. & OHTONEN, R., 1988. The effect of acid deposition on fungi in forest humus. In: A.E. Jansen, J. Dighton & A.H.M. Bresser (Eds.), *Ectomycorrhizae and acid rain*, p. 122-126. Commission of the European Communities, Brussels.
- MELIN, E., 1946. Der Einfluss von Waldstreueextrakten auf das Wachstum von Bodenpilzen, mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelpilze von Bäumen. *Symb. Bot. Upsal.* 8 (3): 1-116.
- OLSEN, R.A., ODHAM, G. & LINDBERG, G., 1971. Aromatic substances in leaves of *Populus tremula* as inhibitors of mycorrhizal fungi. *Physiol. Plant.* 25: 122-129.
- PERRY, A.P. & CHOQUETTE, C., 1987. Allelopathic effects on mycorrhizae. Influence on structure and dynamics of forest ecosystems. In: G.R. Waller (Ed.), *Allelochemicals: role in agriculture and forestry*, p. 185-195. American Chemical Society, Washington.
- ROSE, S.L., PERRY, D.A., PILZ, D. & SCHOENBERGER, M.M., 1983. Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. *J. Chem. Ecol.* 9:1153-1162.
- TERMORSHUIZEN, A.J., 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Proefschrift, Landbouwwuniversiteit Wageningen.
- TERMORSHUIZEN, A.J. & SCHAFFERS, A.P., 1987. Occurrence of carpophores of ectomycorrhizal fungi in selected stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands in relation to stand vitality and air pollution. *Plant Soil* 104: 209-217.
- TYLER, G., 1991. Effects of litter treatments on the sporophore production of beech forest macrofungi. *Mycol. Res.* 95: 1137-1139.
- VERSTRATEN, J.M., BOUTEN, W. & SEVINK, J., 1990. Strooiselverwijdering in (vergraste) bossen - een maatregel ter voorkoming van effecten van luchtverontreiniging? In: De vitaliteit van het Nederlandse bos: wat kan de beheerder? 'De Dorschkamp' Instituut voor bosbouw en groenbeheer. Wageningen. Rapport nr. 609. p 85-95.
- VRIES, B.W.L. DE, JANSEN, A.E. & BARKMAN, J.J., 1985. Verschuivingen van fungi in naaldbossen van Drenthe, 1958-1983. In: E. Arnolds (Ed.), *Veranderingen in de paddestoelenflora (mycoflora)*. Wet. Med. KNNV 167: 74-8

6. Paddestoelen en bosbemesting⁶

BERNHARD DE VRIES EN THOM KUYPER

6.1. Inleiding

Wij mensen zetten de natuur graag naar onze hand. En nu natuur in ons land een schaars artikel is geworden, willen we ook daar graag actief ingrijpen. Niet alleen lijkt natuur een schaars artikel, maar ook valt de kwaliteit ervan ons soms tegen. De natuur is ziek en we willen dan ingrijpen om haar beter te maken.

Wat is er ziek geworden in de natuur? Veel bomen zijn niet meer vitaal, hun bladeren en naalden hebben een onevenwichtige samenstelling van voedingsstoffen en vertonen ongezonde kleurtjes door een relatief gebrek aan met name magnesium en kalium, het wortelstelsel is onvoldoende ontwikkeld, en de mycorrhiza's aan de wortels zijn minder vitaal, de voedingsstoffen in de bodem zijn uit balans, de bodem verzuurt, de ectomycorrhizapaddestoelen nemen af en de parasieten nemen toe.

Al deze symptomen hangen samen met de vermesting en de verzuring van ons milieu, terwijl de bossen ook door verdroging geschaad worden. Kunnen we tegen de vermesting en verzuring van onze bossen iets doen? Daarbij gaat het hier niet om politieke maatregelen aan de bron van de vervuiling, maar om maatregelen die de effecten van verzuring en vermesting moeten tegengaan. Daarbij kunnen we globaal aan twee soorten maatregelen denken. Enerzijds het toevoegen van die plantevoedingsstoffen die absoluut of relatief (ten opzichte van stikstof) te weinig aanwezig zijn of van stoffen die de bodemverzuring tegengaan, anderzijds de maatregelen die bedoeld zijn om het teveel aan stikstof weg te nemen (Baar, hoofdstuk 5). Men heeft het verwijderen van de strooisel- en humuslaag wel vergeleken met het aderen van een zwaarlijvige patiënt, omdat niet alleen de overmaat aan stikstof wordt afgevoerd maar ook de andere voedingsstoffen, die al in te beperkte hoeveelheden voorkomen, eveneens uit het bosoecosysteem worden verwijderd. Met een vergelijkbare beeldspraak kan men bosbemesting (het toevoegen van de andere noodzakelijke voedingsstoffen) dan vergelijken met het toevoegen van vitaminen aan alcoholische dranken, om vitaminegebrek bij alcoholisten te voorkomen.

In deze bijdrage willen wij de vraag naar de effecten van bosbemesting en -bekalking op de paddestoelenflora bespreken. Kennis van deze effecten, evenals van effecten op bomen, ondergroei en bodemfauna, welke hier kort vermeld zullen worden, kan de beheerder een handreiking bieden bij het al dan niet toepassen van deze effectgerichte maatregel.

6.2. Geschiedenis

Bosbemesting wordt al meer dan een eeuw in de bosbouw toegepast. Bij deze bemestingsproeven ging het allereerst om het versnellen van de boomgroei zodat meer hout in dezelfde tijdperiode kon worden geoogst. Aangezien stikstof de belangrijkste groeibeperkende voedingsstof was, werd hoofdzakelijk stikstofbemesting toegepast. Toch waren de resultaten vaak minder duidelijk positief dan bij vergelijkbare bemesting in de landbouw. Voor een belangrijk deel was dit het gevolg van de lange omlooptijd van het bos ten opzichte van de eenmalige toediening van de mest, voor een ander deel was dit wellicht ook het gevolg van het feit dat de meeste naaldbomen goed zijn aangepast aan voedselarme bodems en juist onder voedselarme omstandigheden efficiënt met hun voedingsstoffen weten om te gaan.

Naast stikstofbemesting, die overigens in een aantal Scandinavische landen nog steeds wordt toegepast om de boomgroei te versnellen en de houtopbrengst te verhogen, werd ook bekalking

toegepast. Doel van de bekalking was het vitaliseren van de humuslaag, waardoor grote hoeveelheden opgeslagen stikstof en fosfor werden vrijgemaakt, die uiteindelijk tot hogere opbrengsten zouden leiden. Ook bij bekalking waren de effecten op de opbrengst lang niet altijd even positief. Als gevolg daarvan verdween bosbemesting en bekalking voor een groot deel uit de belangstelling van de Nederlandse bosbeheerder.

De lage vitaliteit van het bos in Nederland en de berichten over bossterven op grote schaal uit de ons omringende landen deed de belangstelling voor deze maatregelen enigszins terugkeren. Er is in deze gevallen echter sprake van een anderssoortige bemesting, die we hier **correctieve bemesting** zullen noemen. Niet een verhoging van de opbrengst of een snellere boomgroei staat bij correctieve bosbemesting centraal, maar een herstel van de voedingsstoffenbalans, of een tegengaan van de door luchtverontreiniging veroorzaakte verzuring, zodat het weerstandsvermogen van de bomen ten opzichte van ongunstige omstandigheden zou kunnen toenemen. De vraag doet zich daarbij voor in hoeverre de resultaten van eerdere bemestings- en bekalkingsexperimenten bruikbaar zijn voor de hedendaagse situatie.

Bemestingsexperimenten met stikstof zijn in het licht van de hoge stikstofdepositie (gemiddeld 50 kilo per hectare per jaar) natuurlijk niet bruikbaar als effectgerichte maatregel. Maar hoe zit het met bekalking als maatregel om de bodemverzuring tegen te gaan? Zijn de resultaten van vroegere experimenten nog steeds toepasbaar op de huidige situatie of is er in een situatie van stikstofovermaat niet langer sprake van het vitaliseren van de humuslaag maar van een tot ontploffing brengen van de 'stikstofbom'?

Daarnaast moet de vraag gesteld worden welke effecten van bosbemesting bestudeerd moeten worden voordat dit als effectgerichte maatregel kan worden toegepast (KLAP & SCHMIDT, 1992). Duidelijk is dat dan niet alleen naar de bomen (en in het bijzonder de boomgroei) moet worden gekeken, maar dat effecten op de andere componenten van het bosoecosysteem een belangrijk aandeel in het geheel moeten hebben. Vanwege de belangrijke functionele rollen die paddestoelen spelen voor het functioneren van bosoecosystemen (Kuyper, hoofdstuk 2) zal de studie naar

de mycologische effecten van bosbemesting een belangrijke plaats innemen. Om die reden zullen ook de effecten per functionele groep worden besproken.

6.3. Mycologisch onderzoek en bosbemesting

Een van de eerste onderzoekers naar de reactie van verschillende kunstmeststoffen op paddestoelen was de Engelse plantkundige HORA (1959). Hij voerde een aantal veldexperimenten uit in voedselarme dennenbossen om op die manier meer te weten te komen over de oecologie van paddestoelen. Zijn onderzoek was dus niet gekoppeld aan bosbemesting ter stimulering van de boomgroei.

Het meeste andere onderzoek naar de effecten van bemesting en bekalking op paddestoelen vond plaats in het kader van bosbemestingsonderzoek. De resultaten van dit mycologisch onderzoek zijn samengevat door KUYPER (1989). Uit dit literatuuroverzicht komt naar voren dat de effecten van bosbemesting en -bekalking op paddestoelen onderling sterk verschillen. De uit-



Lepista inversa, Roodbruine trechterzwam
(op figuur als *Clitocybe*)

⁶ Mededeling nr. 521 van het Biologisch Station Wijster

komsten hangen niet alleen af van de soort en de concentratie meststof en het type oecosysteem waarin de bemesting is uitgevoerd, maar ook van de leeftijd van de bomen, de ontwikkeling van de strooisel- en humuslaag, het lokale vervuilingssysteem, en de tijdsperiode waarbinnen de paddestoelenflora gevolgd is. We moeten dus voorzichtig zijn met het trekken van algemene conclusies. Toch blijkt bij nadere beschouwing dat het mogelijk is om een aantal algemene conclusies te trekken, maar slechts beperkt op het niveau van afzonderlijke soorten.

In Nederland zijn in het kader van de correctieve bosbemesting twee grote experimenten uitgevoerd. Het ene experiment vond plaats in het gemeentebos van Harderwijk in een ongeveer 30-jarige opstand van Grove den. Er is bemest met kalium, magnesium, fosfor, en calcium in een zogenaamde factoriële proef, dat wil zeggen dat de effecten van elke meststof afzonderlijk en de effecten van elke combinatie van meststoffen onderzocht kunnen worden. Ook werd een experiment met verschillende niveaus van bekalking uitgevoerd. In hetzelfde bos vond een klein experiment met eende- en kalvermest plaats dat hier niet besproken zal worden. Vanwege de homogeniteit van het bos konden alle behandelingen in drievoud

uitgevoerd worden, zodat statistisch betrouwbare uitspraken goed mogelijk zijn. De eerste resultaten van dit onderzoek werden gerapporteerd door KUYPER & DE VRIES (1990).

In De Peel vonden bemestings- en bekalkingsproeven plaats in jonge en volwassen opstanden van Zomereik, Grove den en Douglasspar. Hier werd de hoeveelheid meststof gevarieerd, maar de behandelingen zijn niet altijd herhaald. Ook waren de opstanden minder homogeen dan in Harderwijk. Daardoor is er mogelijk wat meer inzicht in het verband tussen de hoogte van de mestgift en de effecten, maar is de statistische betrouwbaarheid veel lager. Aan de andere kant kunnen juist experimenten in het meest met ammonium vervuilde deel van Nederland ons veel leren over de effectiviteit van correctieve bosbemesting. De resultaten van dit onderzoek werden gerapporteerd door TERMORSHUIZEN (1990) en DOUWES & KUYPER (1992).

6.4. Effecten op mycorrhizapaddestoelen

De bekalkingsproeven in Harderwijk lieten een duidelijk negatief beeld zien. De meeste ectomycorrhizapaddestoelen verdwenen geheel of gingen duidelijk achteruit, terwijl in de naaldbossen geen enkele soort toenam. In de oude opstanden in De Peel had bekalking in dennenbos en Douglassparrenbos geen negatieve effecten, terwijl in het eikenbos een toename van het soorten aantal werd waargenomen. Twee soorten Vaalhoeden (*Hebeloma anthracophilum*, *H. velutipes*) kwamen alleen in de bekalkte proefveldjes voor. De eerstgenoemde soort is een van de weinige ectomycorrhizapaddestoelen die nitraat (de stikstofvorm bij hoge pH) kan opnemen. Dat de effecten in Harderwijk duidelijker negatief waren dan in de naaldbossen in De Peel heeft waarschijnlijk te maken met het gegeven dat de soortenrijkdom in de controles (niet behandelde proefveldjes) in Harderwijk groter was dan in De Peel. In één opstand met Douglas kwamen ook in de controles nauwelijks mycorrhizapaddestoelen voor. Toevoeging van andere meststoffen kon het negatieve effect van bekalking niet compenseren.

Bekalkingsexperimenten in België en Duitsland leverden eveneens negatieve resultaten op mycorrhizapaddestoelen op. De achteruitgang was in deze gevallen zelfs nog wat duidelijker. Opvallend was ook dat het herstel van de paddestoelenflora na bekalking zeer lang kon uitblijven. In de Belgische Ardennen was 20 jaar na bekalken van een sparrenbos nog steeds het aantal soorten mycorrhizapaddestoelen aanmerkelijk lager dan in de niet-bekalkte proefveldjes (GUILLITE et al., 1991). Aangezien bekalking primair wordt toegepast om de negatieve effecten van verzuring tegen te gaan, is het ook interessant om de effecten van bekalking te vergelijken met die van een experimentele verzuring. In Zweeds onderzoek bleken in een controleveldje 18 soorten mycorrhizapaddestoelen voor te komen. In het experimenteel verzuurde proefveldje waren dat 13 soorten en in het bekalkte slechts 8 soorten (WÄSTERLUND, 1982). In dit geval lijkt het er dus op dat het middel erger is dan de kwaal.

De achteruitgang van mycorrhizapaddestoelen bleek gekoppeld aan een achteruitgang van mycorrhiza's onder de grond (KUYPER, 1991). Hier waren de effecten evenwel veel minder uitgesproken. Wel bleek na bekalking een mycorrhiza-type (*Mycelium radialis atrovirens*; ook pseudomycorrhiza genoemd) toe te nemen, waarvan vermoed wordt dat het onder bepaalde omstandigheden zwak parasitisch kan zijn, vooral wanneer het weerstandsvermogen van de boom verminderd is. De grotere gevoeligheid van bovengrondse vruchtlichamen in vergelijking met ondergrondse mycorrhiza's maakt dat monitoring van effecten van bekalking gemakkelijker met behulp van paddestoelen kan plaatsvinden dan met mycorrhiza's.

De effecten van bekalking moeten vrijwel zeker niet direct aan de kalk of aan de verhoging van de pH toegeschreven worden. Veldwaarnemingen aan verschillende groepen wijzen erop dat het voornaamste effect van bekalking het verhogen van de stikstofdynamiek is. Deze verhoogde stikstofdynamiek heeft een negatief effect op de paddestoelen. Het feit dat in jonge opstanden (d.w.z. voor de kroonsluiting) in De Peel, waar nauwelijks een strooisellaag aanwezig is, bekalking gecombineerd met een bemesting positieve effecten had op de ectomycorrhizaflora past in dat beeld.

Samenvattend kan geconcludeerd worden dat bekalking in een met stikstof verzadigd oecosysteem negatieve effecten voor de mycorrhizapaddestoelen heeft. Eerdere studies in stikstof-armere bossen of in bossen waar slechts een dunne strooisellaag aanwezig is, zijn derhalve niet bruikbaar om de effecten van bekalking realistisch in te kunnen schatten.

Bemesting met fosfor leverde over het algemeen maar weinig effecten op de soortenrijkdom op. In Harderwijk was alleen het aantal vruchtlichamen van de Levermelkzwam (*Lactarius hepaticus*) aanmerkelijk lager dan in de onbehandelde proefveldjes. Ook in De Peel leek bemesting met fosfor tot een achteruitgang van het aantal vruchtlichamen van mycorrhizapaddestoelen te leiden. In ander onderzoek leek fosfaatbemesting zwakke effecten op de mycorrhizapaddestoelen te hebben, die de negatieve effecten van stikstof enigszins compenseerden. Bemonstering van de mycorrhiza's wees er op dat het aantal mycorrhiza's nauwelijks veranderd was (KUYPER, 1991). Bemesting met kalium en magnesium had in Harderwijk en in De Peel geen aantoonbaar effect. Ondergronds was er geen sprake van veranderingen in het aantal mycorrhiza's.

In het buitenland is er geen onderzoek bekend op grond waarvan uitspraken over de effecten van kalium en magnesium kunnen worden gedaan.

6.5. Effecten op strooisel- en humussaprofieten

Bekalken had een zeer groot effect op de strooisel- en humusbewonende saprofieten. Door de bekalking in Harderwijk gingen de eerste twee jaar enkele soorten, die als gevoelig voor stikstof bekend zijn, achteruit of verdwenen: Gestreepte trechterzwam (*Clitocybe vibecina*), Dennesatijnzwam (*Entoloma cetratum*), Okergele korrelhoed (*Cystoderma amianthinum* s.l.). Ook de aantallen vruchtlichamen van de Paardehaartaailing (*Marasmius androsaceus*) en van de Kleine bloedsteelmycena (*Mycena sanguinolenta*) namen enigszins af. Enkele soorten Mosklokjes (*Galerina hypnorum*, *G. calyptata* en *G. vittaeformis* s.l.) namen onder invloed van de bekalking af, evenals de



Flammulina velutipes, Fluweelpootje

mossen waarmee deze soorten geassocieerd zijn. De Tweekleurige trechterzwam (*Clitocybe metachroa*) en de Kleinsporige trechterzwam (*C. ditopa*) namen al vanaf het eerste jaar na de bekalking toe. Pas in het derde jaar was er sprake van vestiging van talrijke nieuwe soorten en was het effect van bekalking op het aantal soorten positief. Bij de nieuwkomers zijn onder andere de volgende soorten te noemen: Paarse schijnridderzwam (*Lepista nuda*), Roodbruine trechterzwam (*L. inversa*), Giftige weidetechterzwam (*Clitocybe rivulosa*), Groene anijstrectherzwam (*C. odora*), Draadsteelmycena (*Mycena filopes*), Kleine breedplaatmycena (*M. speirea*), en Splijtplaat (*Myxomphalia maura*). Laatstgenoemde soort komt hoofdzakelijk op brandplekken voor, maar werd ook door HORA (1959) in zeer hoge aantallen in bekalkte proefveldjes gevonden. Verschillende van deze nieuwkomers kwamen in dichte, maar kleine heksenkringen met een groot aantal vruchtlichamen voor. Dit verschijnsel was ook al door HORA (1959) waargenomen. Deze heksenkringen werden jaarlijks groter en waarschijnlijk vanuit deze proefveldjes werden ook andere proefveldjes gekoloniseerd. Deze waarnemingen wijzen er op dat er inderdaad sprake is van nieuwe kolonisatie en niet van het vormen van vrucht-



Helvella acetabulum, Bokaalkluifzwam

lichamen door mycelia die al lange tijd in het bos aanwezig waren zonder vruchtlichamen te vormen. Bovendien wijzen deze waarnemingen erop dat de verspreiding van sporen in eerste instantie de beperkende factor is en dat daardoor de veranderingen in soorten aantal onder invloed van bekalking aanvankelijk negatief en pas na twee jaar positief waren. Opvallend was voorts dat enkele van deze nieuwkomers, zoals de Groene anijstrectherzwam en de Kleine breedplaatmycena in Nederland vrijwel uitsluitend als loofbosbewoners bekend staan.

Verschillende van de door bekalking afgenomen soorten zijn ook achteruitgegaan in het Gaffeltand-eikenbos (Arnolds, hoofdstuk 3). De achteruitgang van deze soorten in het Gaffeltand-eikenbos en in de bekalkte terreinen, evenals de vooruitgang van enkele soorten trechterzwammen in beide bos-typen, wijst erop dat er waarschijnlijk sprake is van een zelfde effect via het verhogen van de stikstofdynamiek. Er is dus bij de meeste soorten geen direct effect van de kalk.

Bekalkingsonderzoek in de Peel ondersteunt dit geschetste beeld. Door de relatieve zeldzaamheid van een aantal soorten strooiselsaprofieten die kenmerkend zijn voor stikstofarme bossen zoals de Paardehaartaailing, zijn de aanvankelijk negatieve effecten van bekalking minder duidelijk. De nieuwkomers in De Peel zijn ook stikstofminnende soorten als Paarse schijnridderzwam, Tweekleurige trechterzwam, Kleinsporige trechterzwam, Elfenschermje (*Mycena pura*) en Splijtplaat. Uit het onderzoek in Harderwijk blijkt dat de effecten van bekalking geruime tijd aan kunnen houden en dat het een groot aantal jaren duurt voordat een nieuw evenwicht is bereikt. Dit evenwicht was in Harderwijk na 5 jaar nog niet bereikt, ook niet in de proefveldjes die de laagste dosis kalk (3 ton per hectare) toegediend hadden gekregen. Voorspellingen over de duur van het bekalkingseffect in afhankelijkheid van de dosis zijn daarom nog niet goed mogelijk. Ook in het buitenland bleken vergelijkbare effecten van bekalking op de saprofietenflora op te treden, waarbij stikstofgevoelige soorten achteruitgingen en stikstofminnende soorten vooruit, maar waren de effecten echter minder spectaculair. Een belangrijke oorzaak lijkt te zijn, dat de hoeveelheden stikstof die in de strooisel- en humuslaag

liggen opgeslagen in het buitenland (en ook in eerder onderzoek) aanmerkelijk lager zijn dan onder de huidige omstandigheden in Nederland. Voorzichtigheid met het extrapoleren van vroeger onderzoek lijkt om die reden geboden.

Van bemesting met fosfor leken in Harderwijk en in De Peel de effecten zeer beperkt, zij het dat er een zwak negatief effect merkbaar was. Uit de saprofietenflora kon niet worden opgemaakt dat er een verschuiving in de richting van meer stikstofminnende paddestoelen optrad. Buitenlands onderzoek liet geen duidelijk negatieve effecten van fosfor zien. Ook bij kalium en magnesium waren er in Harderwijk en in De Peel geen duidelijke effecten waarneembaar.

6.6 Effecten op houtsaprofieten en -parasieten

De stijging van de pH die door bekalking optreedt, vindt niet ogenblikkelijk plaats in het hout. Wanneer kalk op de bodem wordt opgebracht, zal er eerst na transport van kalk door schimmels en bacteriën in het hout een stijging van de pH optreden. Deze toename van de pH zal dan ook het eerst merkbaar zijn in het sterkst verteerde hout en veel later in het versere hout dat op de bodem ligt. Waarnemingen aan houtpaddestoelen in Harderwijk ondersteunen dit beeld. In de eerste jaren na bekalking namen alleen in de met de hoogste doses kalk behandelde proefvlakjes enkele soorten Hertezwammen (*Pluteus cervinus*, *P. pouzarianus*, *P. plautus*) toe. Enkele andere houtpaddestoelen die door bekalking werden gestimuleerd waren *Helmmycena* (*Mycena galericulata*), Grote bloedsteelmycena (*M. haematopus*) en *Papilmycena* (*M. vitilis*). Van deze soorten houtsaprofieten is een voorkeur voor loofhout bekend, zodat verondersteld mag worden dat door bekalking de chemische houtkwaliteit zodanig veranderd is dat de omstandigheden voor loofhoutsoorten zijn verbeterd en voor sommige naaldbhoutsoorten zijn verslechterd. In hoeverre deze veranderde houtkwaliteit te maken heeft met de stikstofdynamiek en of daardoor de achteruitgang van enkele tot naaldbhout beperkte soorten houtpaddestoelen (Arnolds, hoofdstuk 3) ver-

klaard kan worden is nog onduidelijk. Effecten van bekalking op korstvormige houtzwammen op veel verser hout zijn bestudeerd door Veerkamp en De Vries (ongepubliceerd). Zij vonden zes jaar na bekalking op relatief onverteerd hout dat buiten de strooisellaag uitstak en dus niet of nauwelijks direct door de bekalking is beïnvloed, relatief grote veranderingen onder invloed van kalk, vooral bij hoge doses. Ook bij deze groep leken enkele loofhoutsoorten in staat zich op naaldbhout te vestigen. In het buitenland is geen vergelijkbaar onderzoek van bekalking op houtzwammen uitgevoerd.

De op dennekegels voorkomende Oorlepelzwam (*Auriscalpium vulgare*) kwam alleen in de bekalkte proefveldjes voor. Deze stekelzwam kwam vroeger algemeen in Nederland voor, maar is sterk achteruitgegaan in grote delen van Nederland, zodat de meeste vondsten tegenwoordig in de duinstreek en in de IJsselmeerpolders worden gedaan.

Waarnemingen in bekalkte bossen in Nederland en verschillende andere landen wijzen erop dat de soort gevoelig is voor verzuring, maar niet (of veel minder) voor een verhoogde stikstofdynamiek. Daarmee onderscheidt deze soort zich van de ectomycorrhizavormende stekelzwammen die zeer gevoelig voor stikstof zijn.

Onder invloed van bekalking namen in Harderwijk en in De Peel parasitaire paddestoelen als de Dennemoorder (*Heterobasidion annosum*) en soorten Honingzwammen (*Armillariella mellea* s.l.) niet toe. Uit het buitenland is evenwel bekend dat de Dennemoorder meer schade aanricht in naaldbossen op bodems met een hogere pH. In Zwitserland bleek toepassing van een kalkrijke organische meststof te leiden tot een geweldige toename van Honingzwammen (HORAK & RÖLLIN, 1989). Aangezien bekalking de stikstofdynamiek doet toenemen en in bossen onder invloed van een verhoogde beschikbaarheid van stikstof Honingzwammen lijken toe te nemen (bijvoorbeeld de Sombere Honingzwam (*Armillariella obscura*) in het Gaffeltand-eikenbos, maar ook in de buurt van de intensieve veehouderij in Duitsland (RITTER, 1990) lijkt voorzichtigheid bij bekalking voor wat betreft de parasieten op zijn plaats.

Effecten van fosfor, kalium en magnesium op houtbewonende paddestoelen zijn noch in Nederland, noch uit het buitenland gemeld.

6.7. Conclusie

Uiteraard vormen de mycologische effecten van bekalking en bemesting niet de enige reden voor de beheerder om deze maatregelen te overwegen. Het is daarom nuttig om in het kort enige andere effecten van bekalking en bemesting in bossen samen te vatten.

ARNOLD (1993) onderzocht de effecten van bekalking en bemesting op de gehalten aan nutriënten in de bodem en in de boom, en de effecten op boomgroei in het gemeentebos in Harderwijk. Bekalking leidde tot een verhoging van de pH en een toename van het kalkgehalte in het strooisel en in de minerale grond. Toediening van fosfor, kalium en magnesium leidde eveneens tot een verhoging van de gehalten van die voedingsstoffen in het strooisel en de minerale grond. Zowel kalium als magnesium spoelden relatief snel uit naar diepere bodemlagen beneden de doorwortelde zone. Blijkbaar is de dichtheid van wortels en mycorrhiza's in dit bos onvoldoende om deze voedingsstoffen in het oecosysteem te behouden. Door bekalking nam de nitrificatie (de vorming van het goed oplosbare en gemakkelijk uitspoelbare nitraat door bacteriën) sterk toe. Ook bemesting



Pluteus cervinus, Hertezwam

met fosfor, kalium en magnesium deed de nitrificatie iets toenemen, maar pas in het derde jaar na de behandeling.

Ook de nutriëntengehaltes in de naalden namen door de toegediende meststoffen toe. De groei van de bomen was in de onbehandelde proefvlakken al zeer hoog, hoogstwaarschijnlijk ten gevolge van de hoge stikstofbeschikbaarheid. Fosfor en kalium hadden een positief effect op de houtaanwas, magnesium en kalk daarentegen niet.

Voor de ondergroei in dit bos toonde VAN DOBBEN (1993) aan dat bekalking de kwalen van overmatige beschikbaarheid aan stikstof en verzuring niet bestrijdt, maar daarentegen juist verergert. Soorten die onder invloed van stikstof toenemen, werden ook door kalkgiften gestimuleerd. Vooral in bossen met een dikke strooisellaag treedt na bekalking een sterke verzuiging van de vegetatie op. Deze waarnemingen ondersteunen de verklaring dat door bekalking de omzettingssnelheid van stikstof wordt verhoogd. Ook bij de vegetatie zijn er aanwijzingen dat de verzuiging van de vegetatie onder invloed van kalk lang blijft aanhouden. Alleen in Zweedse bekalkingsproeven in naaldbossen met een dunner strooisellaag en een veel lager stikstofgehalte werden beperkte effecten gevonden.

Toevoeging van kalium en magnesium had in Harderwijk nauwelijks effecten op de ondergroei, een waarneming die overeenstemt met de mycologische waarnemingen. Fosforbemesting leidde tot een toename van ruderaale planten, zij het niet zo sterk als door bekalking. In bekalkings- en bemestingsexperimenten in De Peel werden vergelijkbare reacties van de vegetatie waargenomen.

DE GOEDE & DEKKER (1993) namen eveneens waar dat bekalking grote effecten had op de samenstelling van de nematodenfauna. De soorten die toenamen konden in het algemeen als kolonisten (pioniers) worden beschouwd, soorten die snel reageren op veranderingen in het leefmilieu. De afnemende soorten behoorden tot de volhouders, soorten die veel langzamer reageren op veranderingen in het milieu. Er konden geen verschuivingen in de verhouding van het aantal bacteriënetende en schimmel-etende nematoden worden waargenomen. Bemesting met kalium en

magnesium had geen effecten op de soorten-samenstelling van de nematodenfauna.

Samenvattend kunnen we derhalve concluderen dat bekalking als effectgericht maatregel in bossen met een hoge natuurwaarde niet zinvol is. De verhoogde stikstofdynamiek leidt tot een sterke afname van ectomycorrhizapaddestoelen en een verschuiving van de saprofyt en hogere planten in de richting van meer ruderaale, stikstofminnende soorten. We kunnen tevens vaststellen dat resultaten van vroegere bekalkingsexperimenten nauwelijks bruikbaar zijn in de huidige situatie van stikstofverzadiging van onze bossen, en dat bekalking in zulke gevallen inderdaad meer lijkt op het doen afgaan van de 'stikstofbom' dan op het vitaliseren van de humuslaag. De andere meststoffen hebben veel minder duidelijke effecten op de mycoflora en de vegetatie. De uitspoeling van

kalium en magnesium lijkt er op te wijzen dat deze voedingsstoffen slecht vastgehouden worden in het bos-oecosysteem, mogelijk door een te beperkte ontwikkeling van wortels en mycorrhiza's. Een dergelijke behandeling zal dan ook met een zekere regelmaat herhaald moeten worden om langdurige positieve effecten op de bomen te hebben. Voor de terugkeer van zeldzame paddestoelen, mossen en korstmossen in bossen op voedselarme grond hebben deze maatregelen evenwel niet of nauwelijks succes. De toepassing van deze vormen van bemesting als effectgerichte maatregel (KLAP & SCHMIDT, 1992) is om die reden alleen in een beperkt aantal gevallen zinvol. En ook dan lijkt het verstandig om niet al te hooggespannen verwachtingen van deze maatregel te hebben.

6.8. Literatuur

- ARNOLD, G., 1993. Soil acidification and imbalanced nutrient availability in Scots pine forest soils in the Netherlands: causes, extent and control. Proefschrift, Landbouwuniversiteit Wageningen.
- DE GOEDE, R.G.M. & DEKKER, H.H., 1993. Effects of liming on nematode communities in coniferous forest soils. *Pedobiologia* 37: 193-209.
- GUILLITE, O., FRAITURE, A. & MARCHAL, A., 1989. Effect of fertilization on mycorrhizal fungi communities in two Belgian forests. *Agric., Ecosyst. Environ.* 28: 155-159.
- DOUWES, R. & KUYPER, Th.W., 1992. Effect van bosbemesting op paddestoelen en ectomycorrhiza's - verslag over 1991; samenvatting van het onderzoek. Intern rapport, Biologisch Station Wijster; 18 pp.
- HORA, F.B., 1959. Quantitative experiments on toadstool production in woods. *Trans. Br. mycol. Soc.* 42: 1-14.
- HORAK, E. & RÖLLIN, O., 1989. Der Einfluß von Klärschlamm auf die Makromycetenflora eines Eichen-Hainbuchenwaldes bei Genf. *Mitt. eidgen. Anst. forstl. Vers.-w.* 64: 21-147.
- KLAP, J.M. & SCHMIDT, P., 1992. Maatregelen om effecten van eutrofiëring en verzuring in bossen tegen te gaan. *Hinkeloord Reports* 3: 1-140.
- KUYPER, Th.W., 1989. Auswirkungen der Walddüngung auf die Mykoflora. *Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleur.* 5: 5-20.
- KUYPER, Th.W., 1991. Some effects of forest fertilisation on ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas: implications for tree responses to nitrogen pollution. in: H. Persson (ed.), *Above- and below-ground interactions in forest trees in acidified soils*, p. 66-73 *Air Pollution Report* 32. Brussel.
- KUYPER, Th.W. & DE VRIES, B.W.L., 1990. Effects of fertilisation on the mycoflora of a pine forest. *Wag. Agric. Univ. Papers* 90-6: 102-111.
- ITTER, G., 1990. Zur Wirkung von Stickstoff-einträgen auf Feinwurzelsystem und Mykorrhizabildung in Kiefernbeständen. *Beitr. Forstwiss.* 24: 100-104.
- TERMORSHUIZEN, A.J., 1990. Effecten van bosbemesting op paddestoelen en mycorrhiza's. Intern rapport, Biologisch Station Wijster; 80 pp.
- VAN DOBBEN, H.F., 1993. Vegetation as a monitor for deposition of nitrogen and acidity. Proefschrift, Rijksuniversiteit Utrecht.
- WÄSTERLUND, I., 1982. Försvarer tallens mykorrhizasvampar vid gödsling? *Svensk Bot. Tidskr.* 76: 411-417.

7. Paddestoelen en graslandbeheer⁷

EEF ARNOLDS

7.1. Inleiding

Paddestoelen worden door de meeste mensen geassocieerd met nevelige herfstbossen en de kleuren en geuren van verterend blad. Slechts weinigen realiseren zich dat sommige graslanden rijk zijn aan paddestoelen, waaronder een aantal soorten met forse, kleurige vruchtlichamen. Er valt heel wat te genieten in een golvend duingrasland, waar tussen het vaal wordende oktobergras felrode en gele Wasplaten oplichten en wat minder opvallende donkerblauwe Staalsteelsatijnzwammen en geheimzinnige Aardtongen huizen. Veel van deze soorten zijn zeldzaam geworden en bedreigd. De mycologische rijkdom van graslanden wordt in hoge mate bepaald door het gevoerde beheer in heden en verleden.

In deze bijdrage zal ik achtereenvolgens ingaan op de oecologische differentiatie van graslandpaddestoelen, de verschillen in de paddestoelenflora tussen verschillende grasland-gemeenschappen, bedreigingen waaraan graslandpaddestoelen bloot staan, de indicatie-waarden van graslandpaddestoelen voor bepaalde milieufactoren en de invloed van beheersmaatregelen op de mycoflora. Tot slot komt de mogelijkheid ter sprake van het herstellen of creëren van graslanden met een waardevolle mycoflora.

7.2. Oecologie van graslandpaddestoelen

Volgens betrouwbare schattingen hebben zo'n 365 soorten paddestoelen in Nederland een voorkeur voor graslanden, dat wil zeggen ongeveer 11% van de gehele mycoflora (ARNOLDS & DE VRIES, 1989). Dit aantal ligt iets boven het aantal karakteristieke hogere planten in graslanden, namelijk

345 soorten ofwel 24% van alle inheemse soorten. De meeste graslandpaddestoelen zijn strooisel- en humussaprofyten. Er zijn geen kenmerkende ectomycorrhizavormende fungi in graslanden omdat deze alleen symbiose vormen met houtige planten. De meeste graslandplanten bezitten andere vormen van mycorrhiza, met name vesiculair-arbusculaire mycorrhiza (VAM), waarin de schimmelcomponenten tot de lagere fungi behoren (Phycomycetes), die geen macroscopische vruchtlichamen vormen (Kuyper, hoofdstuk 2). Toch worden soms paddestoelen, die bekend staan als ectomycorrhiza-symbionten, gevonden in graslanden zonder houtige planten in de nabijheid. In ons land is dat vooral het geval met een soort Gordijnzwam, *Dermocybe pratensis* (= *Cortinarius croceoconus*). Het is niet duidelijk of deze soort dan saprofytisch leeft of toch een symbiose met kruiden aangaat.

Vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels in graslanden zijn gewoonlijk geassocieerd met verspreide bomen en struiken, inclusief jonge opslag, en houtige planten aan bosranden. Zulke vruchtlichamen kunnen soms tot op 30 meter van een boom optreden, bijvoorbeeld bij kleine eikenbosjes in stuifzanden. Er zijn waarnemingen van Vezelkoppen, die fructificeren in een grazige berm en in verbinding staan met populieren aan de overkant van een 8 meter brede asfaltweg. Enkele ectomycorrhizavormers fructificeren al bij berkenopslag van twee jaar oud. Sommige duingraslanden lijken rijk aan mycorrhizapaddestoelen, maar bij nader onderzoek blijken deze steeds op te treden in de buurt van, vaak afgemaalde, Kruiwilg.

Onder de grote groep van houtbewonende paddestoelen bevinden zich ook geen typische graslandsoorten. Enkele soorten kunnen worden aangetroffen op twijgjes van dwergstruiken als Struikheide en Kruiwilg, en uiteraard ook op aangevoerd hout als hekpalen. Soms worden

typische houtbewoners middenin graslanden aangetroffen, als *Helminthomyces* (*Mycena galericulata*) en Winterhoutzwam (*Polyporus brumalis*). Zonder uitzondering zijn ze dan verbonden met begraven takjes, stronken of boomwortels. Een exclusieve bewoner van dennekegels als de Muizestaartzwam (*Baeospora myosura*) kan soms op honderd meter van de dichtstbijzijnde den worden gevonden op door dieren ondergegraven kegels (ARNOLDS, 1981). De enige houtpaddestoel in West-Europa, die karakteristiek is voor grasland, is een soort Fluweelpootje, *Flammulina ononidis*, dat groeit op de verhoutte delen van Kattedoorn. In ons land is deze interessante soort echter nog niet aangetroffen.

De meer karakteristieke graslandfungi kunnen in een aantal groepen worden onderverdeeld (ARNOLDS, 1981). Een relatief klein aantal macrofungi groeit parasitisch op levende delen van grassen en kruiden, bijvoorbeeld de verschillende soorten Moederkoren (*Claviceps purpurea* en verwanten) in bloeiwijzen van grasachtige planten en het schijfzwammetje *Sclerotinia trifoliorum* op klaver.

Veel meer soorten groeien op pas afgestorven plantedelen, meestal halmen en bladeren van grassen, russen en zeggen, bijvoorbeeld de Bleekgele mycena (*Mycena flavoalba*), de Oranje grastaailing (*Marasmius graminum*), het Piekhaarzwammetje (*Crinipellis stipitarius*), de Witte halminktzwam (*Coprinus urticicola*) en tal van kleine schijfzwammetjes van de geslachten *Hymenoscyphus*, *Dasyscyphus* en *Mollisia*. Sommige paddestoelen zijn in meer of mindere mate gebonden aan bepaalde plantensoorten, bijvoorbeeld het Rietwiltje (*Marasmius limosus*) aan dood blad van Riet, de Rietmycena (*Mycena belliae*) aan dode rietstengels en de korstzwam *Epithelia typhae*, in weerwil van zijn naam, aan dood blad van de Moeraszegge.

Verreweg de grootste groep groeit evenwel op planteresten in de strooisel- en humuslaag. Over de exacte functies van deze soorten is nog weinig bekend. In het veld kan onderscheid gemaakt worden tussen soorten die overwegend groeien op vers strooisel en grove, ruwe humus (ondermeer de meeste *Mycena*'s) en soorten die groeien op de amorfe, fijn verdeelde humusfractie, ondermeer Satijnzwammen, Wasplaten en Champignons.

Vermoedelijk bestaat er een zekere gelaagdheid in het voorkomen van mycelia en specificiteit wat betreft de afbraak van organische componenten. Onderzoek aan deze aspecten wordt bemoeilijkt doordat veel soorten graslandpaddestoelen nog niet op kunstmatige voedingsbodems kunnen worden gekweekt.

Een opvallende groep paddestoelen in veel graslandtypen wordt gevormd door soorten die op de een of andere manier geassocieerd zijn met mossen. Sommige soorten leven parasitisch en kunnen dode plekken veroorzaken in mostapijten, zoals de Veenmosgrauwkop (*Tephroclype palustris*) op Veenmossen en het Roodbruine trechtertje (*Omphalina pyxidata*) op topkapselmossen. Andere soorten dringen eveneens met zuigorgaantjes (haustoria) levende cellen van mossen binnen en lijken dus parasitisch, maar er wordt geen zichtbare schade aan de planten toegebracht, bijv. het Vlokkig veenmosklokje (*Galerina paludosa*) op Veenmossen en het Oranjegeel trechtertje (*Rickenella fibula*) op tal van mossoorten. Veel kleine bekerzwammetjes zijn specifiek voor bepaalde mossoorten. Veel soorten Mosklokjes leven vermoedelijk saprofytisch op afgestorven delen van mossen. Bovengenoemde mosbewonende paddestoelen zijn alleen aan graslanden gebon-



Hygrocybe conica, Zwartwordende wasplaat

⁷ Mededeling nr. 499 van het Biologisch Station Wijster

den voor zover hun mospartner dat ook is. Dat geldt ook voor de grote groep paddestoelen op mest, maar doordat de meeste begrazing in graslanden plaatsvindt, is de variatie aan soorten in dat biotoop het grootst. Ook hier treffen we verschillen aan in specificiteit: sommige soorten groeien op mest van allerlei dieren, bijvoorbeeld de Kleefsteelstropharia (*Stropharia semiglobata*) en de Franjevlekplaat (*Panaeolus sphinctrinus*), andere alleen op mest van paarden, bijvoorbeeld het Donzig breeksteeltje (*Conocybe pubescens*) en de Speldeprikzwam (*Poronia punctata*). De consistentie van de mest is ook een belangrijke factor: sommige soorten zijn gebonden aan compacte, stro-rijke mest in schrale, extensief beweide terreinen, zoals de Geringde vlekplaat (*Anellaria semiovata*) en de Witte inktzwam (*Coprinus niveus*); andere hebben een voorkeur voor slappe, waterrijke mest in intensief gebruikte weilanden, ondermeer het Oranje mestzwammetje (*Coprobacia granulata*) en de Kleine korrelinktzwam (*Coprinus stercoreus*). Op zeer oude mestrestjes, vermengd met grond, groeien veel soorten Breeksteeltjes en Vlekplaten. Behalve deze meer of minder karakteristieke graslandpaddestoelen komt er in graslanden ook een aantal strooisel- en humussaprofyten voor die even frekwent of talrijker in bossen groeien, bij-

voorbeeld veel Trechterzwammen en Mycena's. Een intrigerende vraag is wat nu eigenlijk een graslandpaddestoel een graslandpaddestoel maakt. Deze vraag is nog niet bevredigend te beantwoorden. Het is opvallend dat veel soorten die in West-Europa voornamelijk of uitsluitend in graslanden groeien, in Noord-Amerika veelvuldig in natuurlijke bossen voorkomen, ondermeer een aantal Wasplaten, Satijnzwammen en Aardtongen. In ons land is dat zeer plaatselijk ook het geval, steeds in loofbos op vochtige, min of meer voedselrijke bodems met mul-humus. Er is dus geen fundamenteel verschil in warmte- of lichtbehoefte. Waarschijnlijk worden de specifieke organische verbindingen die deze paddestoelen nodig hebben in West-Europa vooral in graslanden geproduceerd. Het bestaan van specifieke symbiontische relaties tussen graslandplanten en paddestoelen valt echter niet op voorhand uit te sluiten. Sommige biotopen herbergen zowel bos- als graslandelementen in hun mycoflora, zoals halfopen, extensief beweide parklandschappen. In Nederland worden die nauwelijks aangetroffen, maar een enigszins vergelijkbaar milieu kan ontstaan in gemaaide, met bomen beplante wegbermen (Keizer, hoofdstuk 1).

7.3. Paddestoelen in verschillende graslandgemeenschappen

In Tabel 1 is een schematisch overzicht gegeven van de rijkdom aan soorten en vruchtlichamen in een aantal belangrijke graslandgemeenschappen. Tevens zijn voor elke gemeenschap enkele kenmerkende soorten vermeld. Deze gegevens zijn merendeels ontleend aan mycosociologisch onderzoek in Drenthe, waarbij gedurende drie jaar proefvlakken van $\pm 500 \text{ m}^2$ werden onderzocht (ARNOLDS, 1981, 1982). Ze zijn aangevuld met mycofloristische gegevens.

De grootste soortenrijkdom wordt aangetroffen in schrale, onbemeste graslanden op droge, zwak zure tot basische, licht humeuze bodems: duin-graslanden, krijthellinggraslanden in Zuid-Limburg en het Zilverhaververbond plaatselijk op droge zandgronden elders. Deze gemeenschappen hebben een groot aantal kenmerkende soorten



Panaeolus sphinctrinus, Franjevlekplaat

Tabel 1.
Aantal soorten (n spp.) en vruchtlichamen (n vr.l. + = weinig, ++ = matig talrijk, +++ = talrijk) van paddestoelen in verschillende graslandgemeenschappen op een oppervlakte van 500 m², benevens voorbeelden van karakteristieke soorten (vrnl. naar ARNOLDS, 1981).

Plantengemeenschap (naar WESTHOFF & DEN HELD, 1969)	Karakteristiek van milieu	n spp.	n vr.l.	Voorbeelden van karakteristieke soorten
Spargulo-Corynephorion (Buntgrasverbond)	zeer droog, humusarm, zand voedselarm, zuur	5-10	+	Zandkaalkopje (<i>Psilocybe montana</i>) Gladsteelsatijnzwam (<i>Entoloma pilosopus</i>)
Thero-Airion (Zilverhaververbond)	zeer droog, humusarm, zand, matig voedselarm, zwak zuur	25-70	+++	Sikkelkoraalzwam (<i>Clavulinopsis corniculata</i>) Papilsatijnzwam (<i>Entoloma papillatum</i>)
Gallio-Koelerion (Duinviooltjesverbond)	droog, humusarm, zand, matig voedselarm, zwak zuur	30-80	+++	Duinparasolzwam (<i>Lepiota alba</i>) Geurende wasplaat (<i>Camarophyllus russocoriaceus</i>)
Mesobromion (Bergdravikverbond)	droog, humusarm, leem, matig voedselarm, basisch	30-80	+++	Bittere wasplaat (<i>Hygrocybe real</i>) Geelvoetwasplaat (<i>Camarophyllus lacmus</i>)
Puccinellion maritimae (Kweldergrasverbond)	nat, humusarm, klei, voedselrijk, zout	0-5	+	<i>Marasmiellus caespitosus</i>
Calthion palustris (Dotterverbond)	nat, humeus of veen, matig voedselrijk, zwak zuur	10-25	+	Moerasleemhoed (<i>Agrocybe paludosa</i>) <i>Mycena bulbosa</i>
Junco-Molinion (Biezenknoppen-Pijpestrootjes- verbond, Blauwgrasland)	nat, humeus of veen, matig voedselarm, zwak zuur	15-30	++	Porfiersatijnzwam (<i>Entoloma porphyrophaeum</i>) <i>Galerina hygrophila</i>
Arrhenatheretum elatioris (Glanshaverassociatie)	vochtig-droog, klei voedselrijk, neutraal	20-70	+ / ++	Ridderwasplaat (<i>Hygrocybe formicata</i>) <i>Dermoloma cuneifolium</i>
Lolio-Cynosuretum (Kamgrasweide)	vochtig-droog, zand-klei, voedselrijk, zuur-basisch	15-60	+ / ++	Weidechampignon (<i>Agaricus campester</i>) Puntig kaalkopje (<i>Psilocybe semilanceata</i>)
Poo-Lolietum (Beemdgras-Raaigrasweide)	vochtig-droog, zand-klei, zeer voedselrijk, neutraal	10-40	+ / ++	Mesttrechterzwam (<i>Clitocybe amarescens</i>) Gazonvlekplaat (<i>Panaeolina foenicul</i>)
Violion caninae (Borstelgrasverbond)	vochtig-droog, humeus, zeer voedselarm, zuur	20-40	++	Grijze kleefsteelmycena (<i>Mycena pelliculosa</i>) Vuurzwammetje (<i>Hygrocybe miniata</i>)

gemeenschappelijk, behorende tot de Wasplaten, Satijnzwammen, Knots- en Trechterzwammen en Aardtongen. Op grond van het veelvuldig optreden van de opvallende, kleurige Wasplaten worden ze wel gekenschetst als *Hygrocybe*-graslanden (ARNOLDS, 1980; Kader 1). Bij verdergaande verschralling en verzuring kunnen zich droge, heischrale graslanden ontwikkelen. Deze vegetaties zijn minder rijk aan soorten paddestoelen en herbergen naast zuurminnende graslandsoorten vooral saprofieten van ruwe humus zoals die ook in heidevelden en voedselarme bossen wordt aangetroffen. De natte schraallanden en madelanden van het Dotterbloemverbond en blauwgraslanden zijn zeer rijk aan hogere planten, waaronder vele zeldzaamheden, maar relatief arm aan paddestoelen. Wel komt er een aantal zeldzame soorten voor, in het algemeen in lage dichtheden. Onze huidige mycologische kennis van blauwgraslanden berust op recente studies van een paar relictten, want over de mycoflora van de eertijds uitgestrekte, goed ontwikkelde gemeenschappen is niets bekend.

Mogelijk was die gevarieerder dan we weten. De in meer of mindere mate bemeste cultuurgraslanden van de Glanshaver-associatie en Kamgrasweide hebben een sterke variatie in soortenrijkdom en mycologische betekenis. Natte varianten, afgeleid van madelanden, zijn arm aan soorten en kenmerkende fungi. De droge, schrale varianten kunnen zeer rijk zijn aan paddestoelen en bij ongestoorde, langdurige ontwikkeling de waarde van de droge, half natuurlijke graslanden benaderen. Zo behoort het fameuze talud van het Drongelens Kanaal (Kader 2) vegetatiekundig grotendeels tot de Bevertjesrijke Glanshaver-associatie. Een ander mycologisch uiterst waardevol terrein, de krijthelling van de Cannerberg ten noorden van het Cannerbos, is een schrale, mossige Raaigrasweide met slechts weinig soorten uit Krijthellinggraslanden. Het is de vindplaats van een tiental zeer zeldzame paddestoel-soorten. Deze oude, licht bemeste graslanden verdienen speciale aandacht van mycologen en natuurbeschermers omdat ze veelal niet in natuurreservaten liggen en

niet opvallen door het voorkomen van zeldzame hogere planten. Bij een op verschraling gericht beheer kunnen zij nog aan mycologische betekenis winnen.

De sterker bemeste vormen herbergen een minder gevarieerde en meer triviale mycoflora. Toch zijn ook permanente graslanden van dit type de laatste jaren zeldzaam geworden en nu hoofdzakelijk in verschralende delen van natuurreservaten te vinden. Kenmerkende soorten als de Weidechampignon (*Agaricus campester*) zijn dan ook sterk afgenomen.

Zwaar bemeste, niet te natte graslanden (Beemdgras-Raaigrasweide) kunnen tamelijk rijk zijn aan paddestoelen, mits ze een permanent karakter dragen. De huidige, veelvuldig heringezaaide monocultures van Engels raaigras, herbergen vrij-

wel uitsluitend triviale mestpaddestoelen.

In zilte graslanden worden slechts weinig paddestoelen aangetroffen, waaronder zeer weinig kenmerkende soorten. Ook het extreem droge en arme milieu van stuifzanden (Buntgrasverbond) is ongunstig voor de mycoflora.

7.4. Verspreiding en achteruitgang

Verspreidingsgegevens van vóór 1960 zijn schaars voor alle paddestoelen (Arnolds, hoofdstuk 3), waardoor het moeilijk is om veranderingen in verspreiding en frequentie aan te tonen. Dit geldt in nog veel sterkere mate voor graslandpadder-

stoelen omdat oudere excursieverslagen uitsluitend betrekking hebben op bosgebieden en er slechts bij toeval graslandsoorten geregistreerd werden.

De vroegere verspreiding van graslandpaddestoelen kan enigszins worden afgeleid van de vroegere verspreiding van hogere planten met een overeenkomstige oecologie. De enorme achteruitgang van soorten als Bevertjes, Veldsalie en Herfstschroeforchis is een indicatie voor een vergelijkbare of zelfs sterkere afname van paddestoelen uit schrale graslanden. Incidentele gegevens ondersteunen deze hypothese. Zo vermeldde COOL & VAN DER LEK (1935) in hun bekende Paddestoelenboek de Granaatbloemwasplaat (*Hygrocybe punicea*) en de Scharlaken wasplaat (*H. coccinea*) als vrij algemeen. Hoewel deze opgaven

niet erg nauwkeurig zijn duiden ze er toch op dat beide zeer opvallende rode wasplaten indertijd niet zeldzaam waren. Nu is dat wel het geval. Sinds 1980 is de Granaatbloemwasplaat in 3 uurhokken gevonden, de Scharlaken wasplaat in 2. Een andere indicatie wordt verkregen uit gegevens over de frequentie van Wasplaten in Groot-Brittannië door ORTON (1960). De klimatologische en bodemkundige omstandigheden zijn vergelijkbaar met die in Nederland, maar half-natuurlijke graslanden zijn (of waren tot voor kort) daar wijd verbreid. Soorten als de Weidewasplaat (*Camarophyllus pratensis*), het Sneeuwzwammetje (*C. niveus*) en het Papegaaiwammetje (*Hygrocybe psittacina*) worden als zeer algemeen beschouwd. In Nederland uitgesproken zeldzaamheden als de Granaatbloemwasplaat (*H. punicea*), Scharlaken

Kader 1. Wasplaten

Wasplaten worden wel beschouwd als de orchideeën onder de paddestoelen. Dit niet alleen op grond van hun opvallende, meestal rode, oranje of gele vruchtlichamen, maar ook vanwege hun voorkeur voor bijzondere, soortenrijke milieus, hun geconcentreerde optreden in bepaalde gebieden, hun sterke achteruitgang en hun tegenwoordige zeldzaamheid. In Nederland komen 51 soorten voor, gerekend tot twee (of drie) geslachten: *Hygrocybe* (al of niet inclusief *Camarophyllus*) en *Hygrotrama* (= *Camarophyllus*). Vroeger werden de Wasplaten en de Slijmkoppen tot één geslacht gerekend met de naam *Hygrophorus*. De Slijmkoppen verschillen echter fundamenteel in een aantal kenmerken en ook in oecologisch opzicht: ze groeien in bossen, waar ze ectomycorrhiza vormen met verschillende bomen.

De opvallende concentratie van Wasplaten in sommige graslanden is in Nederland het eerst opgevallend aan SCHWEERS (1949), die het begrip 'Hygrophorus-weide' introduceerde. Hij beschreef het biotoop als 'lage, venige, natte, zure weiden met hoge grondwaterstand, omzoomd door populieren en wilgen, waar een welige grasgroei belemmerd wordt door een rijke mossengroei'. Hij beschouwde naast Wasplaten enkele Aardtongen en -ten onrechtmycorrhizavormende Melkzwammen als kenmerkend. Als voorbeelden noemde hij terreinen bij Zelhem, Hengelo ('Weusthag') en Hatert. Van de mycologische rijkdom van deze terreinen is niets meer over. Uit later onderzoek is gebleken dat *Hygrophorus*-weiden, beter dus *Hygrocybe*-weiden, niet beperkt zijn tot het door SCHWEERS genoemde biotoop, maar meer nog in drogere en minder zure gebieden voorkomen, zoals op krijthellingen, in de

duinen, op rivierdijken en in sommige schrale wegbermen (ARNOLDS, 1980). De verspreiding van graslanden met tenminste 5 soorten Wasplaten is weergegeven in fig. 3. Hieruit blijkt een zekere concentratie van *Hygrocybe*-weiden in de duinen, Zuid-Limburg en langs de grote rivieren. De nattere *Hygrocybe*-weiden zijn in ons land nog slechts fragmentair aanwezig. De oppervlakte van *Hygrocybe*-graslanden moet in het begin van deze eeuw honderden vierkante kilometers hebben bedragen. Nu resten daarvan slechts enkele tientallen hectaren.

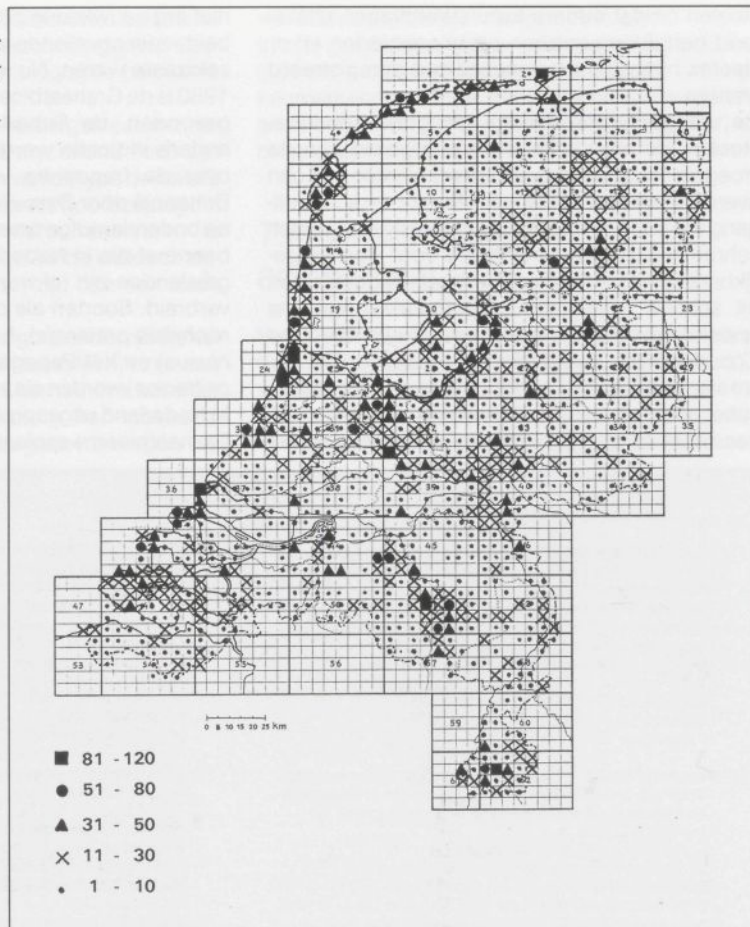
Ook in andere landen met een intensieve landbouw maakt men zich zorgen over mycologisch waardevolle schrale graslanden. In Denemarken heeft men Wasplaten eveneens als indicatororganismen gebruikt en kaarten vervaardigd van terreinen met hoge soortenaantallen (RALD, 1985, 1986). In Zweden heeft NITARE (1988) een enorme achteruitgang aangetoond van Aardtongen, die een soortgelijke oecologie hebben als Wasplaten. In (West)Duitsland staan 41 soorten Wasplaten als bedreigd of sterk bedreigd op de Rode Lijst (WINTERHOFF, 1984).

Wat hun habitatpreferenties betreft kunnen Wasplaten schematisch in zes groepen worden verdeeld. Hieronder worden alle inlandse soorten bij deze groepen ondergebracht. Tevens is de voorkomingsfrequentie vermeld volgens de volgende schaal: uiterst zeldzaam (ZZZ!) in 1-2 uurhokken (5x5 km), zeer zeldzaam (ZZZ) in 3-6 uurhokken, zeldzaam (ZZ) in 7-17 uurhokken, vrij zeldzaam (Z) in 18-47 uurhokken, niet algemeen (NA) in 48-113 uurhokken, vrij algemeen (A) in 114-246 uurhokken, algemeen (AA) in 247-426 uurhokken.

- (1) Wasplaten van allerlei typen schrale graslanden op vochtige tot droge, zure tot basische zand-, leem-, klei- en veengronden (8 soorten)
Camarophyllus niveus (Sneeuwzwammetje) A
Hygrocybe conica (Zwartwordende wasplaat) AA
Hygrocybe ceracea (Elfenwasplaat) NA
Hygrocybe psittacina (Papegaaiwammetje) A
Camarophyllus pratensis (Weidewasplaat) NA
Hygrocybe insipida (Kabouterwasplaat) Z
Hygrocybe aurantioviscida ZZ
H. glutinipes ZZ
- (2) Wasplaten met een voorkeur voor droge, basische graslanden op kalkrijke krijtverweringsgronden (10 soorten)
Camarophyllus colemanianus (Bruine wasplaat) ZZ
Hygrocybe perplexa ZZZ
Hygrocybe reai (Bittere wasplaat) ZZ
Camarophyllus berkeleyi (Bleke weidewasplaat) ZZZ!
Camarophyllus lacmus (Geelvoetwasplaat) ZZZ
Hygrocybe aurantiosplendens ZZZ!
Hygrocybe calciphila ZZZ
Hygrocybe intermedia ZZZ!
Hygrotrama phaeoxantha ZZZ!
Hygrotrama schulzeri ZZZ
- (3) Wasplaten met een voorkeur voor graslanden op zwak zure tot basische leem- en kleibodems (13 soorten)
Hygrocybe fornicata (Ridderwasplaat) ZZ
Hygrocybe konradii (Gebochelde wasplaat) Z
Hygrocybe chlorophana (Gele wasplaat) ZZ
Hygrocybe flavescens (Oranje wasplaat) ZZ
Hygrocybe marchii ZZ
Hygrocybe unguinosa (Gauwe wasplaat) ZZ
Hygrotrama foetens (Stinkende wasplaat) ZZ
Camarophyllus subradiatus ZZZ!
Hygrocybe punicea (Granaatbloemwasplaat) ZZZ
Hygrocybe quieta (Wantsenwasplaat) ZZ
Hygrocybe subglobispora ZZZ
Hygrotrama rugulosa ZZZ
Hygrocybe irrigata ZZZ!

- (4) Wasplaten met een voorkeur voor graslanden op zwak zure, zandige bodems, vooral in de duinen (9 soorten)
Camarophyllus russocoriaceus (Geurende wasplaat) Z
Hygrocybe acutoconica (Puntmutwasplaat) Z
Hygrocybe coccinea (Scharlaken wasplaat) Z
Camarophyllus fuscescens (Gevlekt sneeuwzwammetje) ZZ
Hygrocybe conicoides ZZ
Hygrocybe strictospora (Vermiljoenwasplaat) ZZ
Hygrocybe murinacea (Apothekerswasplaat) ZZZ!
Hygrocybe reidii ZZZ
Hygrocybe vitellina ZZZ
- (5) Wasplaten met een voorkeur voor graslanden en heischrale terreinen op zure, humeuze bodems (5 soorten)
Hygrocybe miniata (Vuurzwammetje) A
Hygrocybe cantharellus (Trechterwasplaat) Z
Hygrocybe laeta (Slijmwasplaat) Z
Camarophyllus subviolaceus ZZZ
Hygrocybe turunda ZZZ!
- (6) Wasplaten met een voorkeur voor moerassen en duinvalleien (4 soorten)
Hygrocybe helobia (Broze wasplaat) Z
Hygrocybe coccineocrenata (Veenmosvuurzwammetje) ZZ
Hygrocybe conicopalustris ZZZ
Hygrocybe phaeococcinea ZZ
- (7) Wasplaten met een voorkeur voor bossen op kalkhoudende leem of klei (2 soorten)
Hygrocybe viola ZZZ!
Hygrotrama atropuncta (Zwartgestippelde wasplaat) ZZZ

Fig. 1. Aantal soorten graslandpaddestoelen per uurhok in Nederland (naar gegevens BIC/NMV).



wasplaat (*H. coccinea*), Gele wasplaat (*H. chlorophana*) en de Grauwe wasplaat (*H. unguinosa*) staan er als 'common' te boek. Op grond van een analyse van excursierapporten van vóór en na 1950 blijkt een duidelijke achteruitgang van schraallandsoorten als het Sneeuwzwammetje (*Camarophyllus niveus*), de Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*) en de Grijs vorkplaat (*Cantharellula umbonata*). Paddestoelen van voedselrijke graslanden als de Geschubde inktzwam (*Coprinus comatus*), Weidekringzwam (*Marasmius oreades*) en de Dooiergele mestzwam (*Bolbitius vitellinus*) blijven in het algemeen constant of tonen een

voortgang (Arnolds, hoofdstuk 3). Het aantal bedreigde paddestoelen van de Rode Lijst met een optimum in graslanden (ARNOLDS, 1989) bedraagt 159, bijna de helft (44%) van het totale aantal soorten. Het aantal bedreigde soorten in bemeste graslanden is relatief gering: 13 van de 84 (15%). Het percentage bedreigde soorten in droge schrale graslanden schommelt tussen de 71 en 86% (Hoofdstuk 3). In natte schraallanden wordt de helft van de 30 karakteristieke soorten als bedreigd beschouwd. Vermoedelijk is dit aantal hoger, maar de mycoflora in deze biotopen is nog weinig intensief onderzocht.

De aantallen soorten graslandpaddestoelen per uurhok (5x5 km) zijn weergegeven in fig. 1. In de meeste gebieden zijn deze uitgesproken laag. Slechts in 27 hokken ($\pm 1,5\%$) komen mycologisch redelijk ontwikkelde graslanden voor met meer dan 50 soorten. De helft daarvan ligt in de duinstreek. Meer dan 80 soorten worden slechts aangetroffen in hok 24-48 (Amsterdamse Waterleidingduinen, 119 soorten), 25-21 (Kennemer Duinen, 89 soorten), 51-34 (Beatrixkanaal bij Eindhoven, 87 soorten), 37-31 (Voornes Duin, 86 soorten), 32-51 (Fort bij Rhijnauwen, 86 soorten), 62-22 (Gerendal, Valkenburg, 86 soorten) en 2-36 (Duinen Schiermonnikoog, 82 soorten). Er bestaat slechts een summiere correlatie met het totale aantal soorten paddestoelen. Streken als Noord-Drenthe, Oost-Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug zijn zeer rijk aan paddestoelen, maar het aantal graslandsoorten is gering. Ongetwijfeld zijn er plaatselijk nog onbekende waardevolle graslanden te ontdekken, naar verwachting vooral in het rivierengebied.

7.5. Graslandpaddestoelen als indicatoren voor natuurwaarden

Evenals andere organismen hebben paddestoelensoorten een bepaalde amplitudo ten aanzien van abiotische en biotische milieufactoren. Het voorkomen van een soort zegt dus iets over het milieu ter plekke, bijvoorbeeld over de zuurgraad of het stikstofgehalte van de bodem. Graslandpaddestoelen lijken vooral van groot belang als indicatoren voor de ouderdom en mate van verstoring van graslanden. Het is opvallend dat de soortenrijkdom sterk toeneemt met de duur van het graslandgebruik en dat sommige zeldzame Wasplaten alleen groeien in graslanden die tientallen, zo niet honderden jaren oud zijn. Het is duidelijk dat dergelijke biotopen van enorme biologische waarde en moeilijk vervangbaar zijn. Voor wat betreft de ongestoorde bodemvorming in graslanden zijn paddestoelen kritischer dan de meeste hogere planten. Bij de regeneratie van krijthelling-

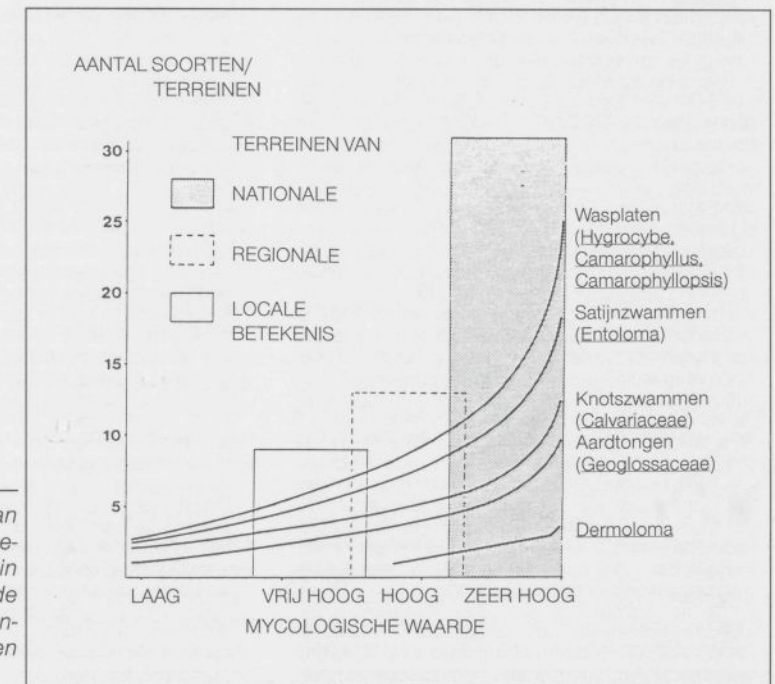


Fig. 2. De waardering van de mycologische betekenis van graslanden in Zweden op basis van de aantallen soorten van enkele indicatorgeslachten (naar NITARE, 1988).

graslanden in Zuid-Limburg, bijvoorbeeld, herbergen relatief jonge terreinen als de Wrakelberg en de Putberg al snel een aantal zeldzame hogere planten, inclusief orchideeën, maar de mycoflora is er nu nog weinig ontwikkeld. Oude krijthelling-graslanden als de Berghofweide en de Bemelerberg zijn voor paddestoelen van enorme betekenis. Een gebied als de Cannerberg is zeer rijk aan zeldzame paddestoelen, maar arm aan bijzondere hogere planten. Paddestoelen van schrale gras-

landen reageren ook zeer sterk op bemesting (Kader 2). Het is duidelijk dat de mycoflora in graslanden belangrijke additionele informatie kan verschaffen over de mate van ongestoordheid van een terrein en actuele en potentiële natuurwaarden. Deze waarde kan op verschillende manieren worden bepaald. NITARE (1988) heeft in Zweden een model ontwikkeld, waarbij de mycologische waarde bepaald wordt op grond van de aantallen soorten

van verschillende (groepen van) paddestoel-geslachten, die karakteristiek zijn voor min of meer schrale graslanden (fig. 2). Hoe hoger het soorten-aantal, des te waardevoller het terrein. Als het aantal soorten van één groep groot is, is dat voor andere indicatorgeslachten in het algemeen ook het geval, maar uiteraard niet zo sterk gecorreleerd als de lijnen in de figuur suggereren. Het aantal soorten Aardtongen ligt in ons land vrijwel steeds relatief lager. De gehanteerde soortenaantallen voor de vier categorieën graslandterreinen zijn overigens ook in Nederland goed bruikbaar. Terreinen met een zeer hoge waarde in ons land zijn ondermeer de Bemelerberg (24 soorten *Hygrocybe* en *Camarophyllus*, 12 soorten *Entoloma*, 6 *Clavariaceae*, 2 *Geoglossaceae* en 1 *Dermoloma*) en Cannerberg in Zuid-Limburg; de taluds van het Drongelens Kanaal tussen Drunen en Helvoirt, de duinen van Oostvoorne, en de Westduinen op Goeree.

Een tweede benadering is het toekennen van indicatiewaarden aan soorten afzonderlijk. In Tabel 2 zijn acht groepen paddestoelsoorten onderscheiden met een verschillende indicatiewaarde in graslanden. Drie groepen zijn indicatief voor schrale, stabiele graslanden en aanwezigheid van die soorten kan dus zonder meer als positief bestempeld worden. Ze verschillen vooral in de geïndiceerde duur van het graslandgebruik. Soorten uit de hoogst gekwalificeerde groep zijn alle zeldzaam tot zeer zeldzaam en zullen (vrijwel) nooit worden aangetroffen zonder een flink aantal soorten uit de wat minder kritische groepen 2 en 3. Groep 4 bestaat uit soorten die zich vroeg kunnen vestigen op voorheen onbegroeide terreinen en die kunnen wijzen op gunstige omstandigheden voor de ontwikkeling van schrale graslanden. Een vijfde groep omvat soorten die wijzen op een schraal, zuur, humusrijk milieu zoals dat in heischrale graslanden wordt aangetroffen. De waardering van deze groep hangt sterk af van de wenselijk geachte toestand in een terrein. In een heidevegetatie duiden ze op een bevredigende situatie maar in krijthellinggraslanden en duingraslanden indiceren ze verzuring, die veelal als ongewenst wordt beschouwd. Groep 6 zijn soorten die in sterk bemeste of gestoorde graslanden weinig of niet voorkomen, maar al in de beginfase van een verschrallingsproces kunnen optreden. Groep 7

omvat soorten van sterk bemeste agrarische graslanden, maar wel met een min of meer permanent karakter, die niet om de paar jaar worden omgeploegd en opnieuw ingezaaid. De laatste groep (8) bestaat uit soorten die in zeer voedselrijke situaties voorkomen en verstoring van de bodem goed doorstaan of zelfs prefereren. Ze komen buiten graslanden veelal voor in tuinen en op ruderaal plaatsen. Het optreden van de laatste drie groepen in schrale graslanden kan duiden op toenemende verrijking, maar zeer lokaal vóórkomen, bijvoorbeeld bij ligplaatsen van het vee is normaal en uit een oogpunt van diversiteit zelfs gewenst in grotere beweidingseenheden.

7.6. De invloed van beheer op graslandpaddestoelen

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn geworden dat de waarde van graslanden voor paddestoelen vooral bepaald wordt door de continuïteit in het beheer als onbemest grasland. Bodembewerkingen als het omploegen of scheuren van graslanden, eventueel gevolgd door herinzaai, zijn desastreus voor de mycoflora. Zulke maatregelen liggen in het reguliere natuurbeheer niet direct voor de hand, maar ze zouden kunnen worden overwogen om een vers kiembed te scheppen voor kortlevende hogere planten, bijvoorbeeld in kalkgraslanden. Voor mycologisch waardevolle gebieden is dat absoluut ongewenst. Anders ligt het met het verwijderen van de bouwvoor in voorheen sterk bemeste gebieden. De mycologische waarde van dergelijke terreinen is in het algemeen gering en zal op de ontstane schrale bodem op den duur aanzienlijk kunnen worden. Voor het behoud van graslanden is in onze streken continuering van een maal- of graasbeheer noodzakelijk. Het achterwege blijven van enig beheer leidt tot verruiging van de vegetatie, ophoping van strooisel en uiteindelijk tot successie naar struweel- of bosgemeenschappen. Een geringe verruiging leidt reeds tot een sterke teruggang van de fructificatie van graslandsaprophyten en een verschuiving van de soortensamenstelling in de richting van meer nitrofiële soorten. Vermoedelijk kunnen mycelia zich onder een verruigde vegetatie nog

Kader 2.
In memoriam

Verdwenen graslanden met een waardevolle mycofauna

Het Drongelens Kanaal

Het Drongelens Kanaal tussen Den Bosch en Drongelen is gegraven in de periode 1907-1910 ter afwatering van noordelijk Brabant ten westen van Den Bosch. Op het brede, vlakke talud aan de zuidoever heeft zich sindsdien een waardevolle graslandvegetatie ontwikkeld dankzij een langdurig hooilandbeheer en plaatselijk extensieve begrazing. De vegetatie verandert tussen Waalwijk en Cromvoirt geleidelijk van een tamelijk productief Glanshaverhooiland op rivierklei via schrale varianten daarvan met zeer veel Bevertjes en Geelhartje op zavelige bodem naar een heischraal grasland met ondermeer Blauwe knoop en Tandjesgras op zure zandgrond. Langs het Drongelens Kanaal werd in 1965 de eerste vindplaats in ons land ontdekt van de Groensteelsatijnzwam (*Entoloma incanum*), die er later algemeen bleek voor te komen. De grote mycologische waarde werd pas ontdekt op een kamp van de Katholieke Jeugdorganisatie voor Natuurstudie in oktober 1969, toen er twaalf soorten Wasplaten werden aangetroffen benevens tientallen andere graslandpaddestoelen. Later zijn hier nog een aantal aan toegevoegd, waaronder uiterst zeldzame als de Apothekerwasplaat (*Hygrocybe murinacea*) *H. subglobispora* en *Camarophyllus subviolaceus*. Gewonere soorten als Papegaai-zwammetje, Sneeuwzwammetje en Zwartwordende wasplaat groeiden er bij duizenden. Ook diverse soorten *Dermoloma*'s en veel Satijnzwammen werden er gevonden, waaronder zeldzaamheden als *Entoloma pseudoturci*, *E. corvinum* en *E. roseum*. In mycologisch opzicht behoorde het talud van het Drongelens Kanaal met de Bemelerberg en de Cannerberg tot de meest waardevolle graslanden van ons land. Sinds de vaststelling van deze waarden is de eigenaar/beheerder van het terrein, Provinciale Waterstaat van Brabant, herhaaldelijk op de grote waarden van het terrein en de noodzaak van zorgvul-

dig beheer geattendeerd, ondermeer in een uitvoerig rapport van de STICHTING VOOR MILIEUBESCHERMING EN NATUURBEHOUD 'DE WAERDMAN' te Waalwijk (1975). Er is even sprake van geweest dat de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten het beheer zou overnemen, maar die onderhandelings mislukten. Inmiddels gingen de boeren, die het talud van het kanaal als hooiland pachtten, over op steeds grotere mestgiftten. Anderzijds werden sommige van de meest schrale delen aan hun lot overgelaten en groeiden dicht met brem en struikopslag. Beide ontwikkelingen waren desastreus voor de paddestoelenflora. Van de vroegere rijkdom is nu zo goed als niets meer over.

Het graslandje bij de Beilersluis

Even ten zuiden van Beilen (Drenthe) ligt bij de Beilersluis een klein eilandje van 1500 m² ingeklemd tussen het Linthorst-Homankanaal en de sluiskom. In de zeventiger jaren was dit een schraal, zeer mosrijk stukje grasland met ondermeer Gewone veldbies, Margriet, Blauwe knoop en Tandjesgras, dat iedere twee weken trouw werd gemaaid door de sluiswachter, eerst met de zeis, later met een motormaaier. Het werd in de jaren 1974-1980 uitvoerig mycosociologisch onderzocht door ARNOLDS (1981) in het kader van een vergelijkende studie van graslandtypen. Voor paddestoelen bleek het het soortenrijkste grasland in Drenthe te zijn met in totaal 70 soorten op 500 m², waaronder zeldzaamheden als de Weidewasplaat (*Camarophyllus pratensis*), Bruine weidechampignon (*Agaricus cupreobrunneus*), Slijmwasplaat (*Hygrocybe laeta*) en de Satijnzwammen *Entoloma caesiocinctum* en *E. hispidulum*. In 1978 dreigde het terreintje te worden aangetast door het aanbrengen van een nieuwe beschoeiing. In een brief aan de Provinciale Planologische Dienst en Provinciale Waterstaat van Drenthe werd het grote mycologische belang van het graslandje benadrukt en de werkzaamheden verlieten zonder schadelijke gevolgen. In 1990 passeerde ik nog eens de Beilersluis. 'Mijn' graslandje was onherkenbaar veranderd: geploegd, opnieuw ingezaaid met een gazonmengsel en beplant met een paar lindebomen! Van de honderden Wasplaten geen spoor. Er stonden slechts enkele triviale graslandbewoners: *Mycena*'s en Breeksteeltjes.

Tabel 2.
Indicatiewaarden van paddestoelen voor natuurwaarden in matig vochtige en droge graslanden.

Groep 1. Indicatoren voor zeer oude, ongestoorde, schrale, extensief beweidde of gehooide graslanden met zeer hoge natuurwaarden.

Camarophyllus lacmus (Geelvoetwasplaat)
Camarophyllus subradiatus
Dermoloma pseudocuneifolium
Entoloma anatinum
Entoloma exile
Entoloma griseocyanum
Entoloma lividocyanulum
Entoloma madidum (Blauwe weidesatijnzwam)
Entoloma porphyrophaeum (Porfiersatijnzwam)
Entoloma prunuloides (Molenaarsatijnzwam)
Entoloma roseum
Geoglossum barlae
Hygrocybe aurantiosplendens
Hygrocybe chlorophana (Gele wasplaat)
Hygrocybe flavescens (Oranje wasplaat)
Hygrocybe intermedia
Hygrocybe murinacea (Apothekerswasplaat)
Hygrocybe perplexa
Hygrocybe punicea (Granaatbloemwasplaat)
Hygrocybe quieta (Wantsenwasplaat)
Hygrocybe unguinosa (Gauwe wasplaat)
Hygrotrama schulzeri
Hygrotrama phaeoxantha
Ramariopsis pulchella
Thuemenidium atropurpureum

Groep 2. Indicatoren voor oude, niet of weinig gestoorde, schrale, extensief beweidde of gehooide graslanden met hoge natuurwaarden.

Camarophyllus colemanianus (Bruine wasplaat)
Camarophyllus pratensis (Weidewasplaat)
Camarophyllus russocoriaceus (Geurende wasplaat)
Clavaria straminea
Clavulinopsis fusiformis
Dermoloma atrocinerum
Dermoloma cuneifolium
Entoloma amides (Zoetgeurende satijnzwam)
Entoloma cocles
Entoloma corvinum
Entoloma farinasprellum
Entoloma formosum
Entoloma incanum (Groensteelsatijnzwam)
Entoloma jubatum (Fijnschubbig satijnzwam)
Entoloma juniperinum
Entoloma kuehnerianum
Entoloma mougeotii
Entoloma plebeoides
Entoloma poliopus
Entoloma pseudoturci
Entoloma sodale
Entoloma turci

Geoglossum cookelanum (Cooke's aardtong)
Geoglossum fallax (Fijnschubbig aardtong)
Geoglossum glutinosum (Kleverige aardtong)
Geoglossum nigrum
Hygrocybe calciphila
Hygrocybe ceracea (Elfenwasplaat)
Hygrocybe coccinea (Scharlaken wasplaat)
Hygrocybe constrictospora (Vermiljoenwasplaat)
Hygrocybe fornicata (Ridderwasplaat)
Hygrocybe glutinipes
Hygrocybe marchii
Hygrocybe reali (Bittere wasplaat)
Hygrocybe subglobispora
Hygrocybe vitellina
Hygrotrama foetens (Stinkende wasplaat)
Hygrotrama phaeophylla
Poronia punctata (Speldeprikzwam, op mest)
Trichoglossum hirsutum (Ruige aardtong)

Groep 3. Indicatoren voor stabiele, schrale graslanden met aanzienlijke natuurwaarden.

Agaricus cupreobrunneus (Bruine weidechampignon)
Agaricus porphyrocephalus
Camarophyllus niveus (Sneeuwzwammetje)
Clavaria daulnocyae
Clavaria vermicularis (Wormvormige knotszwam)
Clavulinopsis corniculata (Sikkelkoraalzwam)
Clavulinopsis helveola (Gele knotszwam)
Clavulinopsis laeticolor (Fraaie knotszwam)
Clavulinopsis luteoalba (Verblekende knotszwam)
Clitopilus cretatus (Kleine molenaar)
Conocybe pubescens (Donzig breeksteeltje, op mest)
Cyathus stercoreus (Mestnestzwammetje, op mest)
Entoloma caesiocinctum
Entoloma chalybaeum
Entoloma infula
Entoloma lazulinum
Entoloma neglectum
Entoloma papillatum (Papilsatijnzwam)
Entoloma sarcitulum
Entoloma sericellum (Sneeuwvloksatijnzwam)
Entoloma serrulatum (Zwartsneesatijnzwam)
Gymnopilus flavus
Hygrocybe acutoconica (Puntmutswasplaat)
Hygrocybe conica (Zwartwordende wasplaat)
Hygrocybe insipida (Kabouterwasplaat)
Hygrocybe konradii (Gebochelde wasplaat)
Hygrocybe psittacina (Papegaaijzwammetje)
Lepiota alba (Duinparasolzwam)
Leptoglossum acerosum
Lycoperdon spadicum
Macrolepiota excoriata (Rafelige parasolzwam)
Marasmius scorodonius (Kale knoflooktaailing)
Panaeolus ater (Zwartbruine vlekplaat)
Ramariopsis kunzei
Ramariopsis tenuiramosa
Rhodocybe popinalis

Groep 4. Indicatoren voor zich ontwikkelende, schrale graslanden (pioniersoorten) met potentiële natuurwaarden.

Agrocybe pediades (Grasleemhoed)
Clavaria argillacea (Heideknotszwam)
Crinipellis stipitarius (Piekhaarzwammetje)
Entoloma undatum (Geribbelde satijnzwam)
Entoloma rusticoides (Kortstelige satijnzwam)
Octospora humosa (Groot oranje zandschijfje)
Omphalina obscurata
Omphalina pyxidata (Roodbruin trechtertje)
Omphalina velutipes
Psilocybe montana (Zandkaalkopje)

Groep 5. Indicatoren voor zure, heischrale graslanden.

Collybia butyracea (Botercollybia)
Collybia dryophila (Eikebladzwammetje)
Cystoderma jasonis
Entoloma fernandae (Heidesatijnzwam)
Entoloma hispidulum
Entoloma psilopus (Gladsteelsatijnzwam)
Entoloma vinaceum (Okervoetsatijnzwam)
Entoloma turbidum (Zilversteelsatijnzwam)
Entoloma xanthocaulon (Geelsteelsatijnzwam)
Galerina atkinsoniana
Galerina pumila (Honinggeel mosklokje)
Hygrocybe laeta (Slijmwasplaat)
Hygrocybe miniata (Vuurzwammetje)
Lycoperdon foetidum (Zwartwordende stuifzwam)
Marasmius androsaceus (Paardehaartaailing)
Mycena adonis (Adonismycena)
Mycena cinerella (Grijze mycena)
Mycena epipterygia (Graskleefsteelmycena)
Mycena galopus (Melksteelmycena)
Mycena sanguinolenta (Kleine bloedsteelmycena)
Mycena pelliculosa
Omphaliaster asterosporus (Stersporige trechterzwam)
Rhodocybe caelata
Tephroclype tesquorum (Kleine grauwwok)

Groep 6. Indicatoren voor beginnende verschraling vanuit een sterk bemeste situatie.

Anellaria semiovata (Geringde vlekplaat, op mest)
Bovista plumbea (Loodgrijze bovist)
Calocybe carnea (Roze pronkridder)
Calvatia utriformis (Ruitjesbovist)
Coprinus niveus (Witte inktzwam, op mest)
Cystoderma amianthinum (Okergele korrelhoed)
Entoloma conferendum (Sterspoorsatijnzwam)
Entoloma sericeum (Bruine satijnzwam)
Galerina heterocystis (Groot mosklokje)
Galerina vittaeformis (Barnsteenmosklokje)
Macrolepiota procera (Grote parasolzwam)
Mycena avenacea (Bruinsnedemycena)
Mycena flavoalba (Bleekgele mycena)
Rickenella fibula (Oranjegeel trechtertje)

Rickenella setipes (Paarshartrechttertje)
Psilocybe inquilina (Halmkaalkopje)
Stropharia semiglobata (Kleefsteelstropharia, op mest)

Groep 7. Indicatoren voor sterk bemeste, permanente graslanden.

Agaricus arvensis (Akkerchampignon)
Agaricus campester (Weidechampignon)
Bovista nigrescens (Zwartwordende bovist)
Clitocybe dealbata (Witte weidetrechtterzwam)
Clitocybe rivulosa (Giftige weidetrechtterzwam)
Conocybe rickeniana en verwanten
Lepista personata (Paarssteelschijnridderzwam)
Macrocyttidia cucumis (Levertraanzwam)
Marasmius oreades (Weidekringzwam)
Melanoleuca excissa (Grijze veldridderzwam)
Mycena leptoccephala (Stinkmycena)
Panaeolus acuminatus (Spitse vlekplaat)
Panaeolus subbalteatus (Gezoneerde vlekplaat)
Psilocybe semilanceata (Puntig kaalkopje)
Stropharia inuncta (Witsteelstropharia)
Vascellum pratense (Afgeplatte stuifzwam)

Groep 8. Indicatoren voor voedselrijke, efemere standplaatsen in graslanden (storingsindicatoren).

Agaricus macrosporus (Grootsporige champignon)
Agaricus vaporarius (Gordelchampignon)
Agaricus semotus (Wijnkleurige champignon)
Bolbitis vitellinus (Doolergerle mestzwam)
Clitocybe agrestis (Bleke veldtrechterzwam)
Clitocybe amarescens (Mesttrechterzwam)
Conocybe lactea (Izabelkleurig breeksteeltje)
Conocybe rickenii (Bleek breeksteeltje)
Coprinus comatus (Geschubde inktzwam)
Coprinus plicatilis groep (Plooirok)
Lepista nuda (Paarse schijnridderzwam)
Lepista sordida (Vaalpaarse schijnridderzwam)
Leucoagaricus pudicus (Blanke parasolzwam)
Lycoperdon perlatum (Parelstuifzwam)
Lyophyllum connatum (Witte bundelridderzwam)
Macrolepiota rhacodes (Kleinparasolzwam)
Melanoleuca melaleuca (Zwartwitte veldridderzwam)
Melanoleuca polioleuca
Panaeolus fimicola (Roodbruine vlekplaat)
Panaeolina foeniculii (Gazonvlekplaat)
Psathyrella gracilis (Sierlijke franjehoed)
Psathyrella prona (Kleine grasfranjehoed)
Psathyrella panaeoloides
Stropharia cyanea (Valse kopergroenzwam)
Volvariella speciosa (Gewone beurszwam)

Kader 3.
Succes van de beheerder: de Bemelerberg

De Bemelerberg herbergt momenteel het grootste aaneengesloten kalkgraslandareaal in Nederland. Lange tijd bestond het beheer uit niets doen, hetgeen leidde tot een hoge, ruige grasmat met een vervilte zode en opslag van bramen en rozen. In deze conditie werd het westelijke deel van het terrein in 1978 mycologisch onderzocht. Er werden slechts enkele soorten paddestoelen aangetroffen in weinige exemplaren, waaronder als enige interessante schraalland-indicator de Weidewasplaat (*Camarophyllus pratensis*).

In de jaren 1980-1983 werd de Bemelerberg, inmiddels begraaasd door mergellandschapen, mycologisch uitgebreid onderzocht (KUYPER & SCHREURS, 1984). Zij troffen een uiterst soortenrijke grasland-mycoflora aan, inclusief 23 soorten Wasplaten. Zij schrijven dit toe aan een herhaling van vruchtlichaamvorming van reeds aanwezige mycelia na het verdwijnen van de vervilte grasmat. Een indicatie hiervoor vormt ook de grote omvang van sommige groepen vruchtlichamen, die op een hoge leeftijd van mycelia wijst. Blijkbaar wordt bij verwaarlozing van het beheer eerste de vruchtlichaamvorming van graslandpaddestoelen onderdrukt, maar kan deze zich herstellen indien tijdig het traditionele beheer wordt hervat.

geruime tijd handhaven. Bij herstel van beheer kunnen er dan weer snel vruchtlichamen gevormd worden. Waarschijnlijk verdwijnen de meeste graslandpaddestoelen pas als de samenstelling van de vegetatie sterk verandert in de richting van ruigte, struweel of bos. Waarnemingen op de Bemelerberg (kader 3) en langs het Drongelens Kanaal wijzen daarop. In Zweden vormt het verlaten van schraallanden de belangrijkste oorzaak voor de achteruitgang van graslandpaddestoelen (NITARE, 1988) en ook in de Ardennen en andere Europese gebergten is dit een ernstige bedreiging voor deze levensgemeenschappen inclusief paddestoelen. De politiek van de EEG om marginale gronden uit de agrarische ontwikkeling te nemen, draagt hier toe bij. In Nederland worden schrale graslanden in natuurreservaten in het algemeen actief beheerd om de botanische en landschappelijke waarden in stand te houden. Dit is tevens in het belang van de mycoflora.

De twee basale in aanmerking komende beheersvormen voor graslanden zijn extensieve beweiding en een hooilandbeheer, bestaande uit het regel-

matige maaien van de vegetatie, gevolgd door verwijdering van maaisel (BAKKER, 1989). Beide varianten kunnen in voldoende voedselarme situaties leiden tot een rijke mycoflora. In het algemeen heeft extensieve beweiding de voorkeur omdat er een grotere variatie ontstaat in milieufactoren en hoogte van de grasmat, afhankelijk van verschillen in lokale beweidingsintensiteit. De begrazingsdruk moet in ieder geval zodanig zijn dat er in de nazomer en herfst flinke plekken zijn met een kort afgevreten, vaak mosrijke vegetatie. Door beweiding wordt de mycoflora verrijkt met een reeks mestpaddestoelen, waaronder een aantal zeldzame soorten, die gebonden zijn aan schrale terreinen.

In kleine terreinen en op natte, weinig draagkrachtige bodems is veelal maaibeheer te prefereren. Het is daarbij essentieel dat het maaisel wordt afgevoerd. Voor paddestoelen is het van groot belang dat het maaien plaats vindt kort vóór het fructificatieseizoen, in het algemeen september tot november.

De effecten van maaien en begrazen kunnen goed vergeleken worden in de Zuidlimburgse krijthellinggraslanden. Voorbeelden van beweidete terreinen zijn de Bemelerberg en Berghofweide; van gemaaide de Kunderberg en het Gerendal. Al deze terreinen herbergen een waardevolle mycoflora met grotendeels dezelfde soortensamenstelling. De aantallen vruchtlichamen en soorten zijn evenwel groter in de beweidete terreinen.

Speciale aandacht is nodig voor schrale rivierdijken, wegbermen, kanaaltaluds en overhoekjes in het cultuurlandschap. Deze terreinen herbergen een groot deel van de vindplaatsen van vele zeldzame graslandpaddestoelen. Naar schatting bevindt zich hier meer dan 50% van de vindplaatsen van de Granaatbloemwasplaat (*Hygrocybe punicea*), Weidewasplaat (*Camarophyllus pratensis*), Ridderwasplaat (*Hygrocybe fornicata*) en diverse Satijnzwammen (o.a. *Entoloma sodale*) en de enige recente groeiplaatsen van de zeer zeldzame Wasplaten *Camarophyllus subradiatus*, *Hygrocybe marchii*, *H. nitrata*, *H. irrigata* en de Satijnzwam *Entoloma exile*. Verhoudingsgewijs is de betekenis van deze cultuurtechnische landschapselementen voor de mycoflora groter dan voor hogere planten. Een optimaal beheer bestaat uit het één of twee maal per jaar kort afmaaien van

de vegetatie, gevolgd door het afvoeren van het maaisel. Voor grotere eenheden als dijkvakken komt ook een zeer extensieve beweiding in aanmerking. Het niet uitvoeren van beheer of het achterblijven van maaisel, nog steeds de meest gangbare methode in het bermbeheer, leidt tot veruiging en het verdwijnen van de mycologische waarden. Deze terreinen zijn zeer kwetsbaar voor verstoringen door graafwerkzaamheden, waaronder het afschrapen van de bovengrond van bermen, en voor bemesting.

7.7. Herstelbeheer en natuurontwikkeling

Om natuurwaarden te herstellen wordt in sommige gebieden met een voormalig intensief agrarisch gebruik een verschrallingsbeheer ingezet, wederom in de vorm van maaien en afvoeren of beweiden. Het succes van deze maatregelen voor de mycoflora (en ander organismen) is sterk afhankelijk van de uitgangssituatie. Een hoog gehalte aan organische stof is in het algemeen ongunstig voor verschralling, vooral in combinatie met een lage grondwaterstand. Maaien leidt tot sneller resultaat dan alleen beweiding. Enkele voorbeelden ter illustratie. Op het Noorderveld, een landbouwenclave op heidepodzol in het Dwingelderveld bij Kraloo, wordt sinds 25 jaar verschralling nagestreefd met schapenbegrazing. De mycoflora is er nog steeds karakteristiek voor matig bemest grasland en bevat geen bijzondere soorten. Op het Eexterveld bij Anderen, een heideontginning met leem in de ondiepe ondergrond, vestigden zich enkele verschrallingsindicatoren in lage aantallen circa 20 jaar na aanvang van schapenbegrazing, ondermeer het Papegaaizwammetje (*Hygrocybe psittacina*) en de Kleverige Aardtong (*Geoglossum glutinosum*). In dit terrein hadden zich ook reeds schraallandplanten gevestigd zoals Struikheide en Tormentil. Op een krijthelling op de Grachterberg bij Valkenburg hebben zich na 20 jaar schapenbegrazing al een aantal interessante graslandsoorten gevestigd, waaronder drie Wasplaten. In andere gevallen wordt de gehele voedselrijke of verontreinigde bovengrond verwijderd, waardoor er een onbegroeid substraat overblijft. Men kan er

van uitgaan dat zulke bodems weinig of geen resten van mycelia bevatten. De ontwikkeling van de mycoflora op 1.5 ha eigen land te Holthe bij Beilen is gevolgd vanaf de verwerving in 1975. Op een voormalige aardappelakker heeft zich nu een schrale, mosrijke schapenweide ontwikkeld met planten als Zandblauwtje en Zandhaarmos. De samenstelling van de mycoflora komt overeen met die van matig bemeste graslanden met soorten als Roze pronkridder (*Calocybe carnea*) en Bruine satijnzwam (*Entoloma sericeum*). Indicatoren van schraallanden als Wasplaten ontbreken nog geheel. Twee soorten, het Vuurzwammetje (*Hygrocybe miniata*) en de Slijmwasplaat (*Hygrocybe laeta*) hebben zich evenwel in 1990 gevestigd op een klein talud van een kunstmatige vijver, die in 1978 is gegraven. Opmerkelijk is ook de vestiging in 1990 van het zeldzame Veenmosvuurzwammetje (*Hygrocybe coccineocrenata*) in een kunstmatige moerasje op beton van een paar vierkante meter dat in 1979 was aangelegd met kale turven, die spontaan door Veenmos waren begroeid.

In Zuid-Limburg tracht men krijthellinggraslanden te ontwikkelen op voormalige akkers op hellingen met ondiepe kalkverweringsbodems, ondermeer op de Wrakelberg en de Putberg. Deze terreinen, vooral het eerste, herbergen reeds een typische vegetatie van kalkgraslanden met vele zeldzame hogere planten, maar de mycoflora is er relatief arm met slechts enkele karakteristieke Wasplaten. Een interessant voorbeeld van natuurbouw is de proeftuin van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek bij Kasteel Broekhuizen te Leersum. Hier zijn in 1972 19 verschillende substraten van elders aangevoerd, elk op een oppervlakte van 20 tot 75 m². Daarna is jaarlijks een beheer toegepast van maaien en afvoeren. De ontwikkeling van de mycoflora is gevolgd in de periode 1982-1986 (Dekker, Bremer & Londo, in voorber.). Op voedselrijke, humusrijke tuingrond is de mycoflora relatief soortenarm en bevat die voornamelijk soorten uit de groepen 7 en 8. Op sommige voedselarme substraten hebben zich echter al interessante paddestoelen gevestigd van schrale graslanden (groep 3), zoals de Papilsatijnzwam (*Entoloma papillatum*) in 10 vakken op zavelige en zandige bodems, de Gele knotszwam (*Clavulinopsis helvela*) in drie vakken op löss, mergel, kalkrijke zavel en duinzand, het Papegaaizwammetje (*Hygrocybe*

psittacina) in één vak op kalkrijke zavel, het Sneeuwzwammetje (*Camarophyllus niveus*) in één vak op duinzand en de Kabouterwasplaat (*Hygrocybe insipida*) al na zes jaar in één vak met löss.

Uit deze waarnemingen blijkt dat graslandpaddestoelen in het algemeen de voor hen geschikt milieu weten te bereiken, zelfs als het om kleine, geïsoleerde plekken gaat. Wat dat betreft verschillen ze van veel moeilijk verspreidende dieren en planten. Dit betekent ook dat paddestoelen in principe betrouwbaarder milieu-indicatoren vormen. Hun eventuele afwezigheid staat in direct verband met de milieuomstandigheden ter plekke en kan niet door verspreidingsafhankelijke factoren worden verklaard.

Voorts blijkt dat de eerste verschrallingsindicatoren fructificeren zo'n tien jaar na het beschikbaar komen van een geschikt, voedselarm substraat. Het is in principe mogelijk dat de mycelia zich eerder vestigen en die tijd nodig hebben om voldoende uit te groeien. Soorten van zeer oude graslanden (groep 1) worden in recente natuurontwikkelingsprojecten, overeenkomstig de verwachtingen, nog niet aangetroffen.



7.8. Maaien en grazen in andere biotopen dan graslanden

Maai-beheer wordt ook toegepast in moerasgebieden, ondermeer in rietlanden, trilvenen en natte duinvalleien. Over de mycoflora van deze biotopen is relatief weinig bekend, over de invloed van beheersmaatregelen nog minder. Sommige soorten paddestoelen zijn gebonden aan overjarige stengels van moerasplanten, zoals de Rietmycena (*Mycena belliae*). Anderzijds lijken de meeste moeraspaddestoelen gevoelig voor strooiselophoping en verruiging in niet gemaaide rietmoerassen, zoals het Broze vuurzwammetje (*Hygrocybe helobia*).

Een maairegime in duinvalleien heeft in het algemeen een positief effect, ondermeer op de karakteristieke Donkerrode wasplaat (*Hygrocybe phaeoccinea*) en Zwartwordende wasplaat (*H. conica*). Indien er Kruipwilg in de vegetatie aanwezig is, heeft maaien een sterk stimulerend effect op (de vruchtlichaamvorming van) ectomycorrhizapaddestoelen die met die plant zijn geassocieerd. Het mechanisme achter deze stimulans is onbegrepen.

Extensieve beweiding wordt al geruime tijd toegepast in heidegebieden om verjonging van heideplanten te bevorderen en boomopslag en vergrassing tegen te gaan. Ook hier heeft beweiding een positief effect op de paddestoelenflora zolang er voldoende variatie in jonge en oude heideplekken blijft bestaan. Meer recent heeft men begrazing ge(her)introduceerd in een aantal bossen. De invloed hiervan op de mycoflora is nog onvoldoende bekend, ook in verband met de korte duur van dit beheer. Het is opvallend dat introductie van grote grazers in schrale natuurgebieden onmiddellijk leidt tot vestiging van een aantal mestpaddestoelen die in cultuurland zeldzaam zijn, in de eerste plaats de Geringde

Fig. 3. De verspreiding van *Hygrocybe*-graslanden in Nederland, gekenmerkt door het voorkomen van tenminste 5 soorten Wasplaten (geslachten *Camarophyllus*, *Hygrocybe*, *Hygrotrama*), 1 = 5-6 soorten, 2 = 7-9 soorten, 3 = 10-15 soorten, 4 = > 15 soorten (naar ARNOLDS, 1980).

vlekplaat (*Anellaria semiovata*). Mogelijk worden ook mycorrhizapaddestoelen door begrazing bevorderd, vermoedelijk door vermindering van de strooiselaccumulatie (Baar, hoofdstuk 5).

7.9. Literatuur

- ARNOLDS, E., 1980. De oecologie en sociologie van Wasplaten. *Natura* 77: 17-44.
- ARNOLDS, E., 1981. Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands, Vol. 1 *Bibliotheca mycol.* 8 J. Cramer, Vaduz.
- ARNOLDS, E., 1982. Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Part 2. Autecology - Part Taxonomy. *Bibliotheca mycol.* 90. J. Cramer, Vaduz.
- ARNOLDS, E., 1989. A preliminary Red Data List of macrofungi in the Netherlands. *Persoonia* 14: 77-125.
- ARNOLDS, E. & DE VRIES, B., 1989. Oecologische statistiek van de Nederlandse macrofungi. *Coolia* 32: 76-86.
- BAKKER, J.P., 1989. Nature management by grazing and cutting. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, Boston, London.
- COOL, C. & VAN DER LEK, H., 1935. Paddestoelenboek deel 2, 3e druk. Amsterdam.
- KUYPER, Th.W. & SCHREURS, J., 1984. Enkele opmerkingen over de paddestoelenflora van de Bemelerberg. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 34: 53-55.
- NITARE, J., 1988. Jordtungor, en svampgrupp på tillbakegång i naturliga fodermaker. *Svensk bot. Tidskr.* 82: 341-368.
- ORTON, P.D., 1960. *Hygrophorus* in: New checklist of British agarics and boleti. Part Notes on genera and species in the list. *Trans. Br. mycol. Soc.* 43: 247-271.
- RALD, E., 1985. Vokshatte som indikatorarten for mykologisk vaerdifulde overdrevslokaliteter. *Svampe* 11: 1-9.
- RALD, E., 1986. Vokshattelokaliteter på Sjaelland. *Svampe* 13: 1-10.
- SCHWEERS, A.C.S., 1949. De *Hygrophorus*weide, een associatie. *Fungus* 19: 17-18.

STICHTING DE WAERDMAN, 1975. Inventarisatie van het afwateringskanaal van 's Hertogenbosch naar Drongelen. Rapport De Waerdman, Waalwijk.

WESTHOFF, V. & DEN HELD, A.J., 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Thieme & Cie. Zutphen.

WINTERHOFF, W., 1984. Vorläufige Rote Liste der Grosspilze (Makromyzeten). In: J. Blab, E. Nowak, W. Trautmann & H. Sukopp (eds.), Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland 4. Aufl.: 162-184. Kilda, Greven.



Trichoglossum hirsutum, Ruige aardtong

8. Paddestoelen en natuurbeheer: enkele conclusies⁸

G.J. KEIZER

8.1. Inleiding

Onderzoek naar de functie van paddestoelen binnen natuurlijke of door mensen beheerde oecosystemen en naar het voorkomen en de verspreiding van paddestoelen in Nederland heeft inmiddels overtuigend de noodzaak aangetoond om tot een gericht beschermingsbeleid voor de inheemse paddestoelenflora te komen.

Door ruilverkaveling, versnippering van het landschap en habitatvernietiging, door daling van de grondwaterstand, door toename van het gebruik van natuurlijke en kunstmeststoffen, door milieuvervuiling, door verzuring en door veranderingen in het bosbeheer en het beheer van graslanden en bermen, is er een enorme verschuiving tussen en binnen de verschillende functionele groepen van paddestoelen waargenomen. Met name de ectomycorrhizavormende symbionten en graslandpaddestoelen zijn afgenomen, terwijl hout-, strooisel- en humusafbrekende paddestoelen en parasieten zijn toegenomen (Arnolds, hoofdstuk 3).

Aan de Rode Lijst van (met uitsterven) bedreigde of uitgestorven soorten van de inheemse flora en fauna, waarop eenderde van alle in Nederland voorkomende plantensoorten, 48 vogelsoorten, en 17 soorten reptielen en amfibieën voorkomen, kan ook bijna eenderde van de 3400 inheemse paddestoelensorten worden toegevoegd (ARNOLDS, 1989).

Een hoge biodiversiteit, ook waar het de paddestoelenrijkdom en mycologische natuurwaarden betreft, vertegenwoordigt niet alleen een functioneel oecologisch, maar tevens een ethisch en esthetisch belang. Voortgaand onderzoek naar veranderingen in het voorkomen van paddestoelen blijft dan ook noodzakelijk. Dit onderzoek zal voor een belangrijk deel in door natuurbeschermingsorganisaties beheerde terreinen plaatsvin-

den. Mycologen en natuurbeschermers zijn dan ook als het ware tot elkaar veroordeeld.

De geografische spreiding van mycologisch waardevolle gebieden komt slechts ten dele overeen met die van floristisch waardevolle terreinen, zoals de duinstreek en Zuid-Limburg (Arnolds, hoofdstuk 3). Paddestoelenrijkdom blijkt sterk afhankelijk van het (voort)bestaan van voor paddestoelen specifieke habitats en van schrale graslanden, heiden en heischrale graslanden (Arnolds, hoofdstuk 7), van bosreservaten (Veerkamp, hoofdstuk 4), van kanaaltaluds, dijken en bermen (Keizer, hoofdstuk 1), van venen en moerassen, en van naaldbossen met een refugiumfunctie. De mycologische waarde van (rivier)kleibossen en -lanen, jonge polders en enkele pleistocene bosgebieden duidt voor paddestoelen op andere oecologische indicatiewaarden dan voor groene planten. Al deze gebieden verdienen aparte aandacht in het natuurbeschermingsbeleid.

8.2. Commissie Paddestoelen en Natuurbehoud

Regelmatig overleg over en samenwerking op het gebied van mycologisch onderzoek vormt een gedeeld belang van zowel de natuurbeschermings- en natuurbeherende instanties, als ook van de beroeps- en amateur-mycologen verenigd in de Nederlandse Mycologische Vereniging. De Commissie Paddestoelen en Natuurbehoud is het aanspreekpunt voor coördinerende, ondersteunende en begeleidende activiteiten op dit gebied.

Kwalitatief en kwantitatief onderzoek in de vorm van inventarisaties en monitoring van paddestoelen zal in de volgende drie gevallen voor de beheerder of beherende instantie zeker relevant zijn:

- Bij de vaststelling van de mycologische waarde als onderdeel van de natuurwaarde van terreinen en biotopen en het mede op grond daarvan vaststellen van een beheersplan dat zich op bescherming, behoud of ontwikkeling van de (mycologische) natuurwaarde van een terrein of biotoop met de status van een beschermd natuurgebied of reservaat richt.
- Bij de vaststelling van de effecten van biotische en abiotische invloeden, mede op grond van de aan- of afwezigheid van bepaalde paddestoelen (indicatorsoorten) op de natuurlijke waarde van terreinen en biotopen en bij het vaststellen en de evaluatie van beheersmaatregelen die tot een eventueel herstel van oorspronkelijke natuurwaarden kunnen leiden.
- Bij de evaluatie van de effecten van specifieke beheersmaatregelen zoals het verhogen van de grondwaterstand, het laten stuiven van duinen, maaien en begrazen (Arnolds, hoofdstuk 7), bosbemesting en -bekalking (De Vries en Kuyper, hoofdstuk 6), plaggen en humus- en strooiselroof (Baar, hoofdstuk 5) of van spontane ontwikkeling en successie (Veerkamp, hoofdstuk 4), waarbij specifieke groepen van paddestoelen in het geding zijn, op het behoud, de ontwikkeling of het herstel van natuurwaarden.

Het blijft daarbij uiteindelijk aan de beheerder of de beherende instantie om op grond van de verzamelde informatie en adviezen al dan niet de afweging ten gunste van mycologische (ontwikkelings)waarden ten opzichte van (soms) tegengestelde floristische (ontwikkelings)waarden te maken.

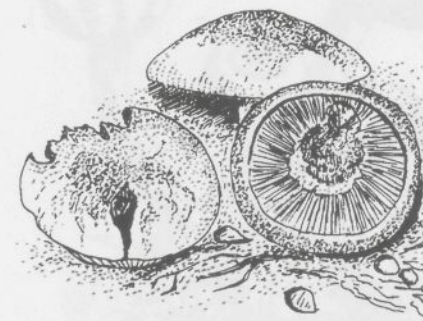
Elk beheersplan en zeker de beheersplannen voor de eerder genoemde mycologisch waardevolle gebieden en biotopen, zou in de nabije toekomst een paragraaf aan de mycologische (ontwikkelings)waarde van een terrein moeten wijden.

Tot slot noem ik enkele voorbeelden van het belang dat paddestoelenonderzoek, uitgevoerd door amateur- en beroepsmycologen in de natuurbescherming en het natuurbeheer vertegenwoordigt:

- Monitoring van de veranderingen in de mycoflora vanaf de invoering van begrazing door koeien in de Imbosch.
- Het verstrekken van op behoud van de myco-

flora gerichte beheersadviezen voor kleinschalige natuurgebieden als het Fort Rhijnauwen te Bunnik (Keizer, hoofdstuk 1).

- Het doen van voorstellen voor het behoud van mycologisch waardevolle lindelannen met schrale bermen op het landgoed Beverweert te Werkhoven en nabij het landgoed Hof van Moerkerke te Mijnsheerenland.
- De kennis van de vindplaats van de voor Nederland unieke Fijschubbige bundelzwam (*Pholiotta lucifera*), hetgeen voor een districtsbeheerder van een plantsoenendienst aanleiding was om in overleg met de amateur-mycoloog, die hem op de aanwezigheid van de paddestoelen had gewezen, aan Rijkswaterstaat te verzoeken af te zien van voorgenomen onderhoud aan een getijdengriend en van het verwijderen van drijfhout uit het vloedmerk.
- Het systematisch karteren en inventariseren van de Stiphoutse bossen in Helmond (LAMMERS et al., 1993) en natuurgebieden op de Zeeuwse eilanden (KUIJS, 1988, 1991, 1993) met de bedoeling om op korte termijn voorstellen te doen voor beheer.
- Het in overleg met de eigenaar terug laten planten van stekken van de omgewaaide populieren en het kort laten houden en verwijderen van op-



Agaricus devoniensis, Zeeduinchampignon

⁸ Commissie Paddestoelen en Natuurbehoud, Albrandwaardsedijk 4, 3171 TH Poortugaal

slag in de mycologisch opzicht rijke Abelenlaan op het landgoed Mariënwaard te Beesd en het doen van suggesties voor heraanplant van de Notenlaan in Zeist, het enige paddestoelen-reservaat in Nederland.

- Het pleidooi om op grond van mycologisch onderzoek aan naaldbossen in de duinen een refugiumfunctie voor kalkminnende inheemse dennenbegeleiders toe te kennen (Keizer, hoofdstuk 1).
- Sinds 1981 in de Duinen van Oostvoorne uitgevoerde inventarisaties van voorjaars- en herfstpaddestoelen in verschillende biotopen (KEIZER, 1990). De verzamelde gegevens werden met over de periode 1950 tot 1980 verzamelde gegevens vergeleken. Een bijlage met adviezen en suggesties voor het op een later tijdstip vast te stellen beheersplan werd aan het onderzoeksverslag toegevoegd.
- Een schriftelijke reactie op de voorgenomen beheersplannen voor de Coepelduinen bij Noordwijk en de toezegging om in de uitvoering van de beheersplannen zoveel mogelijk rekening



Tulostoma brumale, Gesteelde stuifbal

met de kwetsbare mycoflora te houden.

- Een vanaf 1985 uitgevoerd onderzoek naar het voorkomen van paddestoelen in een vochtige duinvallei van de Amsterdamse Waterleidingduinen, dat tot de conclusie leidde dat zich in de vallei een waardevol Wasplatengrasland had ontwikkeld, hetgeen aanleiding gaf tot aanbevelingen voor verder onderzoek en beheer (BECKER & BAEYENS, 1992).
- Enkele in 1992 op verzoek van de beheerder uitgevoerde inventarisaties met de bedoeling om de mycologische waarde van de Oost- en Middelduinen vast te stellen, lieten zien dat het gebied in een aantal opzichten een tenminste vergelijkbare tot mogelijk grotere mycologische waarde vertegenwoordigt dan het mycologisch zeer waardevolle gebied de Westduinen. Afspraken zijn gemaakt over vervolginventarisaties en over monitoring van op verbetering van de natuurwaarde gerichte beheersmaatregelen.

Verskillende leden van de Nederlandse Mycologische Vereniging hebben hun bijdrage geleverd aan de totstandkoming van reizende en permanente (foto)tentoonstellingen en aan brochures en diaserieën op het gebied van paddestoelen en natuurbehoud voor onderwijsdoeleinden en publieksvoorlichtingsactiviteiten.

Een oproep van de Commissie Paddestoelen en Natuurbehoud in het verenigingsblad *Coolia* leidde tot het aanvragen van vergunningen voor paddestoeleninventarisaties in een tiental terreinen van Staatsbosbeheer, waarvoor binnen enkele jaren een beheersplan zal worden vastgesteld.

Het is en blijft gewenst dat de natuurbeherende en natuurbeschermende instanties gebruik maken van de bemiddelings-, begeleidings- en adviesmogelijkheden van de Commissie Paddestoelen en Natuurbehoud op het gebied van onderzoek door leden van de Nederlandse Mycologische Vereniging, waar mogelijk in samenwerking met plaatselijke werkgroepen. Door deze samenwerking kan zorg worden gedragen voor mycologische paragrafen in toekomstige beheersplannen.

8.3. Literatuur

- ARNOLDS, E., 1989. A preliminary Red Data list of macrofungi in the Netherlands. *Persoonia* 14: 77-125.
- BECKER, A. & BAEYENS, G., 1992. Wasplaten en andere paddestoelen in een vochtige vallei van de Amsterdamse Waterleidingduinen. *Levende Natuur* 93: 111-117.
- KEIZER, G.J., 1990. De paddestoelen van de duinen van Oostvoorne, Mildenburg en het Overbosch; 41 pp, 5 bijlagen.
- KUIJS, W.J.D., 1988. De paddestoelen van Zuid-Beveland. KNNV, 201 pp.
- KUIJS, W.J.D., 1991. De paddestoelen van Schouwen-Duiveland. KNNV, 208 pp.
- KUIJS, W.J.D., 1993. De paddestoelen van Noord-Beveland. KNNV, 181 pp.
- LAMMERS, H., RAAJMAKERS, L. & WASSER, J., 1993. De Stiphoutse Bossen in ecologisch perspectief. KNNV, Afdeling Helmond.

Summary

This publication contains the revised and enlarged texts of lectures held at the symposium entitled "Fungi and Nature Management" organized by the Scientific Committee and the Committee on Fungi and Nature Conservation of the Netherlands's Mycological Society at Wageningen, 20 March 1993. The aim of the symposium was to bring together mycologists and nature conservationists and managers to discuss practical aspects of management aimed at development, restoration, and conservation of localities with a rich mycoflora.

Chapter 1 provides a short history of nature conservation and management in the Netherlands, and focuses on the awareness that conservation alone is insufficient to prevent a further decline of habitats and that hence active management is essential for the preservation of species and communities. Several considerations how management of mycologically valuable habitats can be integrated in general management practices are discussed. As an example the potential tension between conservation of the ectomycorrhizal flora associated with exotic conifers and replacement of exotics by indigenous tree species is mentioned. Development of new sites is also discussed, but it is at present unclear whether rare and threatened mushrooms can profit from such measures. Considering that nature development programs aim at dynamic environments and that habitats that are rich in rare and threatened fungi require a stable environmental regime, careful management of existing sites should be the first priority.

Chapter 2 treats the importance of fungi for the

functioning of ecosystems. Three main functional groups can be recognized, viz. ectomycorrhizal fungi, litter saprotrophs, and wood parasites and saprotrophs. Due to their high diversity, different functional roles, and ecological specialization, fungi are very important indicators for environmental change. Not all species inhabit different ecological niches. Ecologically equivalent species create functional redundancy that contributes to ecosystem resilience.

Threatened fungi in the Netherlands are dealt with in Chapter 3. The period of 1900-1950, coinciding with a maximum biological richness with regard to landscape and species diversity, is usually taken as a point of comparison. During the last decades the macromycete flora in the Netherlands has shown tremendous changes. Litter-inhabiting saprotrophs have remained more or less constant, although nitrogen sensitive species have declined and nitrotolerant and nitrophilic species have increased. Litter saprotrophs in grasslands and heathlands have strongly declined. Wood saprotrophs and parasites have strongly increased, especially the species growing on deciduous wood. Almost all of the ectomycorrhizal fungi have dramatically declined. A Red Data list of fungi that are threatened contains 944 species. Causes for the decline of the mycoflora in the Netherlands include destruction of habitats, lowering of ground water table, use of fertilizers, eutrophication and acidification by air pollution, and changes in management practices in forests and other habitats.

Chapter 4 describes the impact of forest succession on the fungus flora. There is a growing tendency to stop

management in forests completely, because autonomous processes in forests after cessation of management are expected to increase natural values. Considering the pollution climate in the Netherlands (eutrophication and acidification) it is predicted that a continuing forest succession will lead to further impoverishment of the ectomycorrhizal flora; that ectomycorrhizal and litter saprotrophic fungi that are characteristic for nutrient-poor sites with a mor profile will be replaced by species that are characteristic for a moder and mull profile; and that in the long term species characteristic for coarse woody debris will increase. It is therefore concluded that cessation of management in previously nutrient-poor ecosystems that are now strongly eutrophied and acidified because of atmospheric deposition will not lead to a restoration of former species diversity.

Removal of humus and litter layers, in which large amounts of nitrogen have been accumulated, as a management practice is discussed in Chapter 5. A number of field experiments in Scots pine forests where the humus profile has been removed are discussed. Such measures led to a partial restoration of the ectomycorrhizal flora, although the most critical species did not (yet) reappear possibly because of the high amounts of organic matter and nutrients in the uppermost mineral layers. Absence of fungal inoculum (mycelium, spores) might also play a role. Removal of litter and humus, in combination with selective cutting of trees, is recommended for pine and oak forests on previously nutrient-poor drift sands.

Fertilization and liming of forests as restoration manage-

ment practices are discussed in Chapter 6. As the organic profile in forests is now very nitrogen-rich, application of lime will strongly increase nitrogen dynamics. This will further negatively affect the already depauperate mycorrhizal flora, and nitrogen-sensitive saprotrophic species will be replaced by nitrophilic species. Recovery after liming is probably a slow process. Therefore liming should not be recommended as a management practice. Application of phosphorus, potassium, and magnesium do not seem to have large impacts on the macromycete flora and for that reason does not seem to be useful for the restoration of fungal species diversity.

Management of grasslands is discussed in Chapter 7. Continuity in management as unfertilized grassland, combined with mowing and/or grazing, is essential to conserve the high species diversity. Restoration and development of species-rich grasslands are long-term processes. Even though such species seem capable to colonize small isolated suitable sites, it would at least take ten years before the first species that are indicators for successful management are found. A list with fungal indicator species for different types of grassland vegetation is provided.

In Chapter 8 the conclusions of the symposium are summarized. Special attention is given to the activities of the Committee on Fungi and Nature Conservation. Examples are given how research by (amateur) mycologists can contribute to nature conservation and management.



Coprinus micaceus, Glimmerintzwam

Wetenschappelijke namen

Wetenschappelijke
namen

abietinum, Trichaptum

50

abrutribulbus, Agaricus

54

acerosum, Leptoglossum

84

acuminatus, Panaeolus

85

acutella, Inocybe

10

acutoconica, Hygrocybe

79, 84

adonis, Mycena

85

adusta, Bjerkandera

23, 37, 49, 50

adusta, Russula

61

agathosmus, Hygrophorus

38

agrestis, Clitocybe

85

alba, Lepiota

77, 84

albobrunneum, Tricholoma

33, 61

albiviolaceus, Cortinarius

33, 36

amarescens, Clitocybe

77, 85

ameides, Entoloma

84

amianthinum, Cystoderma

69, 85

amicta, Mycena

35

anatinum, Entoloma

84

androsaceus, Marasmius

22, 34, 35, 54, 69, 85

annosum, Heterobasidion

71

anomalus, Cortinarius

52

antennata, Bispora

50

anthracophilum, Hebeloma

68

aplanatum, Ganoderma

37, 49

archeri, Anthurus

35, 37

argillacea, Clavaria

36, 38, 80, 85

argyreum, Tricholoma

33

armillatus, Cortinarius

38

arvensis, Agaricus

85

asterophora, Nyctalis

36

asterosporus, Omphaliaster

85

astragalina, Pholiota

36

ater, Panaeolus

84

atkinsoniana, Galerina

85

atrocinereum, Dermoloma

84

atropuncta, Hygrotrama

79

atropurpureum, Thesiumidium

84

atrotomentosus, Paxillus

50

atrovirens, Mycelium radialis

69

aurantiaca, Stropharia

36, 37

aurantiacum, Hydnellum

33

aurantiosplendens, Hygrocybe

79, 84

aurantioviscida, Hygrocybe

79

avenacea, Mycena

85

badia, Oudemansiella

39

badius, Xerocomus

61

barlae, Geoglossum

84

belliae, Mycena

39, 75, 88

berkeleyi, Camarophyllus

79

betulinus, Lentizes

23, 36, 50

betulinus, Piptoporus

23, 37, 49

bibulus, Cortinarius

38

bicolor, Laccaria

60, 61

bolaris, Cortinarius

33

bombycina, Volvariella

38

bongardii, Inocybe

39

bovinus, Suillus

36, 60, 61

bovista, Disciseda

38

brevispora, Inocybe

61

brumalis, Polyporus

37, 50, 75

bulbosa, Mycena

77

butyracea, Collybia

85

caelata, Rhodocybe

85

caesiocinctum, Entoloma

82, 84

caesius, Tyromyces

36, 37

caespitosus, Marasmiellus

77

calcipila, Hygrocybe

79, 84

calyptrata, Galerina

34, 35, 69

campester, Agaricus

77, 78, 85

candicans, Clitocybe

34

cantharellus, Hygrocybe

79

capnoides, Hypholoma

50

carnea, Calocybe

85, 87

carneolutea, Schizopora

36

centrifuga, Phlebia

51

ceracea, Hygrocybe

79, 84

cervinus, Pluteus

74

cetratum, Entoloma

69

chalybaeum, Entoloma

84

chlorophana, Hygrocybe

79, 80, 84

chrysorrheus, Lactarius

33, 34

cibarius, Cantharellus

20, 33, 34, 35, 36, 38

cinerella, Mycena

85

cinnabarinus, Pycnoporus

36

cinnamomeolutea, Dermocybe

20

citrinella, Antrodia

50

citrinum, Scleroderma

34, 37, 61

clypeatum, Entoloma

29

coccinea, Hygrocybe

38, 79, 80, 84

coccinea, Sarcoscypha

29, 39

coccineocrenata, Hygrocybe

79, 87

coeles, Entoloma

84

colemanianus, Camarophyllus

79, 84

coliforme, Myriostoma

39

collabens, Jungnhunia

50

colossus, Tricholoma

38

columbetta, Tricholoma

33

comatus, Coprinus

80, 85

commune, Schizophyllum

36

confendum, Entoloma

85

confluens, Phellodon

33

conica, Hygrocybe

79, 84, 88

conicoides, Hygrocybe

79

conicopalustris, Hygrocybe

79

connatum, Lyophyllum

85

conscriptus, Hymenoscyphus

10

constrictospora, Hygrocybe

79, 84

cookeianum, Geoglossum

84

corniculata, Clavulinopsis

77, 84

cornucopioides, Craterellus

38

corvinum, Entoloma

82, 84

cretatus, Clitopilus

84

croceoconia, Dermocybe

61, 74

croceus, Aurantioporus

49

crustuliniforme, Hebeloma

52

cucumis, Macrocyctidia

85

cuneifolium, Dermoloma

77, 84

cupreobrunneus, Agaricus

82, 84

cyanea, Stropharia

85

daulnoyae, Clavaria

85

dealbata, Clitocybe

84

delica, Russula

52

delicatella, Hemimycena

54

deterimus, Lactarius

52

deusta, Ustulina

50

ditopa, Clitocybe

70

dryophila, Collybia

29, 85

edulis, Boletus

36, 52

emetica, Russula

61

epipterygia, Mycena

45

erinaceus, Hericium

89

erythrinus, Cortinarius

59

erythropus, Boletus

36

euchroum, Entoloma

38

evolvens, Cylindrobasidium

50

excissa, Melanoleuca

85

excoriata, Macrolepiota

38, 84

exile, Entoloma

84, 86

fallax, Geoglossum

84

farinaprellum, Entoloma

84

fasciculare, Hypholoma

34

fernandae, Entoloma

84

ferrugineofuscus, Phellinus

50, 61

fibula, Rickenella

75, 85

filipes, Mycena

70

fimbriatum, Tulostoma

38

fimicola, Panaeolus

85

flavescens, Hygrocybe

79, 84

flavida, Spathularia

38

flavidus, Suillus

38

flavoalba, Mycena

75, 85

flavovirens, Tricholoma

33, 36, 61

flavus, Gymnopilus

84

flurii, Suillus

20

focale, Tricholoma

11, 61

foenicicii, Panaeolina

27, 77, 85

foetens, Hygrotrama

79, 84

foetidum, Lycoperdon

85

fomentarius, Fomes

26, 36, 37, 49

fornosus, Entoloma

84

fornicata, Hygrocybe

77, 79, 84, 86

fragilis, Russula

34, 52

friesii, Inocybe

52

frondosa, Grifola

49

fuligineaalba, Bankera

38

fuscescens, Camarophyllus

79

fusiformis, Clavulinopsis

84

fusisporus, Cortinarius

20, 33, 61

galericulata, Mycena

34, 71, 75

galopus, Mycena

23, 37, 85

geesterani, Agaricus

35

gelatinosum, Pseudohydnum

50

gemmata, Amanita

61

geophilum, Cenococcum

20

gibbosa, Trametes

23

gigantea, Phlebiopsis

50

glutinipes, Hygrocybe

79, 84

glutinosum, Geoglossum

84, 87

gracilis, Psathyrella

85

graminum, Marasmius

75

granulata, Coprobia

75

granulatus, Suillus

20

graveolens, Russula

59

grevillei, Suillus

27

griseocyanum, Entoloma

84

guttata, Limacella

39

haematopus, Mycena

71

haemorrhoidarius, Agaricus

54

helobia, Hygrocybe

79, 88

helveola, Clavulinopsis

84, 87

henningsii, Pholiota

38

hepatica, Fistulina

24, 49

hepaticus, Lactarius

60, 61, 69

heterocystis, Galerina	85	napipes, Inocybe	54	proxima, Laccaria	61
hirsutum, Stereum	23, 50	nauseosa, Russula	52	prunuloides, Entoloma	84
hirsutum, Trichoglossum	84	nebularis, Clitocybe	35, 37, 54	prunulus, Clitopilus	36, 59
hispidulum, Entoloma	82, 85	neglectum, Entoloma	84	pseudocuneifolium, Dermoloma	84
hudsonii, Marasmius	38	negrescens, Bovista	85	pseudointegra, Russula	36
humosa, Octospora	85	nigricans, Russula	36, 54	pseudoturci, Entoloma	82, 84
hydrophila, Psathyrella	50	nigritum, Geoglossum	84	psilopus, Entoloma	77, 85
hygrometricus, Astraeus	38	nitrata, Hygrocybe	86	psittacina, Hygrocybe	79, 84, 87, 88
hyrophila, Galerina	77	niveus, Coprinus	76, 85	pubescens, Conocybe	10, 78, 84
hypnorum, Galerina	35, 69	niveus, Camarophyllus	36, 79, 80, 84, 88	puclius, Leucoagaricus	85
hypothecus, Hygrophorus	38, 61	nuda, Lepista	35, 54, 70, 85	pulchella, Ramariopsis	84
hypoxylon, Xylaria	50	obscura, Armillariella	33, 34, 71	pulvinus, Buglossoporus	49
igniarius, Phellinus	10	obscura, Inocybe	52	pumila, Galerina	85
imbricatus, Sarcodon	11, 32, 33, 37, 38, 61	obscurata, Omphalina	85	punctata, Poronia	9, 38, 76, 84
incanum, Entoloma	82, 84	ochroleuca, Russula	34, 52, 61	punicea, Hygrocybe	38, 79, 84, 86
infula, Entoloma	84	odora, Clitocybe	70	pura, Mycena	76
inquinata, Psilocybe	85	ononidis, Flammulina	75	pura, Neobulgaria	36
insipida, Hygrocybe	79, 84, 88	ophioglossoides, Cordyceps	34, 36	purpurea, Claviceps	75
integra, Russula	52	oreades, Marasmius	80, 85	purpureum, Chondrostereum	50
intermedia, Hygrocybe	79, 84	ovaticystis, Inocybe	61, 62	pusillum, Hebeloma	10
inuncta, Stropharia	85	pallescent, Bisporella	50	pyxidata, Omphalina	75, 85
inversa, Lepista	70	palmata, Thelephora	39	quadrifidum, Geastrum	52
involutus, Paxillus	20, 37, 61, 62	palmatum, Rhodotus	39	queletii, Russula	38
irrigata, Hygrocybe	79, 86	paludosa, Agrocybe	77	quieta, Hygrocybe	79, 84
jasonis, Cystoderma	85	paludosa, Galerina	75	quietus, Lactarius	34
joeides, Sarcodon	33	paludosa, Mitrella	38	radiatus, Inonotus	37
jubatum, Entoloma	84	paludosa, Russula	33, 61	radicosum, Hypholoma	36
juniperinum, Entoloma	84	palustris, Tephrocybe	75	real, Hygrocybe	76, 79, 84
konradii, Hygrocybe	79, 84	panaeoloides, Psathyrella	85	reidii, Hygrocybe	79
kuehnerianum, Entoloma	84	papillatum, Entoloma	77, 84, 87	rhacodes, Macrolepiota	54, 85
kunzei, Ramariopsis	84	parazurea, Russula	20, 54	rickeniana, Conocybe	85
laccata, Laccaria	20, 52	peckii, Hydnellum	38	rickenii, Conocybe	85
lacera, Inocybe	60, 61	pediades, Agrocybe	85	rivulosa, Clitocybe	70, 85
lacomus, Camarophyllus	77, 79, 84	pelliculosa, Mycena	77, 85	rosea, Fomitopsis	38, 51
laeta, Conocybe	85	penetrans, Gymnopilus	50	roseum, Entoloma	82, 84
laeta, Hygrocybe	79, 82, 85, 87	perennis, Coltricia	33, 38, 60, 61	roseus, Gomphidius	61
laeticolor, Clavulinopsis	84	perforans, Micromphale	54	rubescens, Amanita	61
laponica, Amylocystis	51	perlutum, Lycoperdon	85	rufum, Tuber	38
lazulinum, Entoloma	84	permixta, Galerina	10	rufus, Lactarius	61
leptocephala, Mycena	85	perplexa, Hygrocybe	79	rugulosa, Hygrotrama	79
limosus, Marasmius	75	periconata, Lepista	85	russocoriaceus, Camarophyllus	77, 79, 84
lividocyanulum, Entoloma	84	phaeococcinea, Hygrocybe	79, 88	russula, Hygrophorus	38
lubrica, Leotia	36	phaeophylla, Hygrotrama	84	rusticoides, Entoloma	85
lucidum, Ganoderma	49	phaeoxantha, Hygrotrama	79, 84	stilans, Tricholomopsis	50
lucifera, Pholiota	91	pini, Phellinus	38	sticticus, Inocybe	10
luteoalba, Clavulinopsis	84	pinicola, Fomitopsis	49, 50	sticticus, Naucoria	10
luteolus, Rhizopogon	61, 62	piperatus, Chalchaporus	52	sambucina, Inocybe	20, 33
luteus, Suillus	20	piperatus, Lactarius	38	sanguinolenta, Mycena	34, 69, 85
macrosporus, Agaricus	85	placidus, Suillus	20	sanguinolentum, Stereum	50
madidum, Entoloma	38, 84	platyphylla, Megacollybia	22, 37	saniosus, Cortinarius	59
marchii, Hygrocybe	79, 84, 86	plautus, Pluteus	71	saponaceum, Tricholoma	33
maura, Myxomphalia	70	plebeoides, Entoloma	84	sarcitulum, Entoloma	84
melaleuca, Melanoleuca	85	plicatilis, Coprinus	85	sarcoides, Ascocoryne	50
melaleucus, Phellodon	33, 36	plumbea, Bovista	85	satanas, Boletus	38
mellea, Armillariella	29, 35, 71	polioleuca, Melanoleuca	85	schulzeri, Hygrotrama	79, 84
mesophaeum, Hebeloma	52	poliopus, Entoloma	84	scorodoni, Marasmius	84
metachroa, Clitocybe	22, 34, 35, 37, 70	polymorpha Xylaria	3, 50	semiglobata, Stropharia	36, 76, 85
miniata, Hygrocybe	77, 79, 85, 87	popinalis, Rhodocybe	84	semilanceata, Psilocybe	36, 77, 85
mixtilis, Inocybe	52	porphyrocephalus, Agaricus	84	semiovata, Anellaria	10, 76, 85, 89
montana, Psilocybe	77, 85	porphyrophaeum, Entoloma	77, 34	semotus, Agaricus	85
mougeotii, Entoloma	84	portentosum, Tricholoma	20, 33, 1	sericellum, Entoloma	84
mucida, Oudemansiella	49	pouzarianus, Pluteus	71	sericeum, Entoloma	85, 87
mucosus, Cortinarius	33	praetervisa, Inocybe	52	serotina, Inocybe	20
multizonata, Podoscypha	49	pratense, Vascellum	85	serotinus, Panellus	36, 37
murinacea, Hygrocybe	79, 82, 84	pratensis, Camarophyllus	27, 38, 79, 82, 84	serotulatum, Entoloma	84
muscaria, Amanita	37, 52, 61	pratensis, Dermocybe	74	setipes, Rickenella	85
myosura, Baeospora	75	procera, Macrolepiota	54, 85	sodale, Entoloma	84, 86
myxotricha, Hohenbuehelia	10	prona, Psathyrella	85	solitaria, Amanita	38

sordida, Lepista 85
 spadiceum, Lycoperdon 84
 speciosa, Volvariella 85
 speirea, Mycena 70
 sphagnicola, Omphalina 27
 sphinctrinus, Panaeolus 76
 spongiosipes, Hydrellium 33
 stercoreus, Coprinus 76
 stercoreus, Cyathus 84
 stipitarius, Crinipellis 75, 85
 straminea, Clavaria 84
 subbalteatus, Panaeolus 85
 subdulcis, Lactarius 59
 subglobispora, Hygrocybe 79, 82, 84
 sublateritium, Hypholoma 50
 subradiatus, Camarophyllus 79, 84, 86
 subrubens, Russula 10
 subtomentosus, Xerocomus 61
 subviolaceus, Camarophyllus 79, 82
 sulphureum, Tricholoma 36
 sulphureus, Laetiporus 49
 tabacina, Hymenochaete 10
 tenuiramosa, Ramariopsis 84
 terrestris, Thelephora 61
 tesquorum, Tephrocye 85
 theiogalus, Lactarius 20, 54, 61
 tinctorius, Pisolithus 39
 tomentosus, Phellodon 33
 triflorum, Sclerotinia 75
 tschulynica, Skeletocutis 51
 tuberosa, Collybia 36
 turbidum, Entoloma 85
 turci, Entoloma 84
 turunda, Hygrocybe 79
 typhae, Epithele 75
 uliginosa, Dermocybe 10, 20
 ulmarium, Lyophyllum 38
 umbonata, Cantharellula 36, 38, 80
 undatum, Entoloma 85
 unguinosa, Hygrocybe 79, 80, 84
 urticicola, Coprinus 75
 utriformis, Calvatia 85
 vaccinum, Tricholoma 52
 vaporarius, Agaricus 85
 variegatus, Suillus 33, 36, 37, 38, 61
 vellereus, Lactarius 36
 velutipes, Hebeloma 68
 velutipes, Omphalina 85
 vermicularis, Clavaria 84
 versicolor, Trametes 23, 49, 50
 vesca, Russula 52
 vibecina, Clitocybe 22, 35, 69
 vietus, Lactarius 36
 vinaceum, Entoloma 85
 viola, Hygrocybe 79
 viride, Microglossum 38
 viscosa, Russula 39
 viscosa, Calocera 50
 vitellina, Hygrocybe 79, 84
 vitellinus, Bolbitus 80, 85
 vitilis, Mycena 71
 vittaeformis, Galerina 69, 85
 vulgare, Auriscalpium 36, 71
 vulpinella, Inocybe 20
 xanthocaulon, Entoloma 85
 xerampelina, Russula 52

Nederlandse namen

Aardappelbovist 34, 37
 Abrikozenbuisjeszwam 36
 Adonismycena 85
 Afgeplatte stuifzwam 85
 Akkerchampignon 85
 Amandelslijmkop 38
 Apotheekerswasplaat 79, 82, 84
 Appellussula 33
 Armbandgordijnzwam 38
 Avondroodstekelzwam 33
 Barnsteenmosklokje 85
 subrubens, Russula 20, 54
 Berkezwam 23, 37, 49
 Biefstukzwam 24, 49
 Bittere wasplaat 77, 79, 84
 Bitterzoete melkzwam 59
 Blanke parasolzwam 85
 Blauwe kaaszwam 36, 37
 Blauwe weidesatijnzwam 38, 84
 Bleek breeksteeltje 85
 Bleekgele mycena 75, 85
 Bleke geelvezelgordijnzwam 59
 Bleke veldtrechterzwam 85
 Bleke weidewasplaat 79
 Bloeddruppelstekelzwam 38
 Blozende stekelzwam 38
 Botercollybia 85
 Breedplaatwortelzwam 22, 37
 Broze russula 34
 Broze wasplaat 79, 88
 Bruine knolvezelkop 54
 Bruine ringboleet 20
 Bruine satijnzwam 85, 87
 Bruine wasplaat 79, 84
 Bruine weidechampignon 82, 84
 Bruinsnedemycena 85
 Cantharel zie Hanekam
 Cooke's aardtong 84
 Dennebloedzwam 50
 Dennemoorder 71
 Dennesatijnzwam 69
 Denneslijmkop 38, 61, 62
 Dennesstekelzwam 33
 Dennevlamhoed 50
 Dennevuurzwam 38
 Dennezwavelkop 50
 Donkerrode wasplaat 88
 Donzig breeksteeltje 10, 76, 84
 Donzige korstzwam 50
 Donzige mycena 35
 Dooiergele mestzwam 80, 85
 Draadsteelmycena 70
 Duinparasolzwam 77, 84
 Echte tonderzwam 26, 36, 37, 49
 Eekhoortjesbrood 36
 Eikebladzwammetje 29, 85
 Eikhaas 49
 Elfenbankje 23, 49, 50
 Elfenschermpje 70
 Elfenwasplaat 79, 84
 Elzeweerschijnzwam 37
 Fijnschubbige aardtong 84

Fijnschubbige boleet 33, 36, 38
 Fijnschubbige bundelzwam 91
 Fijnschubbige satijnzwam 84
 Fluweelpootje 75
 Fluwelige stekelzwam 33
 Fluwelige wortelzwam 39
 Fopelfenbankje 23, 36, 50
 Fopzwam 20, 52
 Fraaie knotszwam 84
 Franjevlekplaat 76
 Gazonvlekplaat 27, 77, 85
 Gebochelde wasplaat 72, 84
 Geelbruin mosklokje 35
 Geelplaatgordijnzwam 20
 Geelsteelsatijnzwam 85
 Geelvoetwasplaat 77, 79, 84
 Geelwitte russula 34, 37
 Gele knotszwam 84, 87
 Gele korstzwam 23, 49
 Gele ridderzwam 33, 36, 60, 61
 Gele ringboleet 27
 Gele wasplaat 79, 80, 84
 Geribbelde satijnzwam 85
 Geringde vlekplaat 10, 76, 85, 89
 Geschubde inktzwam 80, 85
 Geschubde stekelzwam 11, 32, 33, 37, 38, 61, 62
 Gesteelde lakzwam 49
 Gestreepte trechterzwam 22, 35, 69
 Geurende vezelkop 39
 Geurende wasplaat 77, 79, 84
 Gevekt sneeuwzwammetje 79
 Geweizwam 50
 Gewone beurszwam 85
 Gewone heksenboleet 36
 Gewone zwavelkop 34
 Gezoonde vlekplaat 85
 Giftige weidetrechterzwam 70, 85
 Gladsteelsatijnzwam 77, 85
 Glanzende ridderzwam 20, 33, 61, 62
 Glanzende russula 52
 Gordelchampignon 85
 Goudvinkzwam 36
 Granaatbloemwasplaat 38, 79, 84, 86
 Graskleefsteelmycena 85
 Grasleemhoed 85
 Grauwe wasplaat 79, 80, 84
 Grijs gaateszwam 23, 37, 49, 50
 Grijs kleefsteelmycena 77
 Grijs mycena 85
 Grijs veldridderzwam 85
 Grijs vorkplaat 36, 38, 80
 Groene aardtong 38
 Groene anijstrectherzwam 70
 Groene glibberzwam 36
 Groene schelpzwam 36, 37
 Groensteelsatijnzwam 82, 84
 Grofplaatrussula 36, 54
 Groot mosklokje 85
 Groot oranje zandschijfje 85
 Grootsporige champignon 85
 Grote bloedsteelmycena 71
 Grote duinvezelkop 20
 Grote kleefparasol 39
 Grote molenaar 36, 59
 Grote parasolzwam 54, 85
 Halmkaalkopje 85

Halsdoekridderzwam 11, 61
 Hanekam 20, 33, 34, 35, 36, 38
 Harde voorjaarsatijnzwam 29
 Harszwam 50
 Heideknotszwam 36, 38, 80, 85
 Heidesatijnzwam 85
 Helmmycena 34, 71, 75
 Honinggeel mosklokje 85
 Honingzwam 29, 35, 71
 Hoorn van overvloed 38
 Houtknotszwam 37, 50
 Hulsttaailing 38
 Iepzwam 38
 Inktviszwam 35, 37
 Ivoorboleet 20
 Izabelkleurig breeksteeltje 85
 Kabouterwasplaat 79, 84, 88
 Kale knoflooktaailing 84
 Kaneelkleurige melkzwam 34
 Kleefsteelstropharia 36, 76, 85
 Kleibosrussula 36
 Kleine bloedsteelmycena 34, 69, 85
 Kleine breedplaatmycena 70
 Kleine duinvezelkop 20
 Kleine elzegordijnzwam 38
 Kleine grasfranjehood 85
 Kleine grauwpkop 85
 Kleine korrelinktzwam 76
 Kleine loofbostrectherzwam 34
 Kleine molenaar 84
 Kleinsporige trechterzwam 70
 Kleverige aardtong 84, 87
 Kleverig koraalzwammetje 50
 Knolparasolzwam 54, 85
 Koeieboleet 36, 60, 62, 63
 Koningsmantel 50
 Kop-op-schotel 38
 Kopperode gordijnzwam 10, 20
 Korsthoutskoolzwam 50
 Kortstelige satijnzwam 85
 Krulzoom 20, 37, 62
 Levermelkzwam 60, 62, 69
 Levertraanzwam 85
 Lilastelige gordijnzwam 33, 36
 Lila gordijnzwam 59
 Loodgrijze gordijnzwam 85
 Loodgrijze bovist 20
 Melkboleet 23, 37, 85
 Melksteelmycena 84
 Mestnestzwammetje 77, 85
 Mestrectherzwam 38
 Mijtertje 75
 Moederkoren 77
 Moerasleemhoed 38
 Moerasringboleet 84
 Molenaarsatijnzwam 84
 Muizestaartzwam 75
 Narcisamaniet 61
 Narcisridderzwam 36
 Nevelzwam 35, 37, 54
 Okergele korrelhoed 69, 85
 Okerkleurige vezeltruffel 62, 63
 Okervoetsatijnzwam 85
 Oorlepelzwam 36, 71
 Oranje grastaailing 75
 Oranje mestzwammetje 76
 Oranje mosklokje 34, 35
 Oranje stekelzwam 33
 Oranje wasplaat 79, 84
 Oranjegeel trechtertje 75, 85
 Oranjerode stropharia 36, 37

Paardehaartaailing 22, 34, 35, 54, 69, 70, 85
 Paarse dennezwam 50
 Paarse knoopzwam 50
 Paarse korstzwam 50
 Paarse schijnridderzwam 35, 54, 70, 85
 Paarshartrecthertertje 85
 Paarssteelschijnridderzwam 85
 Papegaaijzwammetje 79, 82, 84, 87
 Papilmycena 71
 Papilsatijnzwam 77, 84, 87
 Parelstuifzwam 85
 Peperbus 39
 Pepermelkzwam 38
 Piekhaarzwammetje 75, 85
 Platte tonderzwam 37, 49
 Plomme russula 39
 Plooirok 85
 Poederzwamgast 36
 Porcelijnzwam 49
 Porfiersatijnzwam 77, 84
 Pruikzwam 49
 Puntig kaalkopje 36, 77, 85
 Puntmutwasplaat 79, 84
 Purperknolcollybia 36
 Rafelige parasolzwam 38, 84
 Reuzenridderzwam 38
 Ridderwasplaat 77, 79, 84, 86
 Rietmycena 38, 75, 88
 Rietwielitje 75
 Rimpelende melkzwam 20, 54
 Rode gordijnzwam 33
 Rode kelkzwam 29, 39
 Rode zwavelkop 50
 Roodbruine trechterzwam 70
 Roodbruine truffel 38
 Roodbruine vlekplaat 85
 Roodbruin trechtertje 75, 85
 Roodgerande houtzwam 49, 50
 Roodgrijze melkzwam 36
 Rookrussula 61, 62
 Roze beukeknopzwam 36
 Roze pronkridder 85, 87
 Roze slijmkop 38
 Roze sparrehoutzwam 38
 Ruige aardtong 84
 Ruitjesbovist 85
 Ruwstelige stuifbal 38
 Satansboleet 38
 Schaapje 36
 Scharlaken wasplaat 38, 79, 84
 Schubbijg veenmostrecthertertje 27
 Sierlijke franjehood 85
 Sikkelskoraalzwam 77, 84
 Slijmige gordijnzwam 33
 Slijmwasplaat 79, 82, 85, 87
 Sneeuwvlaksatijnzwam 84
 Sneeuwwitte mycena 54
 Sneeuwzwammetje 36, 79, 80, 82, 84, 88
 Sombere honingzwam 33, 34, 71
 Sparrestinktaailing 54
 Spatelzwammetje 38
 Speldeprikzwam 9, 38, 76, 84
 Spitse vlekplaat 85
 Spijtpilaal 70
 Stekelkopamaniet 38
 Stekeltrilzwam 50
 Sterspoorsatijnzwam 85
 Stersporige trechterzwam 85

Stinkende franjezwam 39
 Stinkende wasplaat 79, 84
 Stinkmycena 85
 Stinkzwavelkop 36
 Tabakborstelzwam 10
 Tenger stekelzwam 33, 36
 Tolzwam 33, 38, 60, 62
 Trechterwasplaat 79
 Truffelknotszwam 34, 36
 Tweekleurige fopzwam 60, 62
 Tweekleurige trechterzwam 22, 34, 35, 37, 70
 Tweekleurige vaalhoed 52
 Vaalpaarse schijnridderzwam 85
 Valse kopergroenzwam 85
 Valse melkboleet 20
 Veenmosbundelzwam 38
 Veenmosgrauwpkop 75
 Veenmosvuurzwammetje 79, 87
 Verblekende knotszwam 84
 Verfstuifzwam 39
 Vermiljoenhoutzwam 36
 Vermiljoenwasplaat 79, 84
 Vierslippige aardster 38
 Violette satijnzwam 38
 Vissige russula 59
 Vliegenschijf 37
 Vlokkig veenmosklokje 75
 Vuurzwam 10
 Vuurzwammetje 77, 79, 85, 87
 Waaiertje 36
 Wantsenwasplaat 79, 84
 Weerhuisje 38
 Weidechampignon 77, 78, 85
 Weidekringzwam 80, 85
 Weidewasplaat 27, 38, 79, 82, 84, 86
 Wijnkleurige champignon 85
 Winterhoutzwam 37, 50, 75
 Witbruine ridderzwam 33, 61, 62
 Witsteelfranjehood 50
 Witsteelsatijnzwam 85
 Witte bultzwam 23
 Witte bundelridderzwam 85
 Witte duifridderzwam 33
 Witte halminktzwam 75
 Witte heidevezelkop 20, 33
 Witte inktzwam 70, 85
 Witte weidetrechterzwam 85
 Wollige stekelzwam 33
 Wolvezelkop 62
 Wormvormige knotszwam 84
 Zalmzwam 39
 Zandkaalkopje 77, 85
 Zandpadvezelkop 60, 62
 Zeepzwam 33
 Zijdeachtige beurszwam 38
 Zilveren ridderzwam 33
 Zilversteelsatijnzwam 85
 Zoetgeurende satijnzwam 84
 Zwartbruine vlekplaat 84
 Zwarte peperkorrelzwam 20
 Zwartgestippelde wasplaat 79
 Zwartsneestsatijnzwam 84
 Zwartvoetkrulzoom 50
 Zwartwitte veldridderzwam 85
 Zwartwordende bovist 85
 Zwartwordende stuifzwam 85
 Zwartwordende wasplaat 79, 82, 84, 88
 Zwavelmelkzwam 33, 34
 Zwavelzwam 49

Nederlandse Mycologische Vereniging

De NMV, opgericht in 1908, is een landelijke vereniging en heeft tot doel de kennis van de mycologie te bevorderen en stimuleert en begeleidt daarom iedereen die zich hiermee wil bezighouden. Daarnaast heeft zij een adviserende functie bij de bescherming van paddestoelen en hun milieu.

Onder de 500 leden, hoofdzakelijk amateurs, bevinden zich zowel beginnende als gevorderde paddestoelenkenners.

Leden ontvangen viermaal per jaar het tijdschrift "Coolia", dat behalve verenigingsnieuws artikelen over allerlei mycologische onderwerpen bevat.

Van het voorjaar tot in de herfst worden wekelijks 1 of 2 excursies onder deskundige leiding georganiseerd, een ideale gelegenheid om paddestoelen te leren kennen. Daarnaast worden lezingen, cursussen en werkweken in binnen- en buitenland georganiseerd.

De vereniging kent commissies en werkgroepen om de doelstellingen van de vereniging te helpen verwezelijken. Verder zijn er, verspreid door het land, enkele plaatselijke paddestoelenwerk-groepen actief.

De vereniging heeft een eigen bibliotheek, deze is gevestigd in het Centraal Bureau voor Schimmelfcultures te Baarn.

Voor inlichtingen over de vereniging kunt u zich wenden tot de secretaris:

Mw. M.T. Veerkamp
p/a Biologisch Station
Kampsweg 27
9418 PD Wijster

KNNV Uitgeverij

De KNNV Uitgeverij bouwt voort op een lange traditie. De eerste uitgave in de 'Natuurhistorische Bibliotheek' verscheen in de jaren '20, de eerste 'Wetenschappelijke Mededeling' in 1949. Sindsdien verschenen er ruim vijftig titels in de 'Bibliotheek' en ruim tweehonderd in de 'Mededelingen'.

Zeker tweehonderduizend boeken en boekjes vonden hun weg naar afnemers in binnen- en buitenland. Dit enorme succes danken we vooral aan de belangeloze inzet van de auteurs en aan de subsidies, die we voor veel uitgaven ontvingen. Hierdoor kon de prijs van onze boeken laag blijven, ook nu nog!

De uitgeverij publiceert origineel werk op het gebied van de Nederlandse flora en fauna, maar kent ook uitgaven op het gebied van landschapsbeschrijvingen in binnen- en buitenland, natuurbescherming en handleidingen voor veldbiologisch onderzoek.

Mocht u geïnteresseerd zijn in onze uitgaven, dan kunt u de lijst van leverbare titels aanvragen.

Ook uitverkochte titels leveren we u als fotokopie tegen kostprijs.

Wilt u ons blijvend steunen en verzekerd zijn van ontvangst van onze uitgaven, dan kunt u een abonnement nemen op alle nieuwe publikaties, of op een deel ervan, bij voorbeeld alleen de insektennummers of de botanische nummers.

U kunt onze uitgaven inzien in 'De Veldwinkel'.



KNNV Uitgeverij
Oudegracht 237
3511 NK Utrecht
telefoon: (030) 333 544
Veldwinkel: (030) 314 797

Paddestoelen zijn in het natuurbeheer een onderbelichte groep. Toch kan de natuur in haar geheel profiteren van een natuurbeheer dat meer gericht is op het verkrijgen of behouden van een goede, gevarieerde paddestoelenflora.

In de Wetenschappelijke Mededeling *Paddestoelen en natuurbeheer: wat kan de beheerder?* komen onder andere aan de orde: De relatie mycorrhiza-paddestoelen - bomen, paddestoelen en de successie in bossen, houtparasieten en -saprofyten, beheer van graslanden en lintvormige elementen en de achteruitgang van de paddestoelenflora.

Voor beheerders en voor mycologen, die in natuurbeheer geïnteresseerd zijn, is deze Wetenschappelijke Mededeling een onmisbare inleiding op dit nog braakliggend veld. Deze Wetenschappelijke Mededeling is een weergave van het symposium Paddestoelen en natuurbeheer: wat kan de beheerder?