

Paddenstoelen in het natuurbeheer

OBN preadvies paddenstoelen – Deel 1: Ecologie, knelpunten en kennislacunes

Wim A. Ozinga
Eef Arnolds
Peter-Jan Keizer
Thomas W. Kuyper

Met bijdragen van:

Ad van den Berg, Rob Chrispijn, Stephan Hennekens, Patrick Hommel, Henk Huijser, Joop Schaminée, Aad Termorshuizen, Melchior van Tweel, Mirjam Veerkamp en Rein de Waal



PADDENSTOELENSTICHTING



Ministerie van Economische Zaken

© 2013 Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken

Rapport nr. 2013/OBN181-DZ
Den Haag, 2013

Deze publicatie is tot stand gekomen met financiële bijdragen van het Ministerie van Economische Zaken, Alterra en de Nederlandse Mycologische Vereniging

Teksten mogen alleen worden overgenomen met bronvermelding.

Deze uitgave kan schriftelijk of per e-mail worden besteld bij het Bosschap onder vermelding van code 2013/OBN181-DZ en het aantal exemplaren.

Oplage 250 exemplaren

Foto's voorkant Entoloma bloxamii (Blauwe molenaarssatijnzwam)
Geastrum schmidelii (Heideaardster)
Cantharellus cibarius (Hanenkam)

Samenstelling Wim A. Ozinga (Alterra; hst. 1, 2.1-3, 3, 4, 7, 8.3/4, 9, 15, 16, 17.2, 20)
Eef Arnolds (Paddenstoelenstichting; hst. 2.4, 5, 6, 10, 11, 12, 13, 14.2, 18)
Peter-Jan Keizer (Paddenstoelenstichting; hst. 2.5, 8.2, 14.1/3, 17, 19)
Thomas W. Kuyper (Wageningen University; hst. 20 en bijdragen hst. 2, 3)

Met bijdragen van:

Ad van den Berg (karteringsgegevens), Rob Chrispijn (kleine tekstbijdragen), Stephan Hennekens (SynBioSys), Patrick Hommel (tekstredactie en humusprofielen), Henk Huijser (foto's), Joop Schaminée (kleine tekstbijdragen), Aad Termorshuizen (§ 7.2 en kader 2.6), Melchior van Tweel (hst. 19: § 2, 5, 6, 8, 11, 12, 13), Mirjam Veerkamp (§ 7.2) en Rein de Waal (humusprofielen)

Druk KNNV Uitgeverij/KNNV Publishing

Productie Bosschap, bedrijfsschap voor bos en natuur
Bezoekadres : Princenhof Park 9, Driebergen
Postadres : Postbus 65, 3970 AB Driebergen
Telefoon : 030 693 01 30
Fax : 030 693 36 21
E-mail : algemeen@bosschap.nl

Voorwoord

Het doel van het Kennisnetwerk Ontwikkeling en Beheer Natuurkwaliteit (O+BN) is het ontwikkelen, verspreiden en benutten van kennis voor bos- en natuurbeheerders over natuurherstel, Natura 2000, leefgebiedenbenadering en ontwikkeling van nieuwe natuur.

In het kader van Natura 2000 worden in Europees perspectief zeldzame soorten en vegetatietypen in Nederland beschermd. In dit rapport komen vele Natura 2000 habitattypen aan de orde, welke zijn gekoppeld aan de Natuurtypen die door terreinbeherende organisaties en particulieren worden gebruikt.

Tijdens het uitvoeren van dit onderzoek is gebleken dat er in Nederland, ondanks het functionele belang van paddenstoelen, nog zeer weinig meerjarig onderzoek is gedaan naar het effect van beheermaatregelen op paddenstoelen. Wel is het duidelijk dat de hoge stikstofdepositie in Nederland één van de belangrijkste knelpunten vormt voor veel paddenstoelen waarbij de voedselrijke situatie zichzelf in stand houdt.

Dit rapport slaat een brug tussen beheerders van bos- en natuurterreinen aan de ene kant, en mycologen die inventarisaties uitvoeren in bos en natuur aan de andere kant. Beheerders blijken vaak wel (meer) rekening te willen houden met paddenstoelen, maar de kennis over paddenstoelen is sterk versnipperd en slecht toegankelijk. Met de inventarisatieverslagen en 'kale soortenlijsten' zonder toelichting die mycologen bij beheerders neerleggen kunnen beheerder vaak weinig. Dit rapport gaat daar verandering in brengen.

Opvallend is dat uit dit rapport blijkt dat veel mycologische hotspots voorkomen buiten Natura 2000 gebieden en buiten de Ecologische Hoofdstructuur. Het gaat hierbij onder andere om landgoederen, parkbossen, oude lanen, schrale bermen en oude permanente graslanden.

Per beheertype worden in de hoofdstukken vijf t/m negentien de mogelijkheden voor behoud en herstel van de mycoflora besproken. Er worden daarbij twee sporen gevolgd. In de eerste plaats worden de abiotische randvoorwaarden voor een rijke mycoflora in beeld gebracht en wordt aangegeven welke voor paddenstoelen belangrijke landschapselementen schaars geworden zijn. Een tweede spoor vormt een overzicht van het vanuit mycologisch perspectief gewenste beheer en het effect van diverse maatregelen op de mycoflora op basis van onderzoek en veldervaringen van mycologen.

Ik wens u veel leesplezier.

Drs. E.H.T.M. Nijpels
Voorzitter Bosschap

Summary

Ozinga, W.A., E. Arnolds, P.J. Keizer & T.W. Kuyper (2013) Macrofungi in conservation management. OBN report. Ministry of Economic Affairs, Den Haag, The Netherlands.

Objective

The "OBN Knowledge Network for restoration and management of nature" aims to develop approaches to enhance sustainable conservation of ecosystems in the Netherlands. In this network, scientists and conservation managers jointly work on the development, dissemination and implementation of knowledge on restoration and rehabilitation of nature reserves. Fungi are largely neglected in nature policy and nature management in the Netherlands. More awareness of the importance of the conservation of fungal diversity is desirable for several reasons:

- Fungi play key roles in the functioning of terrestrial ecosystems and in the provision of ecosystem services;
- Fungi represent a major component of biodiversity with over 5000 species in the Netherlands. In various habitat types the species richness of fungi is several times higher than that of vascular plants;
- A large number of fungi is vulnerable or threatened and is included on the Red List of the Netherlands (62% of the species with appropriate data). Fungi, however, hardly play a role in management schemes;
- Fungi have different habitat requirements than plants and therefore do not automatically benefit from management focusing on plants.

Managers of nature areas are often willing to take more account of fungi for the local and regional nature for which they are responsible, but the knowledge of habitat requirements of fungi and therefore the options to provide 'fungus-friendly' management is very scattered and difficult to access. With better access to this information there is probably much to be gained for the conservation and restoration of fungal diversity. This publication aims to facilitate this process.

The aim of this publication is to give an overview of:

1. Important habitats for (macro)fungi and habitat requirements per functional group;
2. Opportunities for the sustainable conservation and restoration of fungal diversity;
3. Knowledge gaps.

The target group of this publication is twofold: in the first place, ecologically skilled site managers and in the second place mycologists with an interest in nature conservation. Information on the "ecological story behind the species" can contribute to better-targeted advices to local conservation managers.

This publication consists of two parts: (1) a volume with general information on the ecology of functional groups of fungi, the main threats to fungal

diversity and an overview of knowledge gaps and recommendations for future research, and (2) a separate volume with information on the mycoflora per habitat type.

Ecology of fungi and functional groups

The fruitbodies (sporocarps) of fungi are the visible, reproductive, parts of a larger organism that is usually hidden from the naked eye. Fungi produce an inconspicuous network of hyphae (small hollow tubes that form the building blocks of fungi), known as mycelium. Despite its invisibility of the fungal mycelium, its importance for the ecosystem functioning is immense. Unlike plants, fungi do not have chlorophyll and for their energy (carbon) they are therefore dependent on dead or living organic material from other organisms. For a better understanding of the ecological requirements of fungi, it is fruitful to distinguish 'functional groups' on the basis of the way in which they meet their carbon requirements (energy) and the substrate that they use for this. We use a simple classification into three main groups: mycorrhizal fungi (soil-dwelling fungi with a mutualistic relationship with plants), litter-decay fungi (saprotrophs on litter and non-woody plants and plant parts), and wood-inhabiting fungi (saprotrophs and parasites on wood). Within these main groups, subgroups are distinguished where appropriate. Chapter 2 describes the roles that the various functional groups fulfil within ecosystems. A better understanding of the key roles of fungi in various ecosystem processes will probably lead to a better appreciation of the importance of including information on fungi in management schemes.

Mycorrhizal fungi

Mycorrhizal fungi include a large group of fungi that form a mutually beneficial association with the roots of living plants. The vast majority of vascular plants (>90% of the species) live together with mycorrhizal fungi. There are several types of mycorrhiza with clear differences in morphology, physiology and ecology. Of the fungi that are involved, only ectomycorrhizal fungi form fruitbodies that are visible with the naked eye. This publication therefore focuses on ectomycorrhizal fungi. This is the dominant mycorrhiza-type in most temperate forests, especially on nutrient-poor soils, with circa 900 species in the Netherlands.

Ectomycorrhizal fungi play an important role in ecosystems with woody species through the following, partly related, processes:

- Improved nutrient uptake by plants (not just the macro nutrients N, P, K, Ca and Mg, but also micronutrients such as B, Mn, Zn, Cu and Fe);
- The reduction of drought sensitivity of plants;
- Protection of plants against heavy metals;
- Protection against soil pathogens;
- Formation of underground mycorrhizal networks that connect the roots of different plant individuals (and different species) and that can contribute to a redistribution of nutrients and carbon;
- Carbon sequestration in the soil;
- Stabilization of the soil and contribution to the development of the humus profile.

It is useful to keep in mind that the conservation of a high diversity of mycorrhiza-forming fungi not only depends on a low nitrogen availability but that conversely the mycoflora itself can contribute to a more balanced nutrient budget. This is especially the case for species with an extensive network of hyphae in the soil. When restoring a high diversity of such mycorrhizal fungi, the resilience of trees against fluctuations in the soil environment probably increases and phosphate (P), base cations (Ca, Mg, K)

and micronutrients remain more readily available in the ecosystem. Moreover, an higher biomass of mycelium leads to the immobilization of a larger fraction of nitrogen thereby further reducing the availability of nitrogen. By this positive feedback mycorrhizal fungi can contribute to the suitability of their own environment and that of many other organisms. High nitrogen inputs, however, shift the soil ecosystem to a state with a low biomass of mycorrhizal mycelium and a high nitrogen turnover. This results in an alternative state, from which recovery is slow and often only partial, even when N deposition levels have been reduced.

Soil- and litter-dwelling fungi

Mycelia of soil- and litter-dwelling fungi play an important role in the decomposition of organic material and the recycling of carbon and nutrients. Almost any naturally occurring source of organic matter can be broken down by fungi. This way of life is called saprotrophy. Fungi contribute mainly to the decomposition of recalcitrant substances such as cellulose, hemicellulose and lignin. Some species can grow on all kinds of litter, while others are highly specialized on certain litter types or litter components. In the Netherlands there are about 2200 species involved in litter decomposition. Soil- and litter dwelling fungi are not only dependent on litter quality but they also determine, at least to some extent, the properties of the organic matter in the soil and thereby the properties of the humus profile.

Litter decomposition is an important process that is largely beyond our perception and outside the focus of conservation managers, even though the consequences (either enhanced nutrient cycling or litter accumulation) are well known by them. Fungal species are often of great value as indicator organisms for the properties of the organic profile and processes that take place there. Litter degradation is strongly influenced by environmental conditions, such as water availability, soil acidity and nitrogen availability. As a result, atmospheric nitrogen deposition, acidification, and changes in hydrology (and their interactive effects) have major influence on the species composition of soil- and litter-dwelling fungi. High atmospheric nitrogen deposition usually leads to retarded decomposition, litter accumulation and a strong decline of the mycoflora.

Wood-inhabiting fungi

Wood is predominantly composed of hemicellulose, cellulose and lignin, and the breakdown of these components is a complex process. Wood-decay fungi can be divided into three groups according to the kind of decay (rot type) that they induce. White-rot fungi degrade all major wood components, which results in a light colour of the remaining wood. In contrast brown-rot fungi degrade and remove the pale cellulose and hemicellulose leaving the darker lignin. Soft-rot fungi primarily degrade the cellulose and hemicellulose inside the cell walls of moist wood. In all rot types highly specialized fungi are involved. Some wood-inhabiting fungi have a parasitic way of life that leads to tree mortality (about 100 species in the Netherlands), while saprotrophic species inhabit dead wood (about 1000 species). The highest diversity can be found in estates and parks. Several endangered species are confined to the old wood, living or dead, that is well represented in these habitats as compared to forests.

General threats

In most habitat types there has been a severe decline in fungal diversity in the 20th century. This decline of the mycoflora also occurred in many nature reserves and Natura 2000 sites, suggesting that the causes for decline are often not directly due to insufficient local management. Causes of decline

differ between habitat types and include habitat destruction, atmospheric nitrogen deposition, soil acidification, drainage, clear-cutting in forestry, fertilization of agricultural grasslands and lack of proper management. Overall, the main cause of decline in fungal diversity in the Netherlands is considered to be the high atmospheric nitrogen deposition. This is particularly true for ectomycorrhizal fungi. Most mycorrhizal fungi respond to an increased availability of nitrogen in the soil by a greatly reduced production of fruitbodies. Many sensitive species groups largely disappeared such as Tooth fungi (hydroid fungi, including *Bankera*, *Hydnum*, *Hydnellum*, *Phellodon*, *Sarcodon*), Knights (*Tricholoma*), and many Webcaps (*Cortinarius*).

N-enrichment also results in strong below-ground declines of many ectomycorrhizal fungi, but this effect often shows a time-lag. Above-ground changes in the occurrence of fruitbodies can thus be used as an early warning for belowground changes. The most notable belowground change is a sharp decline in species with an extensive network of hyphae that grow into the soil ('extramatrical mycelium'; figure 3.2). These changes are likely to have important consequences for the functioning of forest ecosystems:

- Impaired nutrient-balance in trees by a reduced uptake of immobile nutrients;
- An increase in the rate of nitrogen circulation in the soil due to the reduced N-immobilization in fungal tissue;
- Greater sensitivity to extreme drought;
- Greater sensitivity to wind throw;
- Reduced litter decomposition.

Tailored management of mycological hotspots

The habitat types in the Netherlands differ greatly in their mycological diversity. In table 3.4 an overview is given of habitat types that are potentially rich in macrofungi with links to the corresponding Chapter in this report, the Natura 2000 habitat type (if applicable) and a rough indication of the number of species. Although most habitat types in this table are listed in the European Habitats Directive as Natura 2000 habitat types, this is not the case for parks, estates, avenues and roadside verges with trees. In the Netherlands these habitats serve an important role as refugia for threatened fungal species from habitat types that are included in the Habitats Directive.

Within the listed habitat types actual mycological values are often confined to small areas with specific environmental conditions, i.e. mycological hotspots. Rising awareness of the specific site conditions of mycological hotspots is therefore of paramount importance. Some clues for specific habitat requirements are provided in chapter 5-19. Spatial information on mycological hotspots is available from the mapping database from the Dutch Mycological Society (NMV) which contains over 1.8 million distribution records. This database is unique in its kind from a global perspective and the volunteer mycologists involved in the mapping activities can play an important role in providing site-specific information on mycological hotspots ('citizen science').

The restoration of mycologically impoverished areas appears to be very difficult. Especially after nutrient enrichment recovery is a slow process and a high proportion of characteristic species does not (re)establish. Therefore the most efficient strategy for the sustainable conservation of mycological diversity will be a better awareness and conservation of existing mycological hotspots under the motto "prevention is better than cure". In these hotspots the continuation of long-established management and the avoidance of nutrient enrichment and severe soil disturbance are often appropriate.

Effects of management measures

Unfortunately there are very few long-term studies on the impact of various management measures on fungi. Progress can be made by a more evidence-based approach in which the effects of restoration measures on the mycoflora are incorporated in monitoring schemes. It should also be recognized that the most appropriate management strategy for fungal conservation might change over time as our knowledge increases leading to an 'adaptive management'.

Substantial reductions of nitrogen deposition are needed to recover fungal communities in the Netherlands. But even after reduction of nitrogen deposition, there is likely a time-delay in the re-establishment of characteristic fungi due to positive feedbacks that reinforce the persistence of the nutrient-rich conditions. A major challenge for the restoration of eutrophicated terrestrial ecosystems is therefore breaking this vicious circle. Table 3.5 gives a simplified assessment of the effects of management measures on the mycoflora of various Natura 2000 habitat types. This table is largely based on expert judgement and should be considered as a preliminary indication. In many cases the effects are context-specific and further details are given in the chapters on individual habitat types (Chapter 5-19). As a general precondition for the planning and implementation of restoration measures, remnant populations of endangered fungal species should be mapped in advance and disturbances in their neighbourhood should be prevented where possible.

Below a few rules of thumb are given (not complete). Between parentheses are the functional groups that can benefit (M = mycorrhizal fungi, S = soil- and litter dwelling fungi, W = wood-inhabiting fungi):

General

- Tailored management of mycological hotspots: Due to the often disappointing results of restoration efforts in areas with an impoverished mycoflora, the most efficient strategy for the sustainable conservation of fungi seems to be the conservation of existing mycological hotspots ("prevention is better than cure) [M, S, W];
- Allow the development of old successional stages with an undisturbed humus-profile. This is especially true for ancient forest sites (Chapter 14, 15), parks and estates (Chapter 17), permanent 'unimproved' grassland (Chapter 10-13) and old heaths (Chapter 7). [M, S, W];
- In dynamic landscapes (dunes, river valleys, large forest complexes) aim at restoring landscape-forming processes where possible, such as wind- and water erosion and grazing by wild and semi-domesticated large herbivores, to enable the local emergence of young successional stages with well-buffered soils [M, S];
- Forest edges suffer elevated levels of atmospheric nitrogen deposition. Therefore, strive for large nature reserves surrounded by buffer zones with gradual forest edges to reduce the input of atmospheric nitrogen deposition [M, S, W];
- The mycoflora of wet ecosystems benefits from the restoration of hydrological conditions, but prolonged inundations lead to the disappearance of almost all characteristic species; [M, S, (W)];

Forests and estates

- A crucial factor for ectomycorrhizal fungi is a continuous presence of older, ectomycorrhiza-forming trees on the plot scale. Most mycorrhizal fungi cannot survive (or only very shortly) without host trees. Clear-cutting or severe thinning is therefore very unfavourable

for mycorrhizal fungi, while current levels of green-tree retention (leaving living trees at harvest) are probably often too low to be effective [M];

- Maintain and if possible strengthen factors that reduce the accumulation of nitrogen-rich litter, such as: micro-relief, litter removal by wind on exposed sites, soils with a high base saturation [M, S];
- When planting new trees, preferably choose tree species that form ectomycorrhiza (see Table 2.1) and provide nitrogen-poor soil conditions [M, S];
- Stimulate variation in microclimate at the landscape scale, including large stretches of forest with a cool and moist microclimate. Many fungal species from old-growth forests benefit from a permanently high humidity. This is particularly the case in forests with a large canopy closure with only small gaps [M, S, W];
- The local and regional diversity of wood-inhabiting fungi is dependent on a variety of wood-types (tree species, wood volume, decay stage). In addition, different types of tree mortality produce contrasting wood qualities with different fungal communities. In the Netherlands there is a strong under-representation of old trees, both living and death [W];
- As a rule of thumb, minimal requirements for a high species diversity of wood-inhabiting fungi are: a large stretch of mature forest (>20 ha), with a large amount of dead wood (>20 m³/ha) of which a substantial fraction has a large diameter (>30 cm) [W];
- For the temporary storage of dead wood and pruning waste, it is better not to use sites that are rich in mycorrhizal fungi, since this stored 'waste' increases litter and nutrient accumulation [M].

Avenues, roadside verges with trees and old woodland tracks

- Avenues, roadside verges with trees and old woodland tracks can harbour a very rich mycoflora. As long as the atmospheric nitrogen deposition is too high, these small landscape elements fulfil an important role as refugia for many forest and grassland fungi of conservation concern.
- A beneficial management of grassy roadside verges consists of mowing with fast removal of the sward, while mulching is very unfavourable [M, S];
- Encourage that there is continuity in the availability of old trees at the site scale. For the rejuvenation of avenues and roadside verges replace old trees gradually instead of all at once. This increases the local persistence of mycorrhizal fungi that depend on older successional stages [M];
- Old trees ('veteran trees') are very rare in Dutch forests and they are largely confined to estates and avenues in the rural area. In these areas it is important to maintain veteran trees as long as possible. There are many situations where cutting of veteran trees with wood-decay fungi is not necessary from a safety perspective. Heart-rot fungi are specialized on the decay of heartwood of mature trees and they generally do not grow in functional sapwood. These heart-rot fungi are in general more of a benefit to the tree than a threat since hollow trees become less vulnerable to wind throw. A case specific risk-assessment is recommended [W].

Grasslands, dunes, marshes and moors

- Grasslands with a rich mycoflora ('Waxcap-grasslands') are largely confined to 'unimproved', nutrient poor soils with old and undisturbed humus-profile and a low aboveground biomass of vascular plants (at

least in the autumn). A favourable management consists of grazing or mowing (with removal of the sward) and no application of chemical fertilizers. Even intensive lawn management can lead to rich Waxcap-grasslands. In grazed areas, livestock density should be high enough to maintain low swards (i.e. vegetation height should not exceed 10 cm in autumn). On the other hand, severe soil disturbance by heavy trampling should be prevented. [S];

- In Waxcap-grasslands the removal of the nutrient-rich organic topsoil (as a measure to reduce nutrient availability) is very harmful to the mycoflora [S].
- The mycoflora of dry heaths benefits from a management that creates mosaics of various successional stages including old heaths with no sod-cutting [S].

Mycoflora per habitat type

A large part of the publication is devoted to an overview of the mycoflora of the main Dutch habitat types (Chapter 5-19). The habitat classification is based on a Dutch system of 'management types'. In addition the mycoflora is discussed in relation to the 'Natura 2000 habitat types' as used in the European Union. For each habitat type a table with characteristic fungal species is given and for several Natura 2000 habitat types species were identified for which the presence in an area can be taken as a sign of habitat quality. These 'quality indicators' are indicated in the tables with "X" (formally assigned) and "V" (proposed). In addition information is given on the frequency of occurrence in the Netherlands (column "Fr") and the red list status (column "R. Lijst"; see table 1.3). When discussing the possibilities for conservation and restoration of fungal diversity we follow two tracks. Firstly, the environmental conditions for a rich mycoflora are described. A second track is an overview of the effects of different management measures on the mycoflora based on available research and field experiences of mycologists.

Knowledge gaps

Despite the potentially large effects of a decrease in the diversity of fungi on ecosystem functioning and the provision of ecosystem services, there are still many gaps in our knowledge about the impact of management measures on the mycoflora. In chapter 20, the main knowledge gaps are identified. The knowledge gaps are divided into two groups. The first group refers to knowledge gaps where applied research can generate knowledge that is directly applicable in nature management ('adaptive and evidence-based management'). Secondly, an overview is given of knowledge gaps that primarily relate to the generation of fundamental knowledge about the habitat requirements of fungi and their role in ecosystem processes. Answers to these questions provide more insight into the consequences of changes in species composition (i.e. increased rarity of various species groups) and the extent to which fungi contribute to ecosystem services. The approach here is mainly from the perspective of ecosystem services and ecosystem processes. Questions about species groups are included, where the occurrence of these species is indicative (process indicators) or crucial (keystone species) for ecosystem processes. The first group of questions is descriptive and requires field surveys and experimental research, while the second group requires fundamental research under controlled conditions such as laboratories and greenhouses. It is explained how research on the two types of questions can mutually strengthen each other.

Samenvatting

Doel en leeswijzer (hoofdstuk 1)

Het Kennisnetwerk 'Ontwikkeling + Beheer Natuurkwaliteit' (OBN) heeft als doel de ontsluiting, ontwikkeling en benutting van kennis over natuurherstel. Meer aandacht voor paddenstoelen binnen het OBN-programma is om een aantal redenen gewenst:

- Paddenstoelen spelen een sleutelrol in het functioneren van veel ecosystemen;
- Paddenstoelen vertegenwoordigen een groot deel van de biodiversiteit (in totaal komen in Nederland ruim 5000 soorten voor) en ze vormen een eigen rijk, naast planten en dieren. In diverse habitattypen is de diversiteit aan paddenstoelen vele malen hoger dan de diversiteit aan vaatplanten;
- Een groot aantal paddenstoelen is kwetsbaar of bedreigd en staat op de Rode Lijst (62% van de beschouwde soorten). Er is echter nauwelijks sprake van beheer gericht op herstel;
- Paddenstoelen stellen andere eisen aan hun standplaats dan planten en profiteren daardoor niet automatisch van beheer gericht op planten.

Beheerders blijken vaak wel meer rekening te willen houden met paddenstoelen, maar een geschikt instrumentarium hiervoor ontbreekt. Dit komt vooral doordat de kennis over paddenstoelen sterk versnipperd en slecht toegankelijk is. Bij een betere ontsluiting van deze gegevens valt er waarschijnlijk veel winst te behalen bij het behoud en herstel van de diversiteit aan paddenstoelen. Deze publicatie probeert hieraan bij te dragen.

Het doel van deze publicatie is het geven van een overzicht van:

1. De voor paddenstoelen waardevolle biotopen en de eisen die bedreigde paddenstoelen stellen aan hun milieu (per functionele groep);
2. Mogelijkheden om met het beheer meer op het behoud en herstel van diversiteit aan paddenstoelen in te spelen;
3. Kennislacunes en aanbevelingen voor vervolgonderzoek.

De doelgroep van deze publicatie is tweeledig. In de eerste plaats kunnen ecologisch geschoolde beheerders het rapport gebruiken voor de vertaalslag naar beheerplannen voor gebieden. De tweede doelgroep wordt gevormd door mycologen met interesse voor natuurbeheer. Goedwillende beheerders kunnen vaak weinig met inventarisatieverslagen en 'kale soortenlijsten' zonder toelichting van het 'verhaal achter de soorten'. Dit rapport kan bijdragen aan beter op beheerders toegespitste adviezen.

De publicatie bestaat uit twee delen:

- **Deel 1** (dit deel) bevat algemene informatie over paddenstoelen, hun ecologische rol, algemene knelpunten en kennislacunes;
- **Deel 2** bevat een overzicht van de mycoflora per natuurtype met kwaliteitsindicatoren per biotoop.

Ecologie van paddenstoelen en functionele groepen (hoofdstuk 2)

Een 'paddenstoel' is het met het blote oog zichtbare voortplantingsorgaan (vruchtlichaam) van een schimmel. Het vrijwel onzichtbare gedeelte van het organisme dat in de bodem, in hout of een ander substraat een fijn netwerk van schimmeldraden vormt, wordt mycelium genoemd. De vruchtlichamen spelen slechts een rol bij de voortplanting via de productie van een groot aantal microscopisch kleine sporen, terwijl het mycelium het eigenlijke actieve deel is bij de verwerving van koolstof (energie) en nutriënten. Ondanks de onzichtbaarheid van het mycelium is het belang hiervan voor het functioneren van ecosystemen groot. Voor het gemak spreken we in deze publicatie vaak simpelweg over 'paddenstoelen' als we het hele organisme (schimmeldraden plus vruchtlichaam) bedoelen.

Paddenstoelen hebben in tegenstelling tot planten geen bladgroen en ze zijn voor hun energievoorziening (koolstof) daarom afhankelijk van dood of levend organisch materiaal van andere organismen. Voor een beter begrip van de eisen die paddenstoelen stellen aan hun leefgebied is het zinvol om een onderscheid te maken in 'functionele groepen' op basis van de manier waarop schimmels in hun energiebehoefte voorzien en het substraat dat ze hiervoor gebruiken. Op het hoogste niveau onderscheiden we drie hoofdgroepen: mycorrhizavormers, strooiselafbrekers en houtafbrekers. Binnen deze hoofdgroepen worden diverse subgroepen onderscheiden. Zo kan bij houtafbrekers onderscheid gemaakt worden tussen soorten die uitsluitend op levende bomen kunnen gedijen (biotrofe parasieten), soorten die na het afsterven van de boom nog een tijd verder kunnen leven (necrotrofe parasieten) en soorten die uitsluitend groeien op dood hout (saprotrofe paddenstoelen). Daarnaast zijn er nog vele parasieten op allerlei andere organismen zoals kruiden, mossen, insecten en paddenstoelen.

Mycorrhiza-vormende paddenstoelen (§ 2.3)

Mycorrhizavormers omvatten een grote groep schimmels die nauw samenleven met planten. Het gaat hierbij om een relatie waarbij beide partners baat hebben (mutualisme). De schimmel tapt via de wortels van de vaatplant suikers af voor zijn energievoorziening en levert hiervoor in ruil nutriënten aan de plant. Schimmeldraden hebben een veel kleinere diameter dan plantenwortels en daardoor zijn ze veel efficiënter in de opname van nutriënten, vooral van weinig mobiele en goed gebufferde nutriënten zoals fosfor, zink en koper, maar soms ook van stikstof (ammonium, organisch stikstof), kalium, zwavel en boor. De overgrote meerderheid van de vaatplanten (ruim 90% van de soorten) leeft nauw samen met mycorrhiza-vormende schimmels.

Er zijn verschillende typen mycorrhiza met duidelijke verschillen in morfologie, fysiologie en ecologie. Van de bij de symbiose betrokken schimmels, worden slechts door één groep, de ectomycorrhizaschimmels, met het oog zichtbare vruchtlichamen gevormd. Deze publicatie richt zich daarom op ectomycorrhiza-vormende schimmels. Dit is het dominante type in veel bossen, met name op armere bodems. Als we in deze publicatie spreken over mycorrhiza-vormende paddenstoelen gaat het dus steeds om ectomycorrhiza tenzij anders vermeld. In Nederland komen ruim 900 soorten ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen voor. Bekende voorbeelden hiervan zijn: Vliegenzwam, Hanenkam (Cantharel), Gewoon eekhoortjesbrood en truffels. Ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen leven samen met de meest voorkomende boomsoorten zoals berk, beuk, den, eik, els en wilg.

Mycorrhiza-vormende paddenstoelen spelen met name in bossen op nutriëntenarme bodems een cruciale rol bij de volgende, deels samenhangende, processen:

- Verbeterde opname van nutriënten door planten (niet alleen de macronutriënten N, P, K, Ca en Mg, maar ook micronutriënten zoals B, Mn, Zn, Cu en Fe);
- De reductie van droogtegevoeligheid van planten;
- Bescherming van planten tegen zware metalen;
- Bescherming tegen ziekteverwekkers (bodempathogenen);
- Vorming van ondergrondse mycorrhizanetwerken die verschillende planten met elkaar kunnen verbinden en zo bij kunnen dragen aan een ondergrondse herverdeling van nutriënten en mogelijk ook suikers (gunstig als kiembed voor planten die op dit netwerk 'in kunnen pluggen');
- Koolstofvastlegging in de bodem;
- Stabilisatie van de bodem door het schimmeln netwerk en door de productie van stoffen ('schimmellijm') die bodemdeeltjes aan elkaar kitten;
- Bijdrage aan de ontwikkeling van het humusprofiel.

Vanuit het functioneren van het ecosysteem is het nuttig om in het achterhoofd te houden dat het behoud of herstel van een hoge diversiteit aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen niet alleen afhankelijk is van een lage stikstofbeschikbaarheid, maar dat omgekeerd de mycoflora zelf ook bij kan dragen aan een meer gebalanceerde nutriëntenhuishouding. Bij het herstel van een hoge rijkdom aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen met een uitgebreid netwerk van schimmeldraden in de bodem wordt de veerkracht van bomen tegen fluctuaties in het bodemmilieu vergroot en blijven fosfaat (P), basische kationen (Ca, Mg, K) en micronutriënten beter in het ecosysteem beschikbaar. Bovendien wordt bij een hoge biomassa aan mycelium van ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen veel N geïmmobiliseerd, zodat de stikstofschaarste in het ecosysteem verder versterkt wordt. Hierdoor kan een rijke mycoflora bijdragen aan een geschikt milieu voor veel andere organismen.

Strooiselafbrekers (§ 2.4)

Mycelia van strooiselafbrekende paddenstoelen vervullen een belangrijke rol bij de afbraak van dood plantaardig materiaal. Deze leefwijze wordt *saprotroof* genoemd. Tot het strooisel behoren de fijnere materialen, zoals bladeren, bloemen, vruchten, fijne twijgen en mest. Humus bestaat uit relatief stabiel, gedeeltelijk afgebroken, amorf materiaal dat langzaam verder wordt afgebroken. Paddenstoelen dragen vooral bij aan de afbraak (decompositie) van moeilijk afbreekbare bestanddelen, zoals cellulose, hemicellulose en lignine. Hun rol is het belangrijkste in voedselarme levensgemeenschappen. In voedselrijke omstandigheden treden bij afbraak bacteriën meer op de voorgrond. Daarnaast vervullen bodemdieren een belangrijke rol bij de afbraak door begrazing van schimmels en bacteriën, fragmentatie van strooisel (micro-, meso- en macrofauna) en het mengen van organisch materiaal met de minerale grond (vooral macrofauna zoals regenwormen).

Van de Nederlandse mycoflora zijn circa 2200 soorten betrokken bij strooiselafbraak, bijna de helft van alle inlandse soorten. Sommige soorten kunnen op allerlei soorten strooisel groeien, andere zijn in hoge mate gespecialiseerd op bepaalde componenten. Hiervan worden enkele voorbeelden behandeld. Paddenstoelen zijn niet alleen afhankelijk van de

kwaliteit van het strooisel maar bepalen zelf ook voor een deel de eigenschappen van de organische stof in de bodem (en daarmee de eigenschappen van het humusprofiel). Over de interacties tussen paddenstoelen en aard en kwaliteit van organische stof is op soortniveau nog weinig bekend.

Afbraak van strooisel is een natuurlijk, onopvallend proces dat zich grotendeels aan onze waarneming onttrekt en waar beheerders van natuurgebieden in het algemeen weinig directe bemoeienis mee hebben. Paddenstoelen zijn van grote waarde als indicatoren voor de eigenschappen van het humusprofiel en de processen die zich daar afspelen. Strooiselafbraak wordt sterk beïnvloed door de milieuomstandigheden, zoals waterhuishouding, zuurgraad en beschikbaarheid van stikstof. Daardoor hebben atmosferische stikstofdepositie, verzuring, en verdroging een grote invloed op de afbraak van organisch materiaal en op de samenstelling van de saprotrofe mycoflora (zie ook § 3.2). Stikstofrijke neerslag leidt meestal tot vertraagde afbraak, strooiselophoping en een sterke verarming van de mycoflora.

Houtafbrekers (§ 2.5)

Hout is grotendeels opgebouwd uit hemicellulose, cellulose en lignine, en de afbraak van deze componenten is een ingewikkeld proces. Men spreekt van bruinrot als de bleekgekleurde cellulose en hemicellulose worden afgebroken, waardoor de donkerder gekleurde lignine achterblijft. Bij witrot breken de schimmels ook de lignine af, waarbij (hemi)cellulose het vermolmde hout een lichte kleur geeft. Bij beide processen zijn specialistische schimmels betrokken. Deze kunnen een parasitaire levenswijze hebben die leidt tot sterfte van de boom (necrotroof, ca. 100 soorten) of een saprotrofe leefwijze (leven op dood hout, ca. 1000 soorten). Onder de houtafbrekende schimmels zijn zowel generalisten die op hout van vele boomsoorten groeien als specialisten die gebonden zijn aan één boomgeslacht. Bij de afbraak van hout is gewoonlijk een karakteristieke opvolging van soorten te zien (successie). De snelheid van houtvertering is vooral afhankelijk van de betrokken houtsoort en omgevingsvariabelen als vochtbeschikbaarheid. Op grote volumes dood hout (dikke stammen) zijn de meeste bijzondere soorten houtafbrekende paddenstoelen te zien. Deels betreft het hier soorten die beperkt zijn tot dit substraattype. In Nederland zijn de meeste dikke (dode) bomen te vinden in landgoed- en parkbossen. In productiebos leven weinig bijzondere houtafbrekers.

Algemene knelpunten (§ 3.1)

Van de in hoofdstuk 3 besproken knelpunten, is de hoge stikstofdepositie de belangrijkste oorzaak voor de waargenomen veranderingen in het voorkomen van paddenstoelen in Noordwest Europa. Dit geldt met name voor ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen. De meeste mycorrhizapaddenstoelen reageren op een verhoogde beschikbaarheid van stikstof in de bodem door een sterk verminderde productie van vruchtlichamen. Veel kritische soortgroepen zoals Stekelzwammen, Gordijnzwammen en Ridderzwammen verdwijnen grotendeels of zelfs geheel. Ook ondergronds nemen veel mycorrhiza-vormende soorten sterk af, maar dit effect is vaak pas later waarneembaar. Bovengrondse veranderingen in het voorkomen van paddenstoelen kunnen dus gebruikt worden als een vroege waarschuwing voor ondergrondse veranderingen. Het meest in het oog springend bij de ondergrondse verschuivingen in soortensamenstelling is een sterke afname van soorten met een uitgebreid netwerk van schimmeldraden die vanuit de schimmelmantel de bodem ingroeien.

Deze veranderingen hebben waarschijnlijk belangrijke gevolgen voor het functioneren van het boscysteem:

- Verstoorde nutriëntenbalans bij bomen door een verminderde opname van weinig mobiele nutriënten en basische kationen;
- Toename van de circulatiesnelheid van stikstof in de bodem doordat minder N in het schimmelweefsel vastgelegd wordt (minder N-immobilisatie).
- Grotere gevoeligheid voor extreme droogte;
- Grotere gevoeligheid voor windworp;
- Vertraging van de strooiselafbraak.

In graslanden vormt niet alleen de hoge stikstofdepositie een knelpunt, maar ook het gebruik van kunstmest of drijfmest en de bodemverstoring door grondbewerking. Uit bemestingsproeven is gebleken dat diverse graslandpaddenstoelen (waaronder Wasplaten) gevoeliger zijn voor fosfaat dan voor stikstof.

Voor houtafbrekende paddenstoelen vormt vooral een gebrek aan voldoende volume en variatie aan groot dood hout een beperkende factor. Hoewel het belang van dood hout voor de diversiteit aan houtafbrekende paddenstoelen algemeen bekend is, vindt er in veel bosgebieden in praktijk vooral een toename plaats van kroon- en takhout en blijft de hoeveelheid groot dood hout sterk achter in vergelijking met oudere, meer natuurlijke bossen.

Herkenning van mycologische hotspots (§ 3.2.1)

De habitattypen in Nederland verschillen sterk in mycologische diversiteit. Een overzicht van habitattypen die relatief rijk zijn aan paddenstoelen wordt gegeven in onderstaande tabel.

Tabel: Overzicht van habitattypen die in potentie relatief rijk zijn aan paddenstoelen met een verwijzing naar het hoofdstuk waarin ze besproken worden, een link naar het Natura 2000 habitatype (indien van toepassing) en een ruwe indicatie van de rijkdom aan paddenstoelensorten.

Biotoop	Hst.	N2000 habitatype	Aantal Soorten
Stuifzandheiden met struikhei (met boomgroepen)	07.1	2310	+++
Jeneverbesstruwelen	07.1	5130	+++
Zandverstuivingen (incl. primaire dennenbosjes)	07.2	2330	++++
Grijze duinen	08.2	2130	++++
Kruipwilgstruwelen	08.3	2170	+++
Blauwgraslanden	10.1	6410	+++
Heischrale graslanden, vochtig	10.1	6230 pp	+++
Stroomdalgraslanden	11/12.1	6120	+++
Kalkgraslanden	11.1.3	6210	+++
Heischrale graslanden, droog	11.1.4	6230 pp	+++
Glanshaver- en vossenstaarthooilanden	12.3	6510	+++
Vochtige alluviale bossen (Essen-iepenbos)	14.1	91E0B	++++
Droge hardhoutoobossen	14.1	91F0	++++
Elzenbroekbossen	14.2.3	91E0C	++++
Eiken-haagbeukenbossen	14.3	9160	+++++
Duinbossen	15.1	2180	+++++
Veldbies-beukenbossen	15.2	9110	++++
Beuken-eikenbossen met hulst	15.2	9120	++++
Oude eikenbossen	15.2	9190	++++
Naaldbossen (Grove den, Fijnspar)	16	-	++++
Park- en stinzenbos, landgoederen	17.3	-	+++++
Lanen en schrale wegbermen met bomen	19.7	-	+++++

De meeste habitattypen in deze tabel omvatten zogenaamde Natura 2000 habitattypen, die opgenomen zijn in de Europese habitatrichtlijn (zie § 4.1). Landgoederen, parkbossen, lanen en schrale wegbermen met bomen behoren niet tot een Natura 2000 habitatype, maar deze biotopen vervullen wel een belangrijke refugiumfunctie voor kenmerkende paddenstoelen uit bostypen die wèl opgenomen staan op de habitatrichtlijn. Binnen de habitattypen met een potentieel rijke mycoflora gaat het vaak om specifieke milieuoedities en een belangrijke stap bij het behoud van de paddenstoelendiversiteit in Nederland is een betere herkenning van deze abiotische randvoorwaarden. In hoofdstuk 5-19 worden daarvoor per habitatype handvatten gegeven.

In de meeste habitattypen hebben de in § 3.1 beschreven knelpunten in de 20^e eeuw geleid tot een sterke afname van de mycologische diversiteit. In Nederland herbergen slechts enkele gebieden nog een rijke mycoflora op landschapsniveau zoals de Waddeneilanden, de kalkrijke duinen en de bossen in de IJsselmeerpolders. Elders in Nederland zijn gebieden met een rijke mycoflora teruggedrongen tot fragmenten in het landschap ('mycologische hotspots'). Opvallend hierbij is dat veel mycologische hotspots voorkomen buiten Natura 2000 gebieden en buiten de Ecologische Hoofdstructuur. Het gaat hierbij onder andere om park- en stinzenbossen, oude lanen, schrale bermen en oude permanente graslanden ('Wasplatengraslanden').

Na vermessing, verzuring of verdroging, blijkt het herstel van de karakteristieke mycoflora van een bepaald habitatype in praktijk vaak zeer lastig. Vooral na vermessing is herstel een langzaam proces en het herstel is vaak onvolledig (dat wil zeggen een hoog aandeel van de kenmerkende soorten vestigen zich niet). De meest efficiënte strategie voor de duurzame bescherming van de mycologische diversiteit is daarom het behoud en waar mogelijk de versterking van bestaande mycologische hotspots onder het motto "voorkomen is beter dan genezen".

Effecten van herstelmaatregelen (§ 3.2.2)

Een belangrijke bevinding van dit OBN project is dat er in Nederland, ondanks het functionele belang van paddenstoelen, nog zeer weinig meerjarig onderzoek is gedaan naar het effect van beheermaatregelen op paddenstoelen. Wel is het duidelijk dat de hoge stikstofdepositie in Nederland één van de belangrijkste knelpunten vormt voor veel paddenstoelen waarbij de voedselrijke situatie zichzelf in stand houdt. De grote uitdaging voor het beheer van vermeste en verzuurde ecosystemen is daarom het doorbreken van de vicieuze cirkel door herstelmaatregelen die stikstofarmere omstandigheden creëren met een rijke mycoflora. In hoofdstuk 5-19 worden de mogelijkheden per natuurtype besproken. Hierbij wordt zoveel mogelijk aangesloten bij de herstelmaatregelen zoals die zijn beschreven in het kader van de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS). In § 3.2 wordt een overzichtstabel gegeven met de te verwachten effecten van herstelmaatregelen op paddenstoelen in mycologisch verarmde gebieden. Deze tabel is grotendeels gebaseerd op deskundigenoordeel en is bedoeld als een indicatie. Voor een verdere toelichting van de mogelijkheden en beperkingen van maatregelen wordt verwezen naar de hoofdstukken over de individuele natuurtypen (hoofdstuk 5-19). Voor de mycoflora kan vooral een gunstig effect verwacht worden van maatregelen die de ophoping van stikstofrijk strooisel verminderen en/of die de circulatiesnelheid van stikstof remmen. Een algemene randvoorwaarde voor de planning en uitvoering van maatregelen op gebiedsniveau is dat zorgvuldig omgegaan wordt met in het gebied aanwezige restpopulaties van bedreigde paddenstoelensorten.

Mycoflora per natuurtype en beheertype (hoofdstuk 5-19, zie band 2)

In het tweede deel van het rapport worden de voor paddenstoelen belangrijke biotopen besproken met per hoofdstuk een korte samenvatting. Hierbij wordt de nieuwe indeling in 'natuurtypen' en daarbinnen 'beheertypen' als kapstok gebruikt (zie § 1.4 voor een toelichting). Deze indeling sluit zo goed mogelijk aan op de schaal waarop beheerders werken en vormt de basis voor het nieuwe subsidiestelsel voor natuur- en landschapsbeheer. Daarnaast wordt bij de bespreking van de mycoflora aangesloten bij de 'Natura 2000-habitattypen'. Per beheertype wordt een tabel gegeven met een selectie van kenmerkende soorten die gebruikt kunnen worden als 'kwaliteitsindicatoren'.

Bij de bespreking van de mogelijkheden voor behoud en herstel van de mycoflora volgen we per beheertype twee sporen. In de eerste plaats worden de abiotische randvoorwaarden voor een rijke mycoflora in beeld gebracht en wordt aangegeven welke voor paddenstoelen belangrijke landschapselementen schaars geworden zijn. Een tweede spoor vormt een overzicht van het vanuit mycologisch perspectief gewenste beheer en het effect van diverse maatregelen op de mycoflora op basis van onderzoek en veldervaringen van mycologen.

Hieronder volgen enkele handvatten voor maatregelen die bij kunnen dragen aan het behoud of herstel van een rijke mycoflora. De nadruk ligt hierbij op maatregelen waarbij paddenstoelen niet automatisch meeliften met beheer gericht op andere soortgroepen. Tussen haakjes staan de functionele groepen vermeld die hiervan kunnen profiteren (M = mycorrhizavormers, S = strooiselafbrekers, H = houtafbrekers):

Algemeen

- Het beheer van mycologische hotspots vergt maatwerk: Paddenstoelenwerkgroepen kunnen vaak helpen met gebiedsspecifieke adviezen (zie § 3.2.1) [M,S,H];
- Behouden en waar mogelijk laten ontwikkelen van oude ontwikkelingsstadia. Dit geldt met name voor oude bosgroeiplaatsen (Hst. 14, 15), parken en landgoederen (hoofdstuk 17) en permanente graslanden (hoofdstuk 10-13). Randvoorwaarde hiervoor is een ongestoorde bodemontwikkeling [M,S,H];
- Bosranden vangen relatief veel atmosferische stikstof in. De perspectieven voor mycologisch herstel zijn daardoor het beste in grote natuurgebieden omringd door bufferzones voor de invang van stikstof uit de omgeving [M,S,H];
- In grote natuurgebieden in dynamische landschappen (duinen, rivierengebied, grote boscomplexen) streven naar het herstel van landschapsvormende processen, zoals wind- en watererosie, zodat op kleine schaal voedselarme pioniermilieus kunnen ontstaan [M,S];
- De mycoflora van natte ecosystemen profiteert over het algemeen van het herstel van de hydrologie, maar langdurige inundaties leiden tot het verdwijnen van vrijwel alle paddenstoelen [M,S,(H)];

Bossen en landgoederen

- Een cruciale factor voor mycorrhizapaddenstoelen is een continue aanwezigheid van voldoende oudere, ectomycorrhiza-vormende bomen op standplaatsniveau. De meeste mycorrhizapaddenstoelen kunnen slechts zeer kort overleven zonder boompartner. Kaalkap of sterke dunning is daardoor zeer ongunstig voor mycorrhizavormers [M];
- Behoud en indien mogelijk versterking van factoren die de ophoping van stikstofrijk strooisel verminderen, zoals: reliëf (dekzandruggen, oude stuifduinen, boswallen, greppels), schrale randen van bospaden,

windwerking door geëxponeerde ligging of een goed gebufferde bodem (zie kader 15.2) [M,S];

- Bij aanplant van nieuwe bossen zorgen voor een hoog aandeel aan boomsoorten met ectomycorrhiza (zie tabel 2.1) en een stikstofarme uitgangssituatie ("hoe schraler, hoe beter") [M,S];
- Zorg voor variatie in microklimaat, inclusief voldoende oppervlakte bos met een koel en vochtig microklimaat. Veel bospaddenstoelen zijn gebaat bij een permanent hoge luchtvochtigheid. Dit is met name het geval in bossen met een grote kroonsluiting met lokaal kleine open plekken in de kroonlaag [M,S,H];
- Om een grote diversiteit aan houtafbrekende paddenstoelen te krijgen is een variatie aan dood hout van belang (boomsoort, verteringsstadium, doodsoorzaak, vochtigheid, staand en liggend hout). Er is met name een gebrek aan oude kwijnende en dode bomen. De hoeveelheid kwijnend, staand hout kan vergroot worden door het ringen van bomen en de variatie aan liggend hout door omtrekken of omzagen [H];
- Voor houtafbrekende paddenstoelen kan als streefbeeld gelden dat er in een flinke oppervlakte bos (> 20 ha) een grote hoeveelheid dood hout (> 20 m³ per ha) van dikke dode bomen (> 30 cm diameter) aanwezig is. Bij het beheer van bossen, parken en landgoederen is het voor houtafbrekende paddenstoelen van groot belang dat dikke dode boomstammen in hun geheel in het gebied kunnen achterblijven [H];
- Bij de tijdelijke opslag van dood hout en snoeiafval, is het beter dit niet te deponeren op geschikte standplaatsen voor bijzondere mycorrhizavormende paddenstoelen, zoals schrale, mosrijke plekken [M].

Lanen, wegbermen met bomen en oude bospaden

- Behoud van schrale lanen en wegbermen met oude bomen: Zolang de stikstofbeschikbaarheid nog te hoog is, fungeren deze lijnvormige elementen in veel landschappen als een refugium voor veel bedreigde paddenstoelen van bossen en graslanden. Een gunstig beheer van grazige bermen bestaat uit maaien met snelle afvoer van het maaisel, terwijl klepelen ongunstig is [M,S];
- Voor het behoud van mycorrhizapaddenstoelen zou er bij de verjonging van lanen met oude, verzwakte bomen voor gekozen kunnen worden om oude bomen veel geleidelijker te vervangen door jonge bomen. Door het laten staan van enkele oude bomen kunnen 'oud-bos soorten' zich beter handhaven (zie § 19.7) [M];
- Terughoudendheid bij de kap van oude nog levende bomen die aangetast zijn door houtafbrekende paddenstoelen. Deze 'veteranenbomen', zijn in het Nederlandse landschap zeldzaam en vrijwel beperkt tot landgoederen en parken in het cultuurlandschap. Aantasting van oude bomen door paddenstoelen die het selectief kernhout afbreken ('kernrot') is een natuurlijk verschijnsel dat bij kan dragen aan de stabiliteit van de boom. Bij aanwezigheid van houtzwammen is daarom een soort-specifieke risico-inschatting gewenst (zie § 17.3) [H].

Graslanden, duinen, moerassen en heiden

- Graslanden met een rijke mycoflora (met name 'Wasplatengraslanden') zijn gebonden aan schrale bodems met een oud en ongestoord humusprofiel en een korte vegetatie (in elk geval in het najaar). Een voor paddenstoelen gunstig beheer bestaat uit begrazing of maaien met afvoeren van het maaisel. Zelfs gazonbeheer kan tot rijke Wasplatengraslanden leiden. Bij beweide terreinen is het instellen van een juiste begrazingsdruk een kwestie van maatwerk. Enerzijds dient de intensiteit zo groot te zijn dat de vegetatie in het najaar in grote

delen van het terrein niet hoger is dan een centimeter of tien.

Anderzijds dient vertrapping van de zode door vee te worden voorkomen. Drukbe grazing met een hoge veedichtheid in een korte periode is daarom in het algemeen ongewenst (zie hst. 10-13) [S];

- In graslanden met veel bedreigde paddenstoelen kan het verwijderen van de organische toplaag zeer schadelijk zijn voor de mycoflora [S];
- De mycoflora van heide is gebaat bij een mozaïekbeheer waarbij op landschapsschaal naast jonge geplagde vegetaties ook voldoende oude, ongeplagde heidebodems voorkomen [S];
- Op oude heidebodems met een dikke humuslaag zijn de perspectieven gunstig voor het ontstaan van gradiënten tussen bos en hei (boomheide, strubbenbosjes) met een rijke mycoflora [M,S].

Kennislacunes (hoofdstuk 20)

Ondanks het potentieel grote effect van een afname van de diversiteit aan paddenstoelen op het functioneren van ecosystemen en op de levering van ecosysteemdiensten zijn er nog veel kennislacunes over het effect van beheermaatregelen op de mycoflora. In hoofdstuk 20 worden de gesignaleerde kennislacunes besproken, waarbij de vragen zijn geclusterd in twee groepen. In de eerste plaats worden kennislacunes geformuleerd waarbij toegepast onderzoek op korte termijn kennis kan genereren die direct toepasbaar is voor beheerders. Daarnaast wordt een overzicht gegeven van kennislacunes die primair betrekking hebben op het genereren van fundamentele kennis over de leefwijze van paddenstoelen en hun rol binnen het ecosysteem. Antwoorden op de bijbehorende kennisvragen zullen op de korte termijn waarschijnlijk niet leiden tot aanpassingen in het natuurbeheer. Wel geeft het beantwoorden van deze vragen meer inzicht in de consequenties van het zeldzamer of algemener worden van bepaalde groepen paddenstoelen voor het functioneren van ecosystemen en de mate waarin paddenstoelen bijdragen aan ecosysteemdiensten. De insteek hierbij is hoofdzakelijk vanuit de ecosysteemdiensten en ecosysteemprocessen. Vragen over soortengroepen zijn opgenomen, indien het voorkomen van deze soorten als indicatief (procesindicatoren) of cruciaal (sleutelsoorten) voor deze processen kunnen worden beschouwd. Bij de eerste groep vragen is beschrijvend en experimenteel onderzoek in het veld vaak de aangewezen weg, terwijl voor de tweede groep vragen ook fundamenteel onderzoek onder meer gecontroleerde omstandigheden zoals laboratoria en kassen nodig is. De samenhang tussen beide typen vragen is aangegeven zodat inzichtelijk wordt hoe fundamenteel onderzoek en onderzoek ten behoeve van beheervragen elkaar wederzijds kunnen versterken. Binnen beide categorieën zijn de kennislacunes geprioriteerd.

Inhoudsopgave

Summary

Samenvatting

1	Inleiding en leeswijzer	23
1.1	Aanleiding	23
1.2	Doelstelling en doelgroep	24
1.3	Werkwijze	24
1.4	Leeswijzer	25
2	Ecologie van paddenstoelen en functionele groepen	30
2.1	Specifieke eigenschappen van paddenstoelen	30
2.2	Indeling in functionele groepen	31
2.3	Mycorrhizavormers	32
2.3.1	Eigenschappen en onderverdeling	32
2.3.2	Rol in ecosystemen	35
2.3.3	Belangrijke milieufactoren voor mycorrhizavormers	38
2.3.4	Mycorrhiza-vormende paddenstoelen en natuurbeheer	44
2.4	Strooiselafbrekers	45
2.4.1	Strooisel als substraat voor paddenstoelen	45
2.4.2	Rol in ecosystemen	48
2.4.3	Strooiselafbrekers en natuurbeheer	52
2.5	Houtafbrekers	54
2.5.1	Hout als substraat	54
2.5.2	Houtafbraak: bruinrot, witrot, zachtrot	55
2.5.3	Parasitisme en saprotrofie	56
2.5.4	Belangrijke milieufactoren voor houtafbrekers	60
2.5.5	Houtafbrekers en natuurbeheer	65
3	Algemene knelpunten en maatregelen	68
3.1	Algemene knelpunten	68
3.1.1	Stikstofdepositie en strooiselophoping	68
3.1.2	Verzuring en mineralogische verarming	76
3.1.3	Verdroging	77
3.1.4	Gebrek aan oude bossen met veel dood hout	78
3.1.5	Gebrek aan levende veteranenbomen	79
3.1.6	Ruimtelijke isolatie door habitatversnippering	81
3.1.7	Gebrek aan continuïteit van een gunstig beheer	83
3.1.8	Klimaatverandering	83
3.1.9	Exoten	84
3.1.10	Effect van plukken en betreding	85
3.2	Algemene maatregelen	86
3.2.1	Instandhoudingsbeheer in mycologische hotspots	86
3.2.2	Effecten van herstelmaatregelen op standplaatsschaal	89
3.2.3	Herstelmaatregelen op landschapsschaal	91
3.2.4	Lerend beheren met behulp van monitoring	91

4	Paddenstoelen in het beleid	93
4.1	Europese verplichtingen via Natura 2000	93
4.1.1	Natura 2000-habitattypen	93
4.1.2	Typische soorten	93
4.1.3	Programmatische aanpak stikstof en herstelstrategieën	95
4.2	Natuurbeleid in Nederland	95
4.2.1	Paddenstoelen in het nationale en provinciale beleid	95
4.2.2	Nederlandse Rode Lijst	96
4.2.3	Internationale verantwoordelijkheid	97
5-19	Mycoflora per natuurtype: zie deel 2	
5	Moerassen en rietlanden (N05)	100
6	Voedselarme venen en vochtige heiden (N06)	107
7	Droge heiden en stuifzanden (N07)	128
8	Duinen (N08)	146
9	Schorren of kwelders (N09)	171
10	Vochtige en natte schraalgraslanden (N10)	173
11	Droge schraalgraslanden (N11)	187
12	Rijke graslanden en akkers (N12)	217
13	Vogelgrasland (N13)	240
14	Vochtige bossen (N14)	243
15	Droge bossen (N15)	278
16	Naaldbos met productiefunctie (N16)	313
17	Cultuurhistorische bossen (N17)	328
18	Nog om te vormen naar natuur (N00)	343
19	Kleine groenblauwe landschapselementen (L01)	354
20	Kennislacunes	378
20.1	Kennis voor toepassingen in het beheer	378
20.2	Kennis over ecosysteemprocessen	383
20.3	Link met de OBN kennisagenda	386
	Literatuur	388
	Index tot soorten	403

1 Inleiding en leeswijzer

1.1 Aanleiding

Het Kennisnetwerk Ontwikkeling + Beheer Natuurkwaliteit (OBN) heeft als doel de ontsluiting, ontwikkeling en benutting van kennis over natuurherstel. Het kennisnetwerk was aanvankelijk gekoppeld aan het subsidieprogramma Effectgerichte Maatregelen (EGM), dat zich richtte op het tegengaan van de effecten van vermessing, verzuring en verdroging in natuurgebieden, maar mede vanwege de goede resultaten is de doelstelling in 2006 verbreed naar natuurherstel in de breedste zin en naar de landschapsschaal.

De verbrede doelstelling van OBN, waarin wordt gestreefd naar het ontwikkelen van maatregelen die levensgemeenschappen in hun geheel herstellen, geeft aanleiding om ook minder bekende taxonomische groepen te betrekken in het OBN-programma. Paddenstoelen spelen binnen het OBN-programma tot nu toe slechts een ondergeschikte rol. Meer aandacht voor paddenstoelen is om een aantal redenen gewenst:

- Paddenstoelen spelen een sleutelrol in het functioneren van ecosystemen;
- Paddenstoelen vertegenwoordigen een groot deel van de biodiversiteit. In totaal komen in Nederland ruim 5000 soorten voor (Arnolds & Van den Berg 2013) en ze vormen naast planten en dieren een eigen rijk. In diverse habitattypen is de diversiteit aan paddenstoelen vele malen hoger dan de diversiteit aan vaatplanten;
- Een groot aantal paddenstoelen is kwetsbaar of bedreigd en staat op de Rode Lijst (62% van de beschouwde soorten; Arnolds & Veerkamp 2008). Er is echter nauwelijks sprake van beheer gericht op herstel;
- Paddenstoelen stellen andere eisen aan hun standplaats dan planten en profiteren daardoor niet automatisch van beheer gericht op planten.

Voor een efficiënt behoud en herstel van de diversiteit aan paddenstoelen is het gewenst om na te gaan wat de belangrijkste bedreigingen zijn voor paddenstoelen in verschillende habitattypen en welke beheermaatregelen tot behoud en herstel van bedreigde paddenstoelen zouden kunnen leiden.

Beheerders blijken vaak wel meer rekening te willen houden met paddenstoelen, maar een geschikt instrumentarium hiervoor ontbreekt. Dit komt vooral doordat de kennis over paddenstoelen sterk versnipperd is en slecht toegankelijk. Dit wordt door terreinbeherende instanties als een belangrijk knelpunt gezien (o.a. Van Tooren et al. 2006). Bij een betere ontsluiting van deze gegevens valt er hierbij waarschijnlijk veel winst te behalen. Deze publicatie beoogt hieraan een bijdrage te leveren.

1.2 Doelstelling en doelgroep

Het doel van deze publicatie is het geven van een overzicht van:

1. De voor paddenstoelen waardevolle biotopen en de eisen die bedreigde paddenstoelen stellen aan hun milieu (per functionele groep);
2. Mogelijkheden om met het beheer meer op het behoud en herstel van diversiteit aan paddenstoelen in te spelen;
3. Kennislacunes en aanbevelingen voor vervolgonderzoek.

Het document heeft de status van een OBN preadvies, dat wil zeggen dat een overzicht wordt gegeven van de huidige kennis en dat kennislacunes geïdentificeerd worden. De doelgroep van deze publicatie is tweeledig. In de eerste plaats kunnen ecologisch geschoolde beheerders het rapport gebruiken voor de vertaalslag naar beheerplannen voor gebieden.

De tweede doelgroep wordt gevormd door mycologen met interesse voor natuurbeheer. Goedwillende beheerders kunnen vaak weinig met inventarisatieverslagen met 'kale soortenlijsten' zonder toelichting van het 'verhaal achter de soorten'. Op basis van een steekproef bij medewerkers van Natuurmonumenten concluderen Van Tooren et al. (2006): "Mycologen lijken meer voor het behoud van paddenstoelen te kunnen doen dan zij misschien zelf denken!". Deze publicatie kan bijdragen aan beter op beheerders toegespitste adviezen.

1.3 Werkwijze

Uitvoering en begeleiding

Het project is uitgevoerd door Alterra en de Paddenstoelenstichting. Vanuit OBN is het project begeleid door het Deskundigenteam Droog Zandlandschap. Voor de inhoudelijke begeleiding is een begeleidingscommissie ingesteld met vertegenwoordigers van verschillende OBN deskundigenteams en van verschillende terreinbeherende organisaties:

- Henk Siebel (voorzitter; DT Droog zandlandschap)
- Douwe Joustra (Staatsbosbeheer; DT Droog zandlandschap)
- Wouter van Steenis (Natuurmonumenten; DT Duin- en kustlandschap)
- Piet Bremer (provincie Overijssel; DT Laagveen- en zeeleilandschap)
- Jan den Ouden (Wageningen Universiteit; DT Droog zandlandschap)
- Marcel Horsthuis (Unie van Bosgroepen; DT Nat zandlandschap)
- Dick Bal (Ministerie EZ; DT Fauna)

Bij de uitvoering van dit onderzoek werd nauw samengewerkt met het project 'Ecosysteemdiensten van paddenstoelen op de kaart', onderdeel van het strategisch onderzoekprogramma Kennisbasis thema IV 'Duurzame ontwikkeling van de groenblauwe ruimte', dat gefinancierd wordt door het Ministerie van Economische Zaken en uitgevoerd wordt door Wageningen UR.

Afbakening

Bij de studie van schimmels (fungi) wordt er vaak een informele indeling gebruikt in '**macrofungi**' (paddenstoelen) met vruchtlichamen die met het blote oog waarneembaar zijn en '**microfungi**' (schimmels in strikte zin zonder vruchtlichamen of met vruchtlichamen veel kleiner dan 1mm). Dit arbitraire onderscheid is vergelijkbaar met de onderverdeling van nachtvlinders in grotere en kleinere soorten. In deze publicatie beperken we ons grotendeels tot de macrofungi en als we het hebben over paddenstoelen dan worden

hiermee meestal (de vruchtlichamen van) macrofungi bedoeld. Hoewel ook microfungi belangrijke ecologische rollen spelen is de herkenning hiervan specialistenwerk en over de ecologie en de verspreiding van deze soorten is vaak nog weinig bekend. In Europa komen naar schatting 15-20.000 soorten macrofungi voor en ruim 60.000 soorten microfungi (Senn-Irlet et al. 2007). In Nederland bedraagt het aantal soorten macrofungi ruim 5000 (Arnolds & Van den Berg 2013). Korstmossen (schimmels die samenleven met algen of blauwwieren) worden in deze publicatie niet behandeld en voor deze groep wordt verwezen naar het preadvies mossen en korstmossen (Bijlsma 2009). Slijmzwammen (*Eumycetozoa*) vormen een aparte groep die niet tot de Fungi behoort. Ook deze groep blijft hier buiten beschouwing.

1.4 Leeswijzer

Deze publicatie bestaat uit twee losse banden:

- **Deel 1** bevat algemene informatie over paddenstoelen, hun ecologische rol, algemene knelpunten en kennislacunes;
- **Deel 2** bevat een overzicht van de mycoflora per natuurtype met kwaliteitsindicatoren per biotoop.

Deel 1: Algemeen informatie over paddenstoelen

In het eerste deel wordt een algemene inleiding gegeven op de ecologie van paddenstoelen. Hierbij wordt ingegaan op recent onderzoek naar de rol van paddenstoelen in ecosystemen. Voor een beter begrip van het functioneren van paddenstoelen (en schimmels) in ecosystemen is het zinvol om een onderscheid te maken in 'functionele groepen' op basis van de manier waarop de schimmels in hun koolstofbehoefte (energiebehoefte) voorzien en het substraat dat ze hiervoor gebruiken. In deze publicatie worden drie hoofdgroepen onderscheiden waarin de meeste soorten kunnen worden ondergebracht: 1) mycorrhizavormers, 2) strooiselafbrekers en 3) houtafbrekers (inclusief parasieten). Binnen deze hoofdgroepen is een verdere verfijning mogelijk. Bij de bespreking van de voor paddenstoelen belangrijke biotopen gebruiken we de functionele groepen zoveel mogelijk als kapstok. Het algemene deel bevat informatie over de ecologie van deze functionele groepen en hun functie in het ecosysteem (hoofdstuk 2), de belangrijkste algemene knelpunten en maatregelen (hoofdstuk 3) en informatie over de beleidsstatus en wettelijke bescherming van paddenstoelen (hoofdstuk 4). Tenslotte volgt in hoofdstuk 20 een overzicht van geïdentificeerde kennislacunes met aanbevelingen voor vervolgonderzoek.

Deel 2: Overzicht mycoflora per natuurtype

In het tweede deel worden de voor paddenstoelen belangrijke biotopen besproken (hoofdstuk 5-19). Voor een efficiëntere bescherming van de diversiteit aan paddenstoelen en van de rol die ze spelen in het ecosysteem is een betere herkenning in het veld van voor paddenstoelen belangrijke biotopen een belangrijke eerste stap. Bij de bespreking van de voor paddenstoelen belangrijke biotopen worden 'natuurtypen' en 'beheertypen' als kapstok gebruikt (zie hieronder). Daarnaast wordt bij de bespreking van de voor paddenstoelen belangrijke biotopen zoveel mogelijk aangesloten bij de voor het internationale natuurbeleid belangrijke '*Natura 2000-habitattypen*'.

Natuurtypen en beheertypen

Binnen het 'subsiestelsel natuur- en landschapsbeheer' is een uniforme typologie ontwikkeld voor natuur- en landschapstypen, de 'Index Natuur en Landschap'. Deze index vervangt de daarvoor gebruikte 'natuurdoeltypen', en

de typologieën van de verschillende terreinbeheerders. Binnen het onderdeel natuurbeheertypen van de Index Natuur en Landschap (Schipper & Siebel 2009) wordt een hiërarchische indeling gebruikt met 17 'natuurtypen' en daaronder 47 'beheertypen'. De indeling in natuurtypen is vooral gebaseerd op abiotische condities (basenrijkdom, nutriëntenrijkdom en waterhuishouding). De natuurtypen zijn bedoeld als sturingsinstrument op landelijk en provinciaal niveau. De indeling in gedetailleerdere beheertypen sluit zo goed mogelijk aan op de schaal waarop terreinbeheerders werken en vormt de basis voor het nieuwe subsidiestelsel voor natuur- en landschapsbeheer. De provincies geven in beheerplannen op perceelniveau aan welk beheertype daar aanwezig is of gewenst is en alleen voor dat beheertype wordt subsidie verstrekt. Voor een uitgebreidere beschrijving van beheertypen wordt verwezen naar Schipper & Siebel (2009); zie ook <http://www.natuurkennis.nl/>). Naast het onderdeel natuurbeheertypen bevat de index een apart onderdeel voor kleine landschapselementen met een vergelijkbare hiërarchie van 'landschapstypen' met daaronder landschapsbeheertypen.

Tabel 1.1. Voor de beschrijving van het leefgebied van organismen zijn vele termen in omloop. Om spraakverwarring te voorkomen hanteren we in deze publicatie slechts een beperkt aantal termen die in deze tabel nader omschreven staan.

Term	Toelichting
Beheertype	Typologie voor natuur- en landschapstypen volgens de 'Index Natuur en Landschap'. De indeling in beheertypen vormt de basis voor het nieuwe subsidiestelsel voor natuur- en landschapsbeheer. Beheertypen worden in deze publicatie gebruikt als kapstok bij de beschrijving van voor paddenstoelen belangrijke biotopen (hoofdstuk 5 t/m 18).
Natuurtype	Bij het onderdeel natuur in de 'Index Natuur en Landschap' worden beheertypen met vergelijkbare abiotische condities gegroepeerd onder natuurtypen.
Landschapstype	Naast het onderdeel 'natuur' is er in de 'Index Natuur en Landschap' een apart onderdeel 'landschap' voor landschapselementen. In deze publicatie wordt een beperkt aantal landschapselementen besproken in hoofdstuk 19.
Natura 2000-habitatype	Een typologie van habitattypen die in Europees opzicht belangrijk worden gevonden en die opgenomen staan op de Habitatrichtlijn van de Europese Unie (zie http://www.synbiosys.alterra.nl/natura2000/). Bij de vermelding van Natura 2000-habitattypen wordt tussen haakjes de internationale code gemeld.
Biotoop	Deze term wordt gebruikt voor het beschrijven van het leefgebied van paddenstoelen. Bij de bespreking van voor paddenstoelen belangrijke biotopen sluiten we zoveel mogelijk aan bij 'beheertypen' en 'Natura 2000 habitattypen'.
Substraat	Paddenstoelen zijn de vruchtlichamen van een uitgebreid netwerk (mycelium) van schimmeldraden (hyfen) dat zich aan het oog onttrekt. Met het substraat van een paddenstoel wordt het onderdeel van het biotoop aangeduid waar het mycelium van de paddenstoel groeit (b.v. strooisel, humusrijke grond, hout, mos, mest).

Tabel 1.2. Overzicht van de besproken beheertypen gegroepeerd naar natuurtype. De codes corresponderen met de hoofdstuknummers.

Natuurtype	
Beheertype (+ eventuele onderverdeling)	
N05 Moerassen en rietlanden	
N05.01	Moeras
N05.02	Gemaaid rietland
N06 Voedselarme venen en vochtige heiden	
N06.01	Veenmosrietland en moerasheide
N06.02	Trilveen
N06.03	Hoogveen
N06.04	Vochtige heide
N06.05	Zwakgebufferd ven
N06.06	Zuur ven of hoogveenven
N07 Droge heiden en stuifzanden	
N07.01	Droge heide Droge heide en stuifzandheide; Jeneverbesstruweel
N07.02	Zandverstuiving Open grasland; Stuifzandheide; Pionierstadia Korstmossen-Dennenbos
N08 Duinen	
N08.02	Open duin Witte duinen; Grijs duinen; Duindoornstruweel
N08.03	Vochtige duinvlei Vochtige duinvlei; Kruiwilgstruweel
N08.04	Duinheide
N09 Schorren of kwelders	
N09.01	Schor of kwelder
N10 Vochtige en natte schraalgraslanden	
N10.01	Nat schraalland Blauwgrasland; Vochtig heischraal grasland
N10.02	Vochtig hooiland
N11 Droge schraalgraslanden	
N11.01	Droog schraalgrasland Schraalgrasland binnenland; Duingrasland; Kalkgrasland; Droog heischraal grasland
N12 Rijke graslanden en akkers	
N12.01	Bloemdijk
N12.02	Kruiden- en faunarijk grasland
N12.03	Glanshaverhooiland
N12.04	Zilt- en overstromingsgrasland
N12.05	Kruiden- en faunarijke akker
N12.06	Ruigteveld
N13 Vogelgraslanden	
N13.01	Vochtig weidevogelgrasland
N13.02	Wintergastenweide
N14 Vochtige bossen	
N14.01	Rivier- en beekbegeleidend bos Vochtig alluviaal bos: Zachthoutoibos; Hardhoutoibos; Beekbegeleidend bos
N14.02	Hoog- en laagveenbos Wilgenstruweel, Gagelstruweel, Elzenbroekbos, Berkenbroekbos
N14.03	Haagbeuken- en essenbos Bossen Flevopolders; Bossen op rijke bodem in Oost Nederland; Hellingbossen Limburg
N15 Droge bossen	
N15.01	Duinbos Duinstruweel met meidoorn; Droog- en Vochtig duinbos; Duin-dennenbos
N15.02	Dennen-, eiken- en beukenbos Berken-Eikenbos; Beuken-Eikenbos; Veldbies-Beukenbos
N16 Naaldbossen met productiefunctie	
N16.01/02	Droog/vochtig naaldbos met productiefunctie (naaldbos)
N17 Cultuurhistorische bossen	
N17.01	Vochtig hakhout en middenbos
N17.02	Droog hakhout
N17.03	Park- en stinzenbos
N17.04	Eendenkooi
N00 Nog om te vormen naar natuur	
N00.01	Nog om te vormen naar natuur (hoofdstuk 18)
L01 Kleine groenblauwe landschapselementen	

Natura 2000-habitattypen

Bij de onderverdeling van beheertypen in voor paddenstoelen belangrijke biotopen, wordt zoveel mogelijk aangesloten bij Natura 2000-habitattypen zoals die gebruikt wordt bij het natuurbeleid van de Europese Unie (de Habitatrichtlijn; zie § 4.1). Per habitatype wordt slechts een korte kenschets gegeven; voor uitgebreidere ecologische informatie over de Natura 2000-habitattypen wordt verwezen naar het kennisstelsel SynBioSys. Deze informatie is beschikbaar via de site van het ministerie van Economische Zaken (<http://www.synbiosys.alterra.nl/natura2000/>).

Opbouw teksten per beheertype

In deze publicatie worden de voor paddenstoelen relevante biotopen besproken per beheertype. De beheertypen zijn gegroepeerd per natuurtype en de hoofdstuknummers komen overeen met de nummers zoals die gebruikt worden in de 'Index Natuur en Landschap'. Per beheertype wordt een vast stramien gevolgd (kader 1.1).

Kader 1.1: Opbouw van de teksten per beheertype

- Karakteristiek
- Mycoflora: Voor paddenstoelen belangrijke biotopen
 - Relevante Natura 2000-habitattypen
 - Biodiversiteit, functionele diversiteit en sturende milieufactoren
 - Voorbeeldgebieden
 - Kenmerkende soorten
- Knelpunten en maatregelen

Bij de bespreking van de relevante standplaatsfactoren wordt bij enkele beheertypen extra aandacht besteed aan het humusprofiel. Door de belangrijke rol die paddenstoelen spelen bij de afbraak van organische materiaal heeft de mycoflora een sterke interactie met het humusprofiel (zie voor een toelichting kader 2.5).

Bij de bespreking van de effecten van beheermaatregelen wordt zoveel mogelijk aangesloten bij de herstelstrategieën zoals die per Natura 2000 habitatype zijn geformuleerd in het kader van de 'Programmatische Aanpak Stikstof' (Ministerie van Economische Zaken, in voorbereiding). De herstelstrategieën geven een overzicht van de mogelijkheden en effecten van beheermaatregelen. Een korte toelichting op de 'Programmatische Aanpak Stikstof' (PAS) wordt gegeven in § 4.1.3. Voor uitgebreidere informatie over de maatregelen zelf wordt verwezen naar de OBN site www.natuurkennis.nl.

In vergelijking met andere soortgroepen zijn er bij paddenstoelen nog relatief veel kennislacunes. De belangrijkste kennislacunes worden in hoofdstuk 20 toegelicht, zowel vanuit het perspectief van de beheerpraktijk als vanuit de onderliggende fundamentele vragen.

Selectie kenmerkende soorten

Per beheertype wordt een tabel gegeven met een selectie van kenmerkende soorten die gebruikt kunnen worden als 'kwaliteitsindicatoren'. De lijst van kenmerkende soorten per beheertype komt digitaal beschikbaar via het kennisstelsel SynBioSys. De belangrijkste selectiecriteria voor de soorten waren (in volgorde van prioriteit):

- Indicatieve waarde voor kwalitatief goed ontwikkelde gebieden;
- Achteruitgang in Nederland (opname op de Rode Lijst);
- Goede herkenbaarheid in het veld.

Tabel 1.3: Legenda bij de tabellen met kenmerkende soorten per beheertype.

Categorie	Toelichting
N2000 soort	Typische soorten voor Natura 2000 habitattypen (zie § 4.1.2)
X	Aangewezen als typische soort
V	Voorstel aanvullende soorten voor monitoring (als kwaliteitsindicatoren)
Fr	Frequentie van voorkomen (frequency of occurrence)
VN	Verdwenen (regionally extinct)
UZ	Uiterst zeldzaam (1-2 atlashokken)
ZZ	Zeer zeldzaam (3-6 atlashokken)
Z	Zeldzaam (7-15 atlashokken)
VZ	Vrij zeldzaam (16-36 atlashokken)
MA	Matig algemeen (38-90 atlashokken)
VA	Vrij algemeen (91-221 atlashokken)
A	Algemeen (222-541 atlashokken)
ZA	Zeer algemeen (>542 atlashokken)
R Lijst	Rode Lijst categorie (NL / IUCN; zie § 4.2.2)
VN	Verdwenen (regionally extinct)
EB	Ernstig bedreigd (critically endangered)
BE	Bedreigd (endangered)
KW	Kwetsbaar (vulnerable)
GE	Gevoelig (near threatened)
TNB	Thans niet bedreigd (least concern)
OG	Onvoldoende gegevens (data deficient)
NB	Niet beschouwd (not evaluated)

Informatie over de frequentie van voorkomen is overgenomen uit de 'Beknopte standaardlijst van paddenstoelen in Nederland' (Arnolds & Van den Berg 2013). De Rode Lijst categorieën zijn overgenomen uit de 'Rode Lijst Paddenstoelen 2008' (Arnolds & Veerkamp 2008). Voor de selectie van kenmerkende soorten is vooral gebruik gemaakt van het karteringsbestand van de Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV 2013) en van de standaardlijst (Arnolds & Van den Berg 2013). Bij de overige bronnen gaat het voor een deel om gepubliceerde informatie in boeken, rapporten, tijdschriften (met name *Coolia*, het tijdschrift van de NMV) en 'grijze literatuur', maar ook om expertkennis. Een belangrijke bron vormden de resultaten van onderzoek aan paddenstoelengemeenschappen ('mycosociologisch onderzoek') zoals dat vanuit het voormalig Biologisch Station Wijster werd uitgevoerd (Barkman 1976; Barkman 1987; Barkman 1990; Jansen 1981; Arnolds 1981; Arnolds et al. 1994; Keizer & Arnolds 1990; Keizer 1994; Termorshuizen 1991; Veerkamp 1992b; Kuyper, Mekenkamp & Verbeek 1994; de Vries & Arnolds 1994; Baar & ter Braak 1996; Ozinga & Baar 1997; van der Heijden, de Vries & Kuyper 1999). Daarnaast is nauw samengewerkt met het project 'Ecosysteemdiensten van paddenstoelen op de kaart' in het kader van de 'kennisbasis' van het Ministerie van Economische Zaken. Binnen dit project worden de verspreidingsgegevens van het karteringsbestand van de NMV geïntegreerd in het kennissysteem SynBioSys. Voor zeldzame soorten is aanvullende informatie uit aangrenzende landen gebruikt (o.a. Krieglsteiner 1993, Lüderitz 2001, 2010; Dörfelt & Bresinsky 2003; Knudsen & Vesterholt 2012; Brandrud et al. 2010). De naamgeving en taxonomie van de paddenstoelensorten volgt de herziene standaardlijst (Arnolds & Van den Berg 2013).

2 Ecologie van paddenstoelen en functionele groepen

2.1 Specifieke eigenschappen van paddenstoelen

Schimmels worden tot een eigen Rijk gerekend, naast onder andere het Plantenrijk en het Dierenrijk. In analogie met de begrippen flora en fauna wordt voor de paddenstoelenflora (**mycoflora**) van een bepaald gebied daarom wel de term 'funga' gebruikt (Knudsen & Vesterholt 2012). We geven echter de voorkeur aan het weliswaar incorrecte, maar ingeburgerde mycoflora. In vergelijking met planten en dieren hebben paddenstoelen enkele specifieke eigenschappen en stellen ze deels andere eisen aan hun leefgebied. Door de volgende combinatie van kenmerken verschillen schimmels fundamenteel van andere organismen:

- Doordat schimmels geen bladgroen hebben kunnen ze niet in hun eigen energiebehoefte voorzien (heterotrofe levenswijze);
- Voortplanting via microscopisch kleine sporen;
- Cellen lang en draadvormig (hyfen);
- Celwand opgebouwd uit chitine.

Verborgene levenswijze

Een 'paddenstoel' is het met het blote oog zichtbare voortplantingsorgaan (vruchtlichaam) van een schimmel. Het vrijwel onzichtbare gedeelte van het organisme dat in de bodem, in hout of een ander substraat een fijn netwerk van schimmeldraden vormt, wordt **mycelium** genoemd. De vruchtlichamen spelen slechts een rol bij de voortplanting via de productie van een groot aantal microscopisch kleine sporen, terwijl het mycelium het actieve deel is bij de verwerving van koolstof (energie) en nutriënten. Ondanks de onzichtbaarheid van het mycelium is het belang hiervan voor het functioneren van ecosystemen groot. De onzichtbaarheid wordt nog versterkt doordat sommige soorten lang niet elk jaar vruchtlichamen vormen. Strikt genomen is de paddenstoel dus een onderdeel van de schimmel, maar in het dagelijks spraakgebruik worden de termen schimmels en paddenstoelen vaak door elkaar gebruikt. Voor het gemak spreken we in deze publicatie vaak simpelweg over 'paddenstoelen' als we het hele organisme (schimmeldraden plus vruchtlichaam) bedoelen.

Systematische groepen

Paddenstoelen (macrofungi) vormen taxonomisch gezien een zeer heterogene groep. De meeste macrofungi behoren tot twee grote groepen (fyla; Arnolds et al. 2010). De eerste groep wordt gevormd door de Steeltjeszwammen of basidiomyceten (Basidiomycota). Hier worden de sporen gevormd op uitsteeksels (sterigmen) aan de buitenzijde van meestal knotsvormige cellen, basidiën genaamd. Veel bekende paddenstoelen behoren tot deze groep, zoals Vliegenschwam, Oesterzwam, Champignons, Gewoon eekhoorntjesbrood en

Hanenkam (Cantharel). De tweede groep wordt gevormd door de Zakjeszwammen of Ascomyceten (Ascomycota), waarbij de sporen worden gevormd in zakjesvormige cellen (asci). Tot deze groep behoren diverse bekende paddenstoelen als Bekerzwammen (*Peziza*), Morieljes (*Morchella*) en Truffels (*Tuber*). De groep van de Zakjeszwammen is qua soortenaantal veel groter, maar omvat ook veel onopvallende soorten met kleine tot zeer kleine vruchtlichamen ('microfungi'). Voor een overzicht van de naamgeving en nieuwe taxonomische inzichten wordt verwezen naar de herziene standaardlijst (Arnolds & Van den Berg 2013).

Handreikingen voor de herkenning van paddenstoelen

Paddenstoelen worden door veel beheerders gezien als een onoverzichtelijke en lastige groep. Er zijn 'teveel soorten' die bovendien vaak ook lastig herkenbaar zijn. Er zijn echter ook voldoende soorten die met enige oefening in het veld herkenbaar zijn. Deze publicatie is niet bedoeld als algemene introductie in de mycologie en we willen hier slechts drie informatiebronnen noemen die kunnen helpen bij het op naam brengen van paddenstoelen:

- Er zijn diverse bruikbare plaatjesgidsen op de markt. Vooral 'De grote paddenstoelengids voor onderweg' van E. Gerhardt en voor Nederland bewerkt door E. Arnolds is zeer bruikbaar;
- De 'Veldgids paddenstoelen - Plaatjeszwammen en boleten' (Dam & Kuyper 2013) biedt foto's van en een sleutel tot de 500 meest algemene plaatjeszwammen en boleten;
- Mensen die hun kennis van paddenstoelen willen vergroten kunnen terecht bij de Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV). Op de website van de NMV (<http://www.mycologen.nl/>) is ook veel achtergrondinformatie over paddenstoelen te vinden.

2.2 Indeling in functionele groepen

Paddenstoelen hebben in tegenstelling tot planten geen bladgroen en voor hun energievoorziening (koolstof) zijn ze daarom afhankelijk van dood of levend organisch materiaal van andere organismen. Voor een beter begrip van de eisen die paddenstoelen stellen aan hun leefgebied is het zinvol om een onderscheid te maken in 'functionele groepen' op basis van de manier waarop schimmels in hun koolstofbehoefte (energiebehoefte) voorzien en het substraat dat ze hiervoor gebruiken. Op het hoogste niveau onderscheiden we drie hoofdgroepen: mycorrhizavormers, strooiselafbrekers en houtafbrekers. Binnen deze hoofdgroepen worden diverse subgroepen onderscheiden. Zo kan bij houtafbrekers onderscheid gemaakt worden tussen soorten die uitsluitend op levende bomen kunnen gedijen (biotrofe parasieten), soorten die na het afsterven van de boom nog een tijd verder kunnen leven (necrotrofe parasieten) en soorten die uitsluitend groeien op dood hout (saprotrofe paddenstoelen). Daarnaast zijn er nog vele parasieten op allerlei andere organismen zoals kruiden, mossen, insecten en paddenstoelen. De grenzen tussen de (sub)groepen zijn overigens niet altijd scherp. Zo is het bijvoorbeeld voor diverse houtpaddenstoelen niet goed bekend in welke mate ze saprotroof of parasitair en necrotroof leven (zie § 2.5).

De indeling in functionele groepen is vooral nuttig omdat de soortendiversiteit van de groepen deels door andere factoren bepaald wordt. Omgekeerd geldt dat de soorten van de functionele groepen verschillen in de invloed die ze op het ecosysteem uitoefenen en daarmee indirect ook op de

bestaansvoorwaarden van andere organismen. Een bijkomend voordeel is dat deze benadering wat meer overzicht geeft in het zeer grote aantal paddenstoelsoorten. Bij de bespreking van de beheertypen gebruiken we de functionele groepen daarom zoveel mogelijk als kapstok.

2.3 Mycorrhizavormers

2.3.1 Eigenschappen en onderverdeling

Kenschets

Mycorrhizavormers omvatten een grote groep schimmels die nauw samenleven met planten. Het gaat hierbij om een relatie waarbij beide partners baat hebben (mutualisme). De schimmel tapt via de wortels van de vaatplant suikers af voor zijn energievoorziening en levert hiervoor in ruil nutriënten aan de plant. Schimmeldraden hebben een veel kleinere diameter dan plantenwortels en daardoor zijn ze veel efficiënter in de opname van nutriënten, vooral van weinig mobiele en goed gebufferde nutriënten zoals fosfor, zink en koper, maar soms ook van stikstof (ammonium, organisch stikstof), kalium, zwavel en boor. De overgrote meerderheid van de vaatplanten (ruim 90% van de soorten) leeft nauw samen met mycorrhiza-vormende schimmels. Dankzij recent onderzoek begint de sleutelrol van mycorrhiza-vormende schimmels bij het functioneren van ecosystemen steeds duidelijker te worden. Hier wordt in § 2.3.2 dieper op ingegaan.

Mycorrhiza-typen

Er zijn verschillende typen mycorrhiza met duidelijke verschillen in morfologie, fysiologie en ecologie. Een veel gebruikte indeling is die in vier mycorrhiza-typen (Kader 2.1). Van de bij de symbiose betrokken schimmels, worden slechts door één groep, de ectomycorrhizaschimmels, met het oog zichtbare vruchtlichamen gevormd. Deze publicatie richt zich daarom op ectomycorrhiza-vormende schimmels. Dit is het dominante type in veel bossen, met name op armere bodems. **Als we in deze publicatie spreken over mycorrhiza-vormende paddenstoelen gaat het dus steeds om ectomycorrhiza tenzij anders vermeld.** In Nederland komen ruim 900 soorten ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen voor. Bekende voorbeelden hiervan zijn: Vliegenschwam (figuur 2.1), Hanenkam (Cantharel; figuur 15.10), Eekhoorntjesbrood (figuur 2.1) en truffels. Ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen leven samen met de meest voorkomende boomsoorten zoals Berk, Beuk, Den en Eik (tabel 2.1). Er zijn echter ook boomsoorten die samenleven met arbusculaire mycorrhizaschimmels (Harley & Harley 1987; Kuyper, Berg & Muys 2010). Hierbij worden geen duidelijk zichtbare vruchtlichamen gevormd. Het gaat hierbij vooral om bomen die voorkomen op iets voedselrijkere bodems en/of bosranden (tabel 2.1).



Figuur 2.1: Twee bekende ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen: links Gewoon eekhoorntjesbrood (*Boletus edulis*), rechts Vliegenzwam (*Amanita muscaria*) (foto's W. Ozinga / D. Terwisscha).

Tabel 2.1. Veel voorkomende bomen gerangschikt naar hun mycorrhiza-type. Bij vrijwel alle ectomycorrhiza-vormende boomsoorten worden ook arbusculaire mycorrhizaschimmels gevonden (meestal zeer lage dichtheden, maar soms in iets hoger dichtheden zoals bij Wilg, Populier, Els, en Linde).

Ectomycorrhiza (ECM)	Arbusculaire mycorrhiza (AM)
Berk (<i>Betula</i>)	Appel (<i>Malus</i>)
Beuk (<i>Fagus</i>)	Es (<i>Fraxinus</i>)
Den (<i>Pinus</i>)	Esdoorn (<i>Acer</i>)
Douglaspasp (<i>Pseudotsuga</i>)	Hulst (<i>Ilex</i>)
Eik (<i>Quercus</i>)	Iep (<i>Ulmus</i>)
Els (<i>Alnus</i>)	Jeneverbes (<i>Juniperus</i>)
Fijnspar (<i>Picea</i>)	Kers (<i>Prunus</i>)
Haagbeuk (<i>Carpinus</i>)	Liguster (<i>Ligustrum</i>)
Hazelaar (<i>Corylus</i>)	Lijsterbes (<i>Sorbus</i>)
Larix (<i>Larix</i>)	Peer (<i>Pyrus</i>)
Linde (<i>Tilia</i>)	Plataan (<i>Platanus</i>)
Populier (<i>Populus</i>)	Robinia (<i>Robinia</i>)
Tamme kastanje (<i>Castanea</i>)	Taxus (<i>Taxus</i>)
Wilg (<i>Salix</i>)	Vlier (<i>Sambucus</i>)
Zilverspar (<i>Abies</i>)	Vuilboom, Wegedoorn (<i>Rhamnus</i>)

Deze publicatie richt zich op ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen (met duidelijk zichtbare vruchtlichamen), maar omdat de andere mycorrhiza-typen een belangrijke rol spelen in veel ecosystemen, worden ze zeer beknopt besproken in kader 2.1.

Kader 2.1: Overzicht van de belangrijkste mycorrhiza-typen

Arbusculaire mycorrhiza (AM)

Een groot deel van de zaadplanten leeft samen met schimmels die arbusculaire mycorrhiza (AM) vormen. Slechts een kleine groep zaadplanten van sterk dynamische (verstoorde), zoute of zeer natte standplaatsen vormt geen AM. Het milieu is hier ongeschikt voor deze schimmels, maar vrijwel alle planten hebben het vermogen behouden om deze associatie aan te gaan. Zulke planten hebben echter minder voordeel van mycorrhiza en worden in minder dynamische milieus daardoor vaak weggeconcentreerd. Moleculair onderzoek heeft aangetoond dat de betrokken AM schimmelsoorten behoren tot een aparte stam (phylum) binnen de fungi, namelijk de Glomeromycota. Het gaat om een vrij soortenarme groep met ruim 200 beschreven soorten. Moleculair onderzoek wijst er op dat er wereldwijd 1000-2000 soorten bestaan. Het aantal soorten in Nederland is slecht bekend, maar op basis van een vergelijking met andere Europese landen is het aannemelijk dat er in

Nederland tussen de 50 en 100 soorten voorkomen. AM schimmelsoorten vormen geen met het blote oog zichtbare vruchtlichamen en deze groep blijft hier verder meestal buiten beschouwing.

Ectomycorrhiza (ECM)

Veel boomsoorten leven samen met schimmels die ectomycorrhiza (ECM) vormen. Dit is een meer gespecialiseerd mycorrhiza-type waarbij om de worteltopjes een mantel van schimmelweefsel gevormd wordt. Doordat de worteltop als een soort sok afgeschermd wordt van de bodem, verloopt het contact tussen plant en bodem bij dit mycorrhiza-type vrijwel volledig via de mycorrhiza-vormende schimmel. In tegenstelling tot de andere mycorrhiza-typen, planten de meeste ectomycorrhizaschimmels zich geslachtelijk voort met macroscopisch zichtbare vruchtlichamen (paddenstoelen). Ectomycorrhiza-planten vinden we in een beperkt aantal plantenfamilies. Het betreft vooral bomen (tabel 2.1), maar ook enkele kruidachtige planten en dwergstruiken kunnen ectomycorrhiza vormen zoals Zonneroosje (*Helianthemum*, *Tuberaria*). Ectomycorrhiza-vormende schimmels komen voor in vele families van zowel Basidiomyceten als Ascomyceten (Rinaldi et al. 2008; Tedersoo et al. 2009; Comandini et al. 2012). Bij de basidiomyceten gaat het om diverse bekende groepen met opvallende vruchtlichamen. De laatste jaren is van een hele reeks Ascomyceten, waarvan gedacht werd dat ze leven als strooiselafbrekers, aangetoond dat ze ectomycorrhiza vormen (Kuyper 2007; Tedersoo et al. 2013). Ook van verschillende Korstzwammen op hout, waarvan werd aangenomen dat ze tot de houtafbrekers behoren, is inmiddels aangetoond dat ze ectomycorrhiza vormen. De rol van ectomycorrhizaschimmels in ecosystemen wordt in § 2.3.2 beschreven.

Bij sommige planten komen gespecialiseerde mycorrhiza-typen voor, die zich qua structuur onderscheiden van ectomycorrhiza, maar waarvan de schimmelpartner wel tot de ectomycorrhizavormers hoort. Deze typen zijn *ectendomycorrhiza* (gevormd door sommige Ascomyceten bij vooral naaldbomen), *monotropoïde mycorrhiza* bij het bladgroenloze Stofzaad (*Monotropa hypopitys*) en *arbutoïde mycorrhiza* bij Wintergroen (*Pyrola*, *Moneses*, *Orthila*), Berendruif (*Arctostaphylos uva-ursi*) en bij de in Nederland niet inheemse Aardbeiboom (*Arbutus*). De ecologie van Stofzaad en Wintergroen en hun mycorrhizapartners worden besproken in § 15.1 en § 8.3.

Ericoïde mycorrhiza (ERM)

Ericoïde mycorrhiza komt voor bij planten uit de Heidefamilie (*Ericaceae*) zoals Struikhei, Dophei, Kraaihei en Bosbessen. Daarnaast komt dit type voor bij enkele levermossen. Ericoïde mycorrhiza wordt gevormd door een aantal verwante Zakjeszwammen (Ascomyceten) waarvan het Heidewortelschoteltje (*Rhizoscyphus ericae*) de meest bekende is. Onder natuurlijke omstandigheden produceren de meeste schimmelsoorten die ericoïde mycorrhiza vormen geen vruchtlichamen. De ecologie van ericoïde mycorrhiza wordt beschreven bij het beheertype 'Droge heide' (§ 7.1).

Orchideeën mycorrhiza (OM)

Orchideeën vormen een afwijkend mycorrhiza-type. Bij veel orchideeënsoorten met bladgroen bestaat de schimmelpartner uit soorten die leven van de afbraak van organisch materiaal (saprotroof of parasitair). De betrokken schimmelsoorten behoren tot drie ordes: *Ceratobasidiales*, *Tulasnellales* en *Sebacinales*. Deze soorten zijn in staat hout af te breken en veel soorten vormen ook vruchtlichamen op hout. Op of in de onmiddellijke omgeving van de orchidee worden echter bijna nooit vruchtlichamen aangetroffen. In de periode van de kieming en de eerste groei waarin de orchidee nog geen effectieve bladeren heeft gevormd en niet kan profiteren

van zaadreserves, is de schimmel cruciaal voor de overleving van de plant (Cameron et al. 2006; Cameron et al. 2008).

Recent is aangetoond dat niet alle orchideeën met dit type schimmels mycorrhiza vormen. Sommige orchideeën leven samen met ectomycorrhiza-vormende schimmels. In die gevallen lijkt er ook bij volwassen orchideeën sprake van koolstoftransport van schimmel naar plant. Dit geldt in elk geval voor bladgroenloze orchideeën (of bladgroenarme en bladloze orchideeën) zoals het Vogelnestje (*Neottia nidus-avis*) en de Koraalwortel (*Corallorhiza*). In zulke gevallen is sprake van een driehoeksrelatie tussen de bladgroenloze orchidee, de ectomycorrhizaschimmel en de ectomycorrhizaboorn, waarbij de boom dus uiteindelijk verantwoordelijk is voor de koolstof van de orchidee. Ook andere orchideeën, die nauw verwant zijn aan deze bladgroenloze orchideeën, verkrijgen een deel van hun koolstof via een ectomycorrhizaschimmel (Gebauer & Meyer 2003; Bidartondo et al. 2004; Kuyper 2004). Dit is onder andere vastgesteld voor Keverorchis (*Neottia*), Bosvogeltje (*Cephalanthera*) en Wespenorchis (*Epipactis*).

Mycorrhiza bij sporenplanten en mossen

In de voorgaande beschrijvingen van mycorrhiza-typen staan vaatplanten centraal. Naast zaadplanten leven ook de meeste varenachtigen, wolfsklauwen, levermossen en hauwmossen samen met AM-schimmels (Glomeromycota) of met een recent ontdekte en nog weinig bekende groep schimmels (Mucoromycota) (Bidartondo et al. 2011). Voor een deel van de levermossen en hauwmossen geldt dat ze tegelijkertijd ook samenleven met Blauwwieren (Adams & Duggan 2008). Een kleine groep levermossen leeft nauw samen met schimmelsoorten die ook ericoïde mycorrhiza vormen. Hier wordt nader op ingegaan bij de bespreking van het beheertype 'Droge heide' (§ 7.1). Bladmossen vormen geen mycorrhiza.

2.3.2 Rol in ecosystemen

Het functioneren van mycorrhiza's in het ecosysteem kan beschouwd worden vanuit het perspectief van de planten of vanuit het perspectief van de schimmels (Kuyper 2006; Hodge et al. 2010). Voor een goed begrip moeten beide kanten van het verhaal begrepen worden. In deze paragraaf wordt het functioneren van ectomycorrhiza's beschreven vanuit het perspectief van planten, terwijl in de volgende paragraaf de nadruk ligt op de schimmelkant van het verhaal.

Mycorrhiza-vormende paddenstoelen spelen met name in bossen op voedselarme bodems een cruciale rol bij de volgende, deels samenhangende, processen:

- Verbeterde opname van nutriënten door planten (niet alleen de macronutriënten N, P, K, Ca en Mg, maar ook micronutriënten zoals B, Mn, Zn, Cu en Fe);
- De reductie van droogtegevoeligheid van planten;
- Bescherming van planten tegen zware metalen;
- Bescherming tegen ziekteverwekkers (bodempathogenen);
- Vorming van ondergrondse mycorrhizanetwerken die verschillende planten met elkaar kunnen verbinden en zo bij kunnen dragen aan een ondergrondse herverdeling van nutriënten en mogelijk ook suikers;
- Koolstofvastlegging in de bodem;

- Stabilisatie van de bodem door het schimmelnetwerk en door de productie van stoffen ('schimmellijm') die bodemdeeltjes aan elkaar kitten;
- Bijdrage aan de ontwikkeling van het humusprofiel;
- Beïnvloeding van de concurrentieverhoudingen tussen planten.

Door hun sleutelrol in boscystemen, kunnen mycorrhiza-vormende paddenstoelen beschouwd worden als 'ecosystem engineers'. Dit zijn organismen die niet alleen op milieuomstandigheden reageren, maar deze ook zelf sterk beïnvloeden. Om het functioneren van een gezond boscysteem beter te begrijpen is het daarom nodig om ook de rol van mycorrhiza-vormende paddenstoelen beter te doorgronden.

Nutriëntenopname en stresstolerantie

Ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen spelen een belangrijke rol bij de opname van nutriënten. Bij ectomycorrhiza worden de worteltopjes van planten omgeven door een soort sok of handschoen (mantel) van schimmelweefsel. Vanuit deze mantel groeit een fijn netwerk van schimmeldraden de bodem in. Deze schimmeldraden hebben een veel kleinere diameter (ca. 3 µm) dan plantenwortels en daardoor zijn ze veel efficiënter in de opname van nutriënten. Bij veel soorten is het netwerk van fijne schimmeldraden die vanuit de schimmelmantel de bodem ingroeien zeer uitgebreid (tot meer dan 1 km schimmeldraad per gram grond) zodat ze een groot bodemvolume kunnen exploiteren. Ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen spelen vooral een rol bij de opname van weinig mobiele nutriënten zoals P, Zn, Cu en Fe; maar ook andere macronutriënten (N, vooral als ammonium en als organisch stikstof, K) en micronutriënten (B, Mn, S).

Uit recent onderzoek blijkt dat sommige ectomycorrhizaschimmels nutriënten voor de plant beschikbaar kunnen maken door de afbraak van organische verbindingen of door de verwerking van mineralen (zie kader 2.2). Paddenstoelensorten verschillen waarschijnlijk sterk in de mate waarin ze nutriënten uit deze bronnen kunnen opnemen en ook in de efficiëntie waarmee deze nutriënten doorgegeven worden aan planten. Vooral voor stikstof is aangetoond dat sommige schimmelsoorten een hoge eigen stikstofbehoefte hebben (en dus relatief weinig stikstof doorgeven), terwijl andere soorten zeer gevoelig zijn voor mineraal stikstof (o.a. Stekelzwammen (*Bankera*, *Hydnum*, *Hydnellum*, *Phellodon*, *Sarcodon*), Ridderzwammen (*Tricholoma*) en veel Gordijnzwammen (*Cortinarius*) en een groter deel aan de plant doorgeven. Voor een goede inschatting van de nutriëntenkringloop in een ecosysteem is het dus van belang om informatie te hebben over de soortensamenstelling van de ectomycorrhizaschimmels (zie ook kader 2.3).

Kader 2.2: Opname van nutriënten uit organische verbindingen en via verwerking van mineralen

Er zijn aanwijzingen dat sommige soorten ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen stikstof en fosfaat op kunnen nemen uit complexe organische verbindingen (Perez-Moreno & Read 2000; Read & Perez-Moreno 2003; Gartner et al. 2012). Via een dergelijk mechanisme kunnen ectomycorrhiza-vormende planten waarschijnlijk beschikken over een nutriëntenpool die voor andere planten minder goed beschikbaar is. Met name in klimaten waar door de lage temperatuur de strooiselafbraak traag verloopt (in alpiene en arctische streken) speelt dit proces waarschijnlijk een rol bij de stikstofvoorziening van planten met ectomycorrhiza- en vooral ericoïde mycorrhiza.

Een ander recent inzicht is de rol die sommige ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen spelen bij de opname van nutriënten uit mineralen (Jongmans et al. 1997; van Breemen et al. 2000; Landeweert et al. 2001; Hoffland et al. 2004; van Scholl et al. 2008). Een deel van de soorten scheidt laag-moleculaire organische zuren (citroenzuur, oxaalzuur) of de anionen daarvan (citraat, oxalaat) uit waarmee mineralen verweerd worden ('rock-eating fungi'). Op deze manier wordt met name P, maar mogelijk ook basische kationen voor de plant beschikbaar gemaakt. De snelheid waarmee dat gebeurt is weliswaar laag, maar op de langere tijdschalen kan deze verwerking wel bijdragen tot de vergroting van de nutriëntenpool.

Het is waarschijnlijk dat mycorrhizaschimmels via de beschreven mechanismen van nutriëntenopname bijdragen aan bodemvorming. Een zogenaamd mor- of moder-humusprofiel vinden we vooral in bossen waarvan de bomen ectomycorrhiza vormen, terwijl een mull-humusprofiel vaak gevonden wordt in bossen waarin bomen met arbusculaire mycorrhiza talrijk voorkomen. De achterliggende mechanismen zijn nog onvoldoende opgehelderd (Kuyper, Berg & Muys 2010; zie hoofdstuk 20, kennislacune A3).

Naast hun rol bij de opname van nutriënten bieden sommige ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen de boom een betere bescherming tegen verschillende stressfactoren zoals droogte, ziekteverwekkers (bodempathogenen) en toxische verbindingen (o.a. zware metalen). Bij de bescherming tegen droogte spelen vooral soorten een rol die lange, dikke myceliumstrengen (rhizomorfen) kunnen vormen (Egerton-Warburton et al. 2007; Schoonmaker et al. 2007) zoals Boleten (*Boletus* en *Suillus*), maar ook de Verfstuifzwam (*Pisolithus*).

Mycorrhizanetwerken: ondergrondse verbindingen tussen planten

Mycorrhizaschimmels hebben niet alleen een belangrijke invloed op het functioneren van individuele planten, ze spelen ook een belangrijke rol bij de interacties tussen planten. Zo kunnen mycorrhizaschimmels ondergrondse netwerken van schimmeldraden vormen waarmee individuen van verschillende plantensoorten verbonden worden. Via dit mycorrhizanetwerk kunnen voedingsstoffen en suikers getransporteerd worden (Simard 2009; Deslippe & Simard 2011; Simard et al. 2012; Breda et al. 2013). Mycorrhizanetwerken zijn waarschijnlijk vooral belangrijk in de kiemingsfase doordat de plant dan nog een zeer klein wortelstelsel heeft. In die gevallen kan toegang tot het mycorrhizanetwerk van belang zijn, doordat de kiemplant wel veel profijt kan hebben via verhoogde opname van nutriënten zonder dat die daar veel koolstof voor hoeft te 'betalen'. Met name in beschaduwde milieus wordt de overlevingskans van planten vergroot door 'in te pluggen' op het mycorrhizanetwerk (Horton et al. 1999; Onguene & Kuyper 2002; van der Heijden & Horton 2009; Teste et al. 2009).

Niet alleen de aan- of afwezigheid van een bepaald type mycorrhiza is van belang, maar vooral de soortensamenstelling van de schimmelpartners (zie kader 2.3). Zo zijn er verschillen tussen de soorten in het spectrum aan de plantensoorten waarmee ze samenleven. De mate van specificiteit verschilt sterk per paddenstoelengeslacht. Zo zijn veel soorten Melkzwammen specifiek voor één geslacht van bomen, hoewel enkele soorten juist weinig kieskeurig zijn. In Nederland is bij Grove den, Berk, Eik, Beuk, Wilg en Els het aandeel waard-specifieke paddenstoelen relatief hoog (zie tabel 2.2). Wanneer zich bij de boom een ectomycorrhizanetwerk heeft gevestigd met waard-specifieke

paddenstoelen dan kan dit voor beide partners extra voordeel opleveren (Bruns et al. 2002; Onguene & Kuyper 2002; McGuire 2007).

Kader 2.3: Belang van functionele diversiteit aan mycorrhiza paddenstoelen

Mycorrhiza-vormende paddenstoelen verschillen onderling in de functies die ze voor de plant vervullen. De functies kunnen soms enigszins afgeleid worden uit de morfologie van de mycorrhiza's. Daarbij kunnen we kijken naar zowel de structuur van de gemycorrhizeerde worteltop als naar de aard van het schimmelnetwerk in de bodem. Zo spelen ectomycorrhizaschimmels met veel dikke myceliumstrengen zoals Boleten (*Boletus*, *Suillus*) en Verfstuifzwam (*Pisolithus arhizus*) een belangrijke rol bij de watervoorziening (watertransport gaat gemakkelijker naarmate de diameter van de hyphen groter is; fijne hyphen zijn eigenlijk niet geschikt voor efficiënt water transport). Soorten met een uitgebreid en fijn vertakt netwerk van schimmeldraden spelen een grotere rol bij de opname van weinig mobiele nutriënten. Sommige soorten vormen daarentegen een compacte mantel met een zeer beperkt schimmelnetwerk buiten de wortel, bijvoorbeeld Melkzwammen (*Lactarius*, *Lactifluus*) en Russula's (*Russula*). Deze soorten kunnen een rol spelen bij het ontgiften van groeiremmende stoffen uit bladstrooisel en giftige humuszuren. Daarnaast biedt een compacte mantel waarschijnlijk ook een betere bescherming tegen bodempathogenen. Dit laatste is bijvoorbeeld aangetoond voor de Gewone krulzoom (*Paxillus involutus*). Tot slot zijn er ook fysiologische verschillen tussen soorten, waardoor sommige soorten de plant goed kunnen beschermen tegen zware metalen (bijv. de Bruine ringboleet, *Suillus luteus*), terwijl andere soorten even gevoelig zijn voor zware metalen als de plant zelf.

Individuele bomen kunnen met vele tientallen soorten mycorrhiza-vormende paddenstoelen samenleven (Bahram et al. 2011). Een hoge diversiteit aan functionele kenmerken van mycorrhiza-vormende paddenstoelen draagt waarschijnlijk bij aan de veerkracht van het ecosysteem. Van het grootste deel van de soorten ectomycorrhizaschimmels is echter nog weinig bekend over de functie die ze vervullen, zodat hier nog een belangrijk onderzoeksterrein braak ligt (zie hoofdstuk 20, kennislacune B3).

2.3.3 Belangrijke milieufactoren voor mycorrhizavormers

In de vorige paragraaf werden mycorrhiza's belicht vanuit het perspectief van planten. In deze paragraaf staan de paddenstoelen centraal. De variatie in soortensamenstelling van mycorrhiza-vormende paddenstoelen wordt vooral bepaald door de beschikbare boomsoorten, leeftijd van de groeiplaats, bodemtype en humusvorm, de beschikbaarheid aan stikstof en eventueel ook beschikbaarheid van vermolmd hout.

Boomsoort

Een cruciale voorwaarde voor het voorkomen van ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen is de aanwezigheid van geschikte boomsoorten. Niet alle boomsoorten vormen ectomycorrhiza (zie tabel 2.2) en de paddenstoelensorten zelf verschillen sterk in hun binding aan bepaalde boomsoorten. Een deel van de paddenstoelensorten komt bij zowel loof- als naaldbomen voor terwijl andere soorten gebonden zijn aan specifieke boomgeslachten of -families. Voorbeelden van generalistische mycorrhizapaddenstoelen zijn: Vaalhoeden (*Hebeloma*) en Popzwammen

(*Laccaria*), terwijl Vezeltruffels (*Rhizopogon*), en sommige Boleten (o.a. *Leccinum* en *Suillus*) sterk gespecialiseerd zijn in de symbiose met bepaalde boomgeslachten. Het aandeel waard-specifieke paddenstoelen verschilt per boomsoort en is met name hoog bij Beuk, Eik, Den en Els (zie tabel 2.2). Veel uitheemse bomen die afkomstig zijn van andere continenten hebben een sterk verarmde mycoflora waarbij specialisten vrijwel ontbreken. Dit geldt bijvoorbeeld voor de Douglasspar. In haar herkomstgebied in Noord Amerika kunnen bossen met Douglasspar een zeer rijke mycoflora herbergen met vele honderden soorten (Molina & Trappe 1982), maar in Nederland is de mycoflora soortenarm met vrijwel geen waard-specifieke begeleiders (Jansen 1991; Kuyper et al. 2006). Vaak adopteren uitheemse bomen enkele algemene vertegenwoordigers van plaatselijke mycoflora zoals Geelwitte russula (*Russula ochroleuca*). De spaarzame uitzonderingen zoals Douglasvezeltruffel (*Rhizopogon villosulus*) en Douglasboleet (*Suillus amabilis*) zijn hier mogelijk op zeer kleine schaal met plantmateriaal geïntroduceerd en ze zijn nog steeds uiterst zeldzaam.

Tabel 2.2. Overzicht van het potentiële belang van de meest voorkomende boomgeslachten voor ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen in Nederland. De laatste twee kolommen geven een indicatie van het totaal aantal soorten en het aantal paddenstoelensorten dat specifiek gebonden is aan het boomgeslacht. Verder wordt informatie gegeven die van belang is voor de nutriëntenkringloop: het mycorrhiza-type (AM = Arbusculaire mycorrhiza, ECM = Ectomycorrhiza, ERM = Ericoïde mycorrhiza), de C/N ratio van vers strooisel (bij een geringe stikstofdepositie), de afbraaksnelheid van het strooisel (indicatie halfwaardetijd in jaren) en het meest voorkomende humustype. De afbraaksnelheid en het humustype moeten gezien worden als indicatief en worden mede bepaald door standplaatsfactoren.

Boomsoort		Nutriëntenkringloop				Belang ECM paddenstoelen		
		Mycorrhiza type	C/N	Strooisel afbraak	Humus type	Aantal soorten	Aandeel specialisten	
Es	Fraxinus	AM	21	1	mull	0	0	
Iep	Ulmus		28	1	mull	0	0	
Robinia	Robinia		14	1.2	mull	0	0	
Kers	Prunus		22	1.2	mull	0	0	
Esdoorn	Acer		32	2	mull (moder)	0	0	
Els	Alnus	ECM/AM	21	2	mull	+++	++++	
Wilg, overig	Salix			2	mull	+++	++++	
Kruipwilg	Salix repens			2	mull (moder)	++++	+++	
Populier	Populus		63	2	mull (moder)	+++	+++	
Linde	Tilia	ECM	37	2	mull (moder)	++++	+?	
Haagbeuk	Carpinus			2	mull (moder)	+++	++	
Hazelaar	Corylus			2	mull (moder)	+++	++	
Tamme kastanje	Castanea		23	2.2	moder	+++	+?	
Berk	Betula		50	2.6	moder	+++	++++	
Eik	Quercus		53	2.8	moder	+++++	++++	
Zilverspar	Abies			3	moder	++	++	
Beuk	Fagus		51	3.2	mor/moder	++++	++++	
Fijnspar	Picea		48	3.5	mor/moder	+++	+++	
Den	Pinus		66	4	mor/moder	+++++	++++	
Douglasspar	Pseudotsuga		77	4.5	mor/moder	+	+	
Larix	Larix		113	5	mor (moder)	++	++	
Bosbes	Vaccinium		ERM		4.5	mor (moder)	0	0
Dophei	Erica				5.5	mor	0	0
Struikhei	Calluna			120	5.5	mor	0	0
Kraaihei	Empetrum			5.5	mor	0	0	

Leeftijd van de groeiplaats

Bij de successie van mycorrhiza-vormende paddenstoelen zijn er duidelijke verschillen in het voorkomen van soorten, waarbij sommige soorten vooral goed vertegenwoordigd zijn in jonge bosgroeiplaatsen ('pioniersoorten') en andere soorten vooral voorkomen in oudere, stabiele bosgroeiplaatsen met een continue beschikbaarheid van oude bomen ('oud-bos soorten'). Er komen echter veel soorten voor zonder uitgesproken voorkeur en de aanduidingen 'pioniersoorten' en 'oud-bos soorten' kunnen daarom het beste beschouwd worden als uitersten van een continuüm (Visser 1995; Nara 2006; Ishida et al. 2008; Kennedy et al. 2011; Douhan et al. 2011):

- **Pioniersoorten**

Pioniersoorten komen optimaal (maar lang niet uitsluitend) voor in jonge bosgroeiplaatsen en vormen over het algemeen veel vruchtlichamen. In maagdelijke of verstoorde bodems met een lage dichtheid aan boomwortels kunnen ze vanuit sporen makkelijk mycorrhiza vormen met jonge bomen. Een deel van de pioniersoorten kan in de bodem lang overleven in de vorm van een 'sporenbank'. Voorbeelden hiervan zijn Vezeltruffels (*Rhizopogon*), Ringboleten (*Suillus*) en Schubbige popzwam (*Laccaria proxima*). Pioniersoorten kunnen in jonge successiestadia hoge dichtheden bereiken, maar veel soorten komen ook nog in lagere dichtheden voor in oudere bossen en lanen, vooral in micromilieus met een hogere bodemdynamiek. Ze worden tijdens de successie geleidelijk aangevuld met een veel grotere set soorten.

- **'Oud-bos soorten'**

Soorten van oude stabiele standplaatsen vormen vaak relatief grote en langlevende mycelia. Het gaat hierbij niet alleen om oude bosgroeiplaatsen, maar ook om oude landgoederen en lanen. Voor het gemak worden deze soorten hier kortweg aangeduid als 'oud-bos soorten' (voorbeelden in tabel 2.3). In vergelijking met pioniersoorten vormen de meeste soorten minder vruchtlichamen en ze vestigen zich moeilijker via sporen. Hun voorkomen is grotendeels beperkt tot standplaatsen met een continue aanwezigheid van oudere bomen ('ecologische continuïteit') en een hoge dichtheid aan wortels (Peay et al. 2011). Ze koloniseren nieuwe wortels vooral vanuit het netwerk dat gevormd is door al aanwezige mycelia. Hoe groter het netwerk (de 'uitvalsbasis'), hoe makkelijker ze in staat zijn om aangrenzende bomen te koloniseren. Ook jongere bomen kunnen gekoloniseerd worden zolang er maar een oudere boom aanwezig is als uitvalsbasis. Over het algemeen zijn oud-bos soorten beter aangepast aan oudere bodems waarin veel nutriënten vastgelegd liggen in ouder organisch materiaal (F- en H-laag). Bij een hoge circulatiesnelheid van stikstof blijken deze soorten vaak sterk achteruit te gaan (zie § 3.1.1). Verder zijn sommige oud-bossoorten waarschijnlijk beter in staat zijn dan pioniersoorten om stikstof uit complexe organische verbindingen op te nemen (o.a. Read & Perez-Moreno 2003), maar het is nog onduidelijk in welke mate dit het geval is (Kuyper 2013). De oud-bos soorten zijn over het algemeen concurrentiekrachtiger en/of stresstoleranter dan pioniersoorten, maar de prijs die ze hiervoor betalen is waarschijnlijk een geringere dispersiecapaciteit. Door deze trade-off tussen concurrentiekracht (via myceliumgroei) en verspreidingsvermogen (via sporenproductie) kan dit onderscheid tussen pioniersoorten en oud-bossoorten worden gezien als een speciaal geval van wat in de ecologie als r-strategen en K-strategen bekend staat.



Figuur 2.2: De Schubbige popzwam (*Laccaria proxima*) is een typische pioniersoort (foto W. Ozinga / D. Terwisscha).



Figuur 2.3: De Blauwe knolgordijnzwam (*Cortinarius caerulescens*) is een voorbeeld van een zogenaamde 'oud-bos soort', dat wil zeggen een soort die gebonden is aan oude stabiele bossen en lanen met een continue beschikbaarheid van oudere bomen (Foto H. Huijser).

Tabel 2.3: Selectie van mycorrhiza-vormende paddenstoelen die vooral voorkomen in oudere bosgroeiplaatsen en/of in oude lanen en landgoederen (voor het gemak kortweg aangeduid als 'oud-bos soorten'). Voor een deel gaat het om zeer zeldzame soorten.

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Amanita ceciliae</i>	VZ	BE	Prachtamaniet
<i>Boletus impolitus</i>	VZ	BE	Goudporieboleet
<i>Boletus radicans</i>	MA	TNB	Wortelende boleet
<i>Boletus satanas</i>	Z	BE	Satansboleet
<i>Cortinarius anserinus</i>	ZZ	GE	Geurende gordijnzwam
<i>Cortinarius balteatocumatilis</i>	ZZ	GE	Violetbruine gordijnzwam
<i>Cortinarius caerulescens</i>	ZZ	GE	Blauwe knolgordijnzwam
<i>Cortinarius camphoratus</i>	Z	GE	Kamfergordijnzwam
<i>Elaphomyces maculatus</i>	UZ	EB	Gevlekte hertentruffel
<i>Hydnellum compactum</i>	Z	EB	Scherpe stekelzwam
<i>Lactarius azonites</i>	VZ	GE	Bleke fluweelmelkzwam
<i>Lactarius chrysorrheus</i>	A	TNB	Zwavelmelkzwam

<i>Lactarius flavidus</i>	UZ	NB	Gele melkzwam
<i>Lactarius pallidus</i>	VZ	BE	Bleke melkzwam
<i>Lactarius pterosporus</i>	ZZ	EB	Vleugelspoormelkzwam
<i>Lactarius trivialis</i>	VZ	KW	Forse melkzwam
<i>Lactifluus vellereus</i>	VA	KW	Schaapje
<i>Russula decolorans</i>	ZZ	EB	Grauwstelige russula
<i>Russula paludosa</i>	VA	KW	Appelrussula
<i>Sarcodon scabrosus</i>	VA	KW	Blauwvoetstekelzwam
<i>Tricholoma columbetta</i>	MA	BE	Witte duifridderzwam

Bodemtype en humusvorm

Basenverzadiging

Een belangrijke standplaatsfactor voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen is de basenverzadiging van de bodem (vaak, maar minder nauwkeurig, voedselrijkdom of kalkrijkdom genoemd) (Arnolds 1988; Veerkamp 2005; Pölme et al. 2013). De Nederlandse bossen kunnen op basis van de basenverzadiging in de bodem ruwweg verdeeld worden in twee groepen (met een overgangsgebied): (1) 'arme bossen' op basenarme bodems zoals kalkarm zand en zure, uitgeloopte leem en (2) 'rijke bossen' op basenrijke bodems zoals klei, weinig uitgeloopte leem en kalkrijk zand. De basenverzadiging van de bodem heeft een grote invloed op het bodemleven in bossen, niet alleen op de paddenstoelen, maar ook op bodembacteriën en bodemdieren (Kuyper, Berg & Muys 2010).



Figuur 2.4: De Paarsstelige pastelrussula (*Russula violeipes*) is kenmerkend voor bossen en lanen op basenrijke, lemige bodems (foto H. Huijser)

Het verschil tussen rijkere en armere bossen wordt vaak weerspiegeld in de zuurgraad (pH) van de bodem. Verschillen in zuurgraad van de bodem hebben vooral een indirecte invloed op het voorkomen van paddenstoelen doordat veel bodemchemische eigenschappen met zuurgraad gecorreleerd zijn. Dit geldt onder andere voor de vorm(en) waarin stikstof aanwezig is (ammonium of nitraat), de beschikbaarheid van fosfaat en de aanwezigheid van voldoende calcium en andere basische kationen. Om die redenen zijn veel paddenstoelen karakteristiek voor een bepaald pH-traject en leidt verzuring, vaak een gevolg van hoge N-depositie, tot een aanzienlijke verschuiving in de soortensamenstelling van paddenstoelen (Arnolds 1988; Veerkamp 2003, 2005). Op basenrijke bodems is de biomassa van mycelium in de bodem geringer, maar de soortenrijkdom kan wel erg hoog zijn (Arnolds 1988; Rydin et al. 1997; Jalink 1999; Veerkamp 2005; Pölme et al. 2013).

Humusvorm

Naast het bovenbeschreven effect van de basenverzadiging op bodemchemische eigenschappen van de bodem is er een effect via de afbraakprocessen van het strooisel en daarmee de kenmerken van het humusprofiel (Högberg et al. 2007). Deze snelheid is groter op basenrijke bodems, maar de snelheid wordt ook bepaald door de chemische samenstelling van het strooisel (zie ook kader 2.5). Onder bomen met slecht afbreekbaar strooisel (met een hoge C/N verhouding en met een hoog tannine en/of lignine-gehalte) gaat de bodemontwikkeling richting mor of moder en onder bomen met snel verterend strooisel richting mull. Er is dus sprake van een zelfversterkend effect: arm wordt armer en rijk wordt rijker. Met name in het overgangsgebied tussen arme en rijke bodems heeft de soortensamenstelling van de boomlaag een belangrijke invloed op de kant die het opgaat (Spek 2004; Hommel et al. 2007a). Om het gebruik van humusprofielen in ecologisch onderzoek en natuurbeheer te vergemakkelijken werd een indeling opgesteld van de verschillende typen humusprofielen, de zogenaamde 'humusvormen' (zie kader 2.5).

Bij de boomsoorten met goed verterend strooisel (leidend tot een mull) komen twee mycorrhiza-typen voor. Een deel van de boomsoorten met snel verterend strooisel vormt ectomycorrhiza, waaronder Linde (zie tabel 2.2). Er zijn echter ook boomsoorten die arbusculaire mycorrhiza vormen zoals Esdoorn, Iep en Es (zie tabel 2.2). Bossen die gedomineerd worden door bomen met arbusculaire mycorrhiza zijn veel armer aan ectomycorrhizapaddenstoelen (zie hoofdstuk 14).

Ouderdom van het humusprofiel

Naast het moeder materiaal en de boomsoort, worden de eigenschappen van het humusprofiel ook bepaald door de ontwikkelingsduur. In oudere bossen op voedsel- en kalkarme bodem ontstaat er vaak een duidelijke verticale gelaagdheid in het humusprofiel. Uiteindelijk liggen op de minerale bodem een laag met vers strooisel (L-laag), een laag met half verteerd strooisel (F-laag) en een laag met moeilijk verteerbare humus (H-laag). In deze H-laag hopen zich lastig afbreekbare amorfe organische resten op (recalcitrante humus) waarin veel N en P wordt vastgelegd zodat de beschikbaarheid van deze nutriënten afneemt (Nielsen et al. 2000; Berg & McLaugherty 2008). De worteltopjes in de verschillende organische lagen vertonen duidelijke verschillen in de soortensamenstelling van de mycorrhizapaddenstoelen. Daarnaast is de soortensamenstelling verschillend tussen deze organische lagen en de onderliggende minerale laag (Dickie et al. 2002; Rosling et al. 2003; Baier et al. 2006). Veel soorten hebben een voorkeur voor de laag met half verteerd strooisel (F) en/of de humuslaag (H), terwijl een deel van de soorten juist een voorkeur heeft voor de onderliggende minerale bodemlaag (A-laag). In vergelijking met de F-laag biedt een goed ontwikkelde H-laag een stabiel milieu met minder fluctuaties in vochtgehalte. Soorten die gevoelig zijn voor fluctuaties in milieuomstandigheden vestigen zich vaak pas in oudere bosgroeiplaatsen als er een goed ontwikkelde H-laag is ontstaan. Voorbeelden van soorten met een voorkeur voor bodems met goed ontwikkelde H-laag zijn Kleverige knolamaniet (*Amanita virosa*), Kamfergordijnzwam (*Cortinarius camphoratus*), Olijfplaatgordijnzwam (*C. scaurus*), Forse melkzwam (*Lactarius trivialis*) en Appellussula (*Russula paludosa*; figuur 16.3).

Beschikbaarheid van stikstof

Eén van de belangrijkste standplaatsfactoren voor ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen is de beschikbaarheid van stikstof (Kuyper 2013). De meeste soorten hebben een voorkeur voor stikstofarme bodems en slechts een

beperkt aantal soorten is tolerant voor een hogere stikstofbeschikbaarheid (N-tolerante soorten, zie tabel 3.2). Zoals hiervoor beschreven, wordt variatie in de beschikbaarheid van stikstof voor een deel bepaald door bodemtype en de humusvorm. Tegenwoordig wordt de stikstofbeschikbaarheid in Nederland echter vooral door mensen beïnvloed. De hoge N-depositie heeft geleid tot een sterke achteruitgang van veel mycorrhizapaddenstoelen (zie § 3.1.1).

Beschikbaarheid vermolmd hout

Bij het ouder worden van de bodem neemt van nature ook het aandeel dood hout in de bodem toe. Een opmerkelijk resultaat van moleculair onderzoek is dat liggende, sterk vermolmdde stammen niet alleen een belangrijk substraat vormen voor houtafbrekende paddenstoelen, maar ook voor diverse mycorrhiza-vormende paddenstoelen, zoals Rouwkorstje (*Tomentella*), Viltvliesje (*Tomentellopsis*), Franjevlies (*Piloderma*) en Vlieszwam (*Amphinema*) (Koljalg et al. 2000; Tedersoo et al. 2003; Stokland et al. 2012; Rajala et al. 2012). Deze mycorrhizavormers in oud dood hout kunnen bijdragen aan een gunstig kiembed voor de regeneratie van ECM-vormende boomsoorten. Deze 'nurse-logs' zijn vooral nuttig bij de aanwezigheid van een dikke strooisellaag (Kropp & Langlois 1990; Stokland et al. 2012).

2.3.4 Mycorrhiza-vormende paddenstoelen en natuurbeheer

Vanwege het grote belang van ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen voor een goed functionerend bosecosysteem is het belangrijk om beter te weten hoe de diversiteit van mycorrhiza-vormende paddenstoelen via het beheer behouden of hersteld kan worden. Hieronder volgt een overzicht van enkele relevante standplaatscondities waarvoor mycorrhiza-vormende paddenstoelen niet automatisch meeliften met een beheer gericht op andere soortgroepen:

- Een cruciale factor voor veel bedreigde soorten is een continue aanwezigheid van oudere, ectomycorrhiza-vormende bomen op standplaatsniveau. De meeste mycorrhizapaddenstoelen kunnen slechts zeer kort overleven zonder boompartner. Kaalkap of sterke dunning is daardoor zeer ongunstig voor mycorrhizapaddenstoelen. Verder zou er bij de verjonging van lanen voor gekozen kunnen worden om bomen veel geleidelijker te vervangen, zodat 'oud-bossoorten' zich makkelijker kunnen handhaven (zie § 19.7);
- Behoud van factoren die de ophoping van stikstofrijk strooisel verminderen zoals: reliëf (dekzandruggen, oude stuifduinen, boswallen, greppels), windwerking (bijvoorbeeld door een open boomlaag en/of geëxponeerde ligging), of een dagzomende, goed gebufferde bodem;
- Behoud van schrale bospaden, lanen en wegbermen met oude bomen. Zolang de stikstofbeschikbaarheid nog te hoog is, fungeren deze lijnvormige elementen in veel landschappen als een refugium voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Een gunstig beheer van schrale, grazige bermen bestaat uit maaien met snelle afvoer van het maaisel, terwijl klepelen en opslag van snoeiafval op schrale plekken zeer ongunstig zijn;
- Bij aanplant van nieuwe bossen zorgen voor een stikstofarme uitgangssituatie ("hoe schraler, hoe beter")
- Bij aanplant van bomen, kiezen voor een hoog aandeel aan boomsoorten met ectomycorrhiza (zie tabel 2.1);

2.4 Strooiselafbrekers

2.4.1 Strooisel als substraat voor paddenstoelen

Kenschets

Alle organisch materiaal dat door planten wordt gevormd, moet vroeger of later weer worden afgebroken om de cycli van koolstof en nutriënten duurzaam in stand te houden. Indien dit proces van afbraak tot stilstand zou komen, zouden zich binnen enkele jaren in terrestrische ecosystemen enorme hoeveelheden dood plantaardig en dierlijk materiaal ophopen en na verloop van tijd zouden de stofkringlopen ernstig verstoord raken, waardoor veel leven onmogelijk zou worden. In dit hoofdstuk zal beknopt worden ingegaan op de rol van fungi bij de afbraak van organisch materiaal (decompositie), in het bijzonder in min of meer natuurlijke ecosystemen. Voor een diepgaander behandeling wordt verwezen naar handboeken (Clausen 2010; Berg & McClaugerty 2008; Schulze 2000; Cadisch & Giller 1997; Boddy 2008). De afbraak van hout is een gecompliceerd proces waarbij paddenstoelen een hoofdrol spelen. Dit komt in de volgende sectie nader aan de orde.



Figuur 2.5: Verterend eikenblad met mycelium en vruchtlichaam van de Botercollybia (Rhodocollybia butyracea), een algemene en weinig gespecialiseerde strooiselafbreker (foto's E. Arnolds).

Strooisel: een heterogeen substraat en een heterogene mycoflora

In principe omvat strooisel alle dode organisch materiaal dat de bodem bereikt, inclusief dood hout, mest en andere dierlijke resten. De term wordt echter in het algemeen alleen gebruikt voor plantaardige resten van kleine omvang, zoals bladeren, bloeiwijzen en vruchten. Hout als substraat voor fungi wordt behandeld in een aparte sectie van dit hoofdstuk (§ 2.5). Kleine twijgjes en verhoude vruchten als beukennapjes en kegels van naaldbomen vormen overgangen tussen strooisel en hout. In feite is er ook ondergronds 'strooisel' in de vorm van wortels van kruidachtige planten en niet verhoude wortels van bomen en struiken. Verhoude wortels behoren tot het domein van de houtbewonende paddenstoelen (§ 2.5). Paddenstoelen op mest worden apart behandeld bij het beheertype kruiden- en faunarijk grasland (§ 12.2). Bij de afbraak van andere dierlijke substanties, zoals kadavers, spelen paddenstoelen geen rol van betekenis.

Saprotrofe soorten op strooisel, humus en mest maken met ruim 2200 soorten de grootste groep (45%) uit van de Nederlandse mycoflora. Deze verbazingwekkende diversiteit is een uitdrukking van de enorme variatie in

typen strooisel en humus, in strooisel producerende organismen en in het milieu waarin afbraakprocessen plaats vinden. Opvallende en algemeen bekende strooisel- en humusafbrekers zijn bijvoorbeeld de Weidechampignon (*Agaricus campestris*), Grote parasolzwam (*Macrolepiota procera*), Botercollybia (*Rhodocollybia butyracea*), Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*) en Reuzenbovist (*Calvatia gigantea*).

Onder de strooiselafbrekers zijn generalisten die op allerlei substraten van veel verschillende planten kunnen groeien en specialisten die op één zeer specifiek substraat van een bepaalde waardplant voorkomen. Ter illustratie zijn in tabel 2.4 voorbeelden van paddenstoelen vermeld die op bepaalde onderdelen van de Zwarte els (*Alnus glutinosa*) groeien, deels specifiek voor die boom, voor een ander deel niet. Voor de volledigheid van het beeld zijn ook voorbeelden van houtafbrekers en mycorrhizapaddenstoelen toegevoegd. In feite begint de strooiselafbraak al in de boomkruin met de aantasting van levende bladeren door parasitaire schimmels als de Elzenvlag (*Taphrina alni*). Als de afgestorven bladeren in de herfst op de grond belanden, begint het schimmelfeest pas echt. Opmerkelijk is de hoge mate van specialisatie van sommige Ascomyceten op bloeiwijze en vruchten van de els. Een ander voorbeeld van verregaande specialisatie vormen de paddenstoelen die betrokken zijn bij de afbraak van kegels van naaldbomen (zie kader 2.4).

Kader 2.4: Kegels van naaldbomen als voedsel voor paddenstoelen

Afgevallen kegels van naaldbomen vormen een bijzonder onderdeel van het strooisel in naaldbossen. Ze hebben chemische kenmerken van naaldhout, zoals een hoge C/N ratio en de aanwezigheid van veel moeilijk afbreekbare verbindingen (hars), maar de structuur met fijne, dunne schubben is geheel anders. In Nederland worden 20 soorten paddenstoelen voornamelijk of uitsluitend op kegels van coniferen aangetroffen (Arnolds & Van den Berg 2013): 13 Ascomyceten (waarvan 11 Schijfzwammetjes) en 7 Basidiomyceten (waarvan 5 Plaatjeszwammen, 1 Stekelzwam en 1 Trilzwam). De basidiomyceten vormen opvallende vruchtlichamen en zijn in het veld goed herkenbaar. Ze fructificeren voornamelijk op (deels) begraven kegels doordat deze vochtiger zijn dan kegels die boven op de grond liggen. De Muizenstaartzwam (*Baeospora myosura*) is zeer algemeen op kegels van allerlei naaldbomen te vinden, maar nooit op andere substraten. De algemene Sparrenkegelzwam (*Strobilurus esculentus*) groeit uitsluitend op sparrenkegels; de minder algemene Gewone en Bittere dennenkegelzwam (*S. stephanocystis* en *S. tenacellus*) voeden zich (vrijwel) alleen met dennenkegels, waarbij de laatste soort bovendien een voorkeur heeft voor dennenbossen op kalkrijke bodem, bijvoorbeeld in de duinen, Flevoland en op pleistocene zandgronden langs schelpenpaden. Ook de vrij algemene Oorlepelzwam (*Auriscalpium vulgare*) is een specialist op dennenkegels die zeer zelden vreemd gaat bij Fijnspar (*Picea abies*) of Douglasspar (*Pseudotsuga menziesii*). Deze paddenstoel groeit eveneens voornamelijk op zwak zure tot basische grond en was in de jaren tachtig en negentig door verzuring sterk afgenomen, maar heeft zich inmiddels weer hersteld (Arnolds 2003). Een superspecialist is de Zeedenmycena (*Mycena seynesii*) die uitsluitend kegels van de in Nederland geïntroduceerde Zeeden (*Pinus pinaster*) bewoont.

Daarnaast kunnen afgevallen kegels gekoloniseerd worden door strooisel afbrekende plaatjeszwammen met een wijde amplitudo, zoals de Melksteelmycena (*Mycena galopus*) of de Graskleefsteelmycena (*M.*

epipterygia). Van de houtpaddenstoelen komen alleen enkele Korstzwammen regelmatig op dit substraat voor.



Figuur 2.6: Vier paddenstoelen die gespecialiseerd zijn in de afbraak van kegels van naaldbomen: Muizenstaartzwam (*Baeospora myosura*, links boven), Sparrenkegelzwam (*Strobilurus esulentus*, rechts boven), Oorlepelzwam (*Auriscalpium vulgare*, links onder) en Zeedenmycena (*Mycena seynesii*, rechts onder; foto's E. Arnolds).

Dergelijke overzichten als voor de Zwarte els kunnen voor iedere inlandse boom en struik worden opgesteld. Bij de afbraak van strooisel van elzen, eiken en beuken zijn in totaal honderden fungi betrokken, waarvan slechts een klein deel aan een bepaalde waardboom gebonden is. Maar ook bij de afbraak van kruidachtige planten zijn verbazend veel actoren betrokken. Zo vond De Meulder (2004) in Vlaanderen bij gericht zoeken op levende en dode lisdoddes (*Typha*) in totaal 50 soorten fungi, voor het grootste deel kleine Ascomyceten. Ook daarvan is slechts een deel specifiek voor Lisdodde.

Tabel 2.4: Voorbeelden van het optreden van paddenstoelen met diverse leefwijzen op verschillende delen van de Zwarte els. De met * gemarkeerde soorten zijn specifiek voor elzen.

Substraat	Leefwijze	Soorten of genera van paddenstoelen
Wortels, levend	Ectomycorrhiza	Bleke elzenzompzwam (<i>Alnicola escharoides</i>)*, Groenige elzenmelkzwam (<i>Lactarius obscuratus</i>)*
Wortels, levend	Arbusculaire mycorrhiza	Korreltruffel (<i>Glomus spec.</i>)
Wortels, levend	Necrotrofe parasiet	Echte honingzwam (<i>Armillaria mellea</i> ; zie kader 2.6)
Wortels, dood	Saprotoof	Knolhoningzwam (<i>Armillaria lutea</i> ; zie kader 2.6)
Schors, levend	Saprotoof	Stronkmycena (<i>Mycena hiemalis</i>)
Stam, levend	Necrotrofe parasiet	Elzenweerschijnzwam (<i>Mensularia radiata</i>)
Stam, vers dood	Saprotoof	Elzenbundelzwam (<i>Flammula alnicola</i>)
Stam, verterend	Saprotoof	Waaierkorstzwam (<i>Stereum subtomentosum</i>), Korreltjeszwam (<i>Bulbillomyces farinosus</i>)
Stam, molm	Saprotoof	Violette satijnzwam (<i>Entoloma euchroum</i>)

Tak, levend	Necrotrofe parasiet	Elzenschorsschijfje (<i>Diatrypella verruciformis</i>)*
Tak, vers dood	Saproroof	Pijpknotszwam (<i>Macrotyphula fistulosa</i>), Elzenschorsbreker (<i>Vuilleminia alni</i>)*
Tak, verterend	Saproroof	Grootsporige raspzwam (<i>Steccherinum bourdotii</i>)
Twijgje	Saproroof	Oranje dwergmycena (<i>Mycena acicula</i>) Wieltje (<i>Marasmius rotula</i>)
Twijgje, begraven	Saproroof	Papilmycena (<i>Mycena vitilis</i>)
Blad	Biotrofe parasiet	Elzenvlag (<i>Taphrina alni</i>)*, Elzenmeeldauw (<i>Erysiphe penicillata</i>)*
Blad, intact	Saproroof	Wit poedersteelknotsje (<i>Typhula setipes</i>), Elzenuitbreekkometje (<i>Pyrenopeziza foliicola</i>)*
Bladnerven	Saproroof	Elzenstromakelkje (<i>Rutstroemia conformata</i>)*
Bladsteel	Saproroof	Roodvoetknotsje (<i>Typhula erythropus</i>)
Half verteerd blad	Saproroof	Draadknotszwam (<i>Macrotyphula juncea</i>)
Humus onder elzen	Saproroof	Draadsteelmycena (<i>Mycena filopes</i>) Moerasbreeksteeltje (<i>Conocybe subpubescens</i>)
Elzenkatjes, mannelijk	Saproroof	Elzenkatjesmummiekelkje (<i>Ciboria amentacea</i>)*
Elzenkatjes vrouwelijk	Saproroof	Elzenpropmummiekelkje (<i>Ciboria viridifusca</i>)* Elzenpropshoteltje (<i>Calycellina alniella</i>)*
Vruchten (elzenpropfen)	Saproroof	Elzenpropmollisia (<i>Mollisia amenticola</i>)*
Zaden	Saproroof	Elzenzaadmummiekelkje (<i>Ciboria lentiformis</i>)*, Elzenzaadvlieskelkje (<i>Hymenoscyphus seminis-alni</i>)*

2.4.2 Rol in ecosystemen

Decompositie als biologisch proces

De afbraak van strooisel is een complex biochemisch proces waarbij niet alleen de mycelia van paddenstoelen en microfungi betrokken zijn. Twee andere groepen organismen die een hoofdrol spelen zijn bacteriën en de bodemfauna met onder meer regenwormen, potwormen, nematoden, springstaarten en pissebedden. Zeer schematisch kan men stellen dat de rolverdeling als volgt is: de fauna zorgt voor fragmentatie van het strooisel, menging met de minerale bodem en voor omzetting van strooisel in gemakkelijker afbreekbaar materiaal zoals uitwerpselen en dierenlijkjes; bacteriën nemen het grootste deel van de gemakkelijk afbreekbare bestanddelen voor hun rekening, zoals enkelvoudige suikers en eiwitten; fungi verzorgen de afbraak van moeilijk afbreekbare componenten, zoals cellulose, hemicellulose en lignine.

Een boomblad kan dus door vele monden en vele hyfen gaan aler het geheel is verteerd. Wat uiteindelijk overblijft, zijn CO₂, water, nutriënten als fosfor, stikstof en kalium in ongebonden vorm, en vaak een residu van complexe, zeer moeilijk afbreekbare organische macromoleculen dat wordt aangeduid als stabiele humus (ook wel recalcitrante humus genoemd). Ook hier vindt nog afbraak door schimmels plaats. Voor sommige humuszuren is een halfwaardetijd van diverse eeuwen vastgesteld. Het vermoeden bestaat dat sommige groepen paddenstoelen, zoals Wasplaten, gespecialiseerd zijn in de afbraak van oude humus en daardoor alleen in oude, ongestoorde bodems voorkomen (Giffith et al. 2002). Hierop wordt nader ingegaan in hoofdstuk 11 over droog schraalland, waar dergelijke paddenstoelen dominant aanwezig zijn.

De bijdrage van de verschillende groepen organismen aan de afbraak van strooisel verschilt sterk in relatie tot milieufactoren. In zeer voedselrijke milieus met veel gemakkelijk afbreekbaar organisch materiaal domineren bacteriën, bijvoorbeeld in de meeste bemeste bodems waar intensieve landbouw plaats vindt. In een zwak zure tot basische, min of meer voedselrijke omgeving domineert de fauna het decompositieproces, met de

vorming van vooral mull of moder humusvormen als resultaat. In zure, voedselarme milieus zijn fungi het meest van belang en vormt zich normoder- en mor humusvormen.

Behalve de omgevingsfactoren zijn ook de eigenschappen van het af te breken materiaal van groot belang voor het verloop van het proces. Menigeen beschouwt het als vanzelfsprekend dat de afbraak van een boomstam meer tijd kost dan van een boomblad, maar de afbraaksnelheid wordt slechts ten dele door de omvang van het substraat bepaald. Van een groot dood zoogdier resten na een paar maanden immers niet veel meer dan wat botten. De langzame vertering van een boomstam wordt veroorzaakt door de armoede aan stikstof en de grote hoeveelheid moeilijk afbreekbare macromoleculen, in het bijzonder lignine en harsen (zie § 2.5).

Paddenstoelen en humusprofielen

De vorming van en variatie in organische stof in bodemprofielen staat recent meer in de belangstelling, mede omdat blijkt dat ze voor een belangrijk deel de eigenschappen en samenstelling van de plantengroei in min of meer natuurlijke systemen bepalen, in het bijzonder in bosvegetaties. Recent is voor Nederland een gedetailleerde classificatie van humusvormen en humusprofielen opgesteld (Van Delft et al. 2006, zie kader 2.5). Bij deze indeling spelen de humusvorm en de daarbij betrokken organismen een hoofdrol. Zoals eerder aangegeven kunnen bij de decompositie bacteriën, schimmels en/of bodemdieren in wisselende verhoudingen een rol spelen. Het ligt dus voor de hand dat er een sterke (cor)relatie bestaat tussen het vóórkomen van saprotrofe paddenstoelen en bepaalde humusprofielen. In zijn extremen is dat inderdaad duidelijk het geval. Iedere veldmycoloog ervaart al snel dat veel Trechterzwammen (*Clitocybe*), Mycena's (*Mycena*) en Collybia's (*Gymnopus*) vooral te vinden zijn op dikke pakketten blad- en naaldstrooisel in bossen op pleistocene zandgronden, terwijl bijna alle Parasolzwammen (*Lepiota* en verwanten) en Breeksteeltjes (*Pholiotina*) op humusrijke, strooiselarme plekken groeien, bijvoorbeeld in hellingbossen in Zuid-Limburg, rivierkleibosses en polderbossen. Op het pleistoceen zal men dergelijke soorten vooral moeten zoeken langs wegen en (schelpen) paden, alwaar lokaal door uitspoeling uit basenrijk materiaal geschikte condities voor mull humus zijn ontstaan.

Op detailniveau is er echter weinig bekend over de relaties tussen humusprofielen en de mycoflora en er wordt in Nederland geen gericht onderzoek aan gedaan. Diverse afzonderlijke kenmerken en eigenschappen van de humusvorm hebben wellicht een goede correlatie met het voorkomen van paddenstoelen. In tabel 2.5 worden enkele waarschijnlijke correlaties tussen humusvormen en paddenstoelen genoemd. Het is gewenst om nader onderzoek te doen naar correlaties in het veld en functionele relaties tussen paddenstoelen en humusprofielen, zowel door middel van nauwkeurige analyses in veldsituaties als door experimentele studies (hoofdstuk 20, kennislacune A1, B2). Een complicatie bij de interpretatie van veldwaarnemingen is dat het in de meeste gevallen niet duidelijk is waar zich het mycelium in de bodem onder de vruchtlichamen van een bepaalde soort bevindt. Mycelia van paddenstoelen op een morbodem met een dikke strooisellaag kunnen leven in de amorfe humus onderin het ectorganische profiel. Bij de vorming van mull spelen paddenstoelen een minder prominente rol, hoewel ze ook daar voor de afbraak van lignine verantwoordelijk zijn. Hun biomassa is echter geringer (ondanks hun hoge diversiteit) dan in bossen met mor of moder; bovendien is hun rol minder zichtbaar dan die van de bodemfauna.

Kader 2.5: Ecologische achtergronden van humusvormen

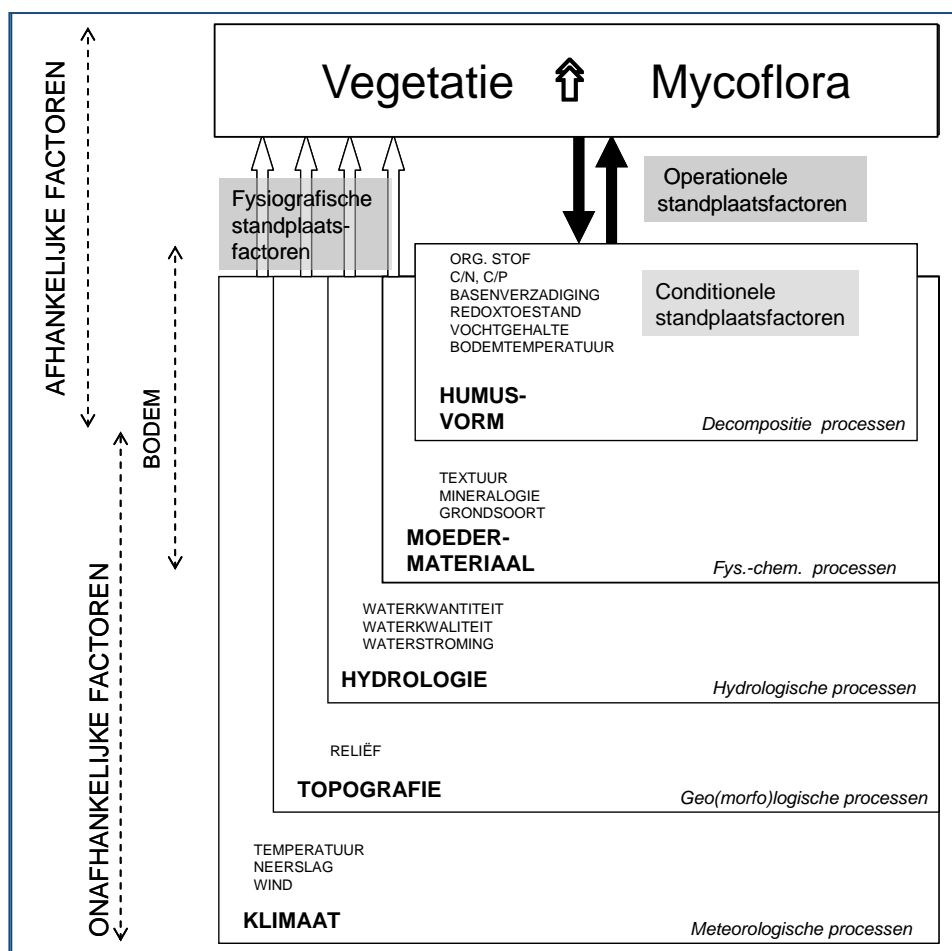
Het humusprofiel bestaat uit de bovenste 40 cm van de (minerale) bodem en – indien aanwezig – de daar bovenop liggende ('ectorganische') strooisellaag. Voor zowel mycorrhizapaddenstoelen als voor veel strooiselafbrekers vormt het humusprofiel het substraat waarin een groot deel van het mycelium zich bevindt. Zoals een bodemprofiel de resultante is van een groot aantal traag verlopende processen (eeuwen), zo is het humusprofiel het resultaat van betrekkelijk snel (decennia) verlopende processen van strooiselaanvoer en – afbraak. Vooral in bossen kan dit humusprofiel een heel specifieke gelaagdheid hebben. In het algemeen worden drie ectorganische hoofdlagen onderscheiden: de L, de F en de H-laag. Deze gelaagdheid hangt samen met het bodemtype, de aard van het strooisel (die verschilt per boomsoort, zie tabel 2.2), de mycoflora en het successiestadium.

- De *L-laag* (Litter) bestaat uit vrijwel intact strooisel waarin hooguit wat verkleuring is opgetreden. Deze laag wordt omgezet in een F-laag. De omzettingssnelheid en de structuur van de laag hangt daarbij af van de boomsoort, temperatuur, vocht en minerale rijkdom van de bodem;
- De *F-laag* (Fragmentatie) bestaat uit verkleinde en aangetaste strooiselresten, waarvan de afzonderlijke resten in meerderheid nog duidelijk met het blote oog herkenbaar zijn. De structuur van de F-laag hangt, net als de L-laag, sterk af van de boomsoort en rijkdom van de standplaats. De F-lagen van beuk en in minder mate eik op arme bodem hebben een sterk gelaagde structuur terwijl de F-laag onder naaldbomen gekenmerkt wordt door een losse stapeling van naaldfragmenten. Voor alle boomsoorten geldt dat onder rijkere omstandigheden het aandeel van kleine korrelige structuren (moder-structuur) groter wordt;
- Na enige jaren kan onder de F-laag onder invloed van de bodemfauna en/of schimmels een *H-laag* (Humus) ontstaan die in zijn geheel of grotendeels uit fijne, omgezette humus bestaat. Met het blote oog herkenbare plantenresten zijn afwezig of ver in de minderheid. In basen- en nutriëntenrijke omstandigheden ontbreken de H- en soms ook de F-lagen. Op bijvoorbeeld arme zandgronden onder bomen met slecht verteerbaar strooisel als Beuk, Eik en Grove den kan het 40 jaar duren voordat een geheel uit amorfe fijne humus bestaande laag herkenbaar wordt. Op basenrijke en/of nutriëntenrijke standplaatsen zal de H-laag ontbreken en de F-laag dun zijn met een hoog gehalte aan moderdeeltjes. Onder deze omstandigheden wordt onder invloed van een uitbundig bodemleven (o.a. regenwormen) het strooisel snel omgezet in humus en gemengd met de minerale bodemdeeltjes. Dan ontwikkelt zich een minerale humuslaag ofwel de endorganische humuslaag (Ah-laag).

In combinatie met andere bodemkenmerken kan de boven beschreven gelaagdheid veel ecologisch relevante informatie verschaffen. Het gaat daarbij vooral om belangrijke eigenschappen van de standplaats (vocht, zuurgraad, nutriënten), het stadium waarin de successie zich bevindt, activiteit van bodemorganismen en de potenties van de groeiplaats voor vegetatie en mycoflora. Om het gebruik van humusprofielen in ecologisch onderzoek en natuurbeheer te vergemakkelijken werd een indeling in humusprofieltypen – met determinatiesleutel – opgesteld op basis van de gelaagdheid van het profiel en in het veld waarneembare kenmerken (Van Delft et al. 2004, 2006). De verschillende typen humusprofielen worden hierin omschreven als 'humusvormen'. Het is verwarrend, maar onvermijdelijk dat hierbij voor zowel het '*humustype*' (de aard van het organisch materiaal) als voor de '*humusvorm*' (de opeenvolging van lagen) dezelfde termen gebruikt worden (mull, moder en mor).

De indeling in humusvormen heeft een hiërarchische opzet (orde, suborde, groep, subgroep, fase). Op het hoogste niveau (ordes) worden vijf eenheden onderscheiden waarbij de mate van afbraak dan wel accumulatie van organische stof het belangrijkste criterium vormt: mull (maximale afbraak en menging van de humus met de minerale bodemdeeltjes), mullmoder, moder, mormoder en mor (maximale accumulatie en minimale activiteit van bodemmacrofauna). Voor de semiterrestrische humusvormen (onder diverse broekbossen) geldt een iets andere indeling in hydromulls, hydromoders, eerdmoders, mesimors en veenmors.

De vijf hoofdtypen kunnen goed gekoppeld worden aan de hoofdingeling van plantengemeenschappen van bossen, met name op het niveau van klassen en verbonden. Zo komen de 'arme' loofbossen (klasse *Quercetea robori-petraeae*) vrijwel uitsluitend voor op moder- en vooral mormoder-profielen. De tussencategorie mormoderprofielen ligt wat eigenschappen betreft dichterbij de mor dan bij de moderprofielen. De 'rijke' loofbossen (klasse *Fago-Quercetea*) vinden we juist op mull- en mullmoder-profielen. Binnen deze klasse is het verbond *Alno-Padion* vrijwel uitsluitend te vinden op mull, het verbond *Carpinion betuli* zowel op mull als op mullmoder (afhankelijk van het moeder materiaal). Echte mor-profielen zijn, althans in ons land en binnen de wereld van de bossen, beperkt tot de armste naaldbossen (vooral onder Lariks). In arme regenwatergevoede broekbossen (klasse *Betuletea pubescentis*) zijn semiterrestrische mor-profielen te onderscheiden.



Figuur 2.7: Overzicht van de samenhang tussen verschillende factoren die de humusvorm en de mycoflora beïnvloeden (aangepast naar Kemmers & De Waal 1999).

Tabel 2.5: Voorbeelden van waarschijnlijke correlaties tussen saprotrofe paddenstoelen op bosbodems en hoofdtypen van humusvormen.

Type humusprofiel	Soorten paddenstoelen
Mull	Spechtinktzwam (<i>Coprinopsis picacea</i>)
	Kleine poederparasol (<i>Cystolepiota seminuda</i>)
	Bosparasolzwam (<i>Lepiota clypeolaria</i> ; figuur 2.8)
Mullmoder	Gekraagde aardster (<i>Gastrum triplex</i>)
	Stinkparasolzwam (<i>Lepiota cristata</i>)
	Geringd breeksteeltje (<i>Pholiotina arrhenii</i>)
Moder	Bundelcollybia (<i>Gymnopus confluens</i>)
	Roodbruine schijnridderzwam (<i>Lepista flaccida</i>)
	Parelstuifzwam (<i>Lycoperdon perlatum</i>)
Mormoder	Gestreepte trechterzwam (<i>Clitocybe vibecina</i>)
	Dennenmycena (<i>Mycena metata</i>)
	Dennensatijnzwam (<i>Entoloma cetratum</i>)
Mor	Paardenhaartaailing (<i>Gymnopus androsaceus</i>)
	Melksteelmycena (<i>Mycena galopus</i>)
	Kleine bloedsteelmycena (<i>Mycena sanguinolenta</i> ; figuur 2.9)
Veenmosmor	Grote veenmossatijnzwam (<i>Entoloma sphagneti</i>)
	Bruine moeraszwavelkop (<i>Hypholoma udum</i>)



Figuur 2.8: Bosparasolzwam (*Lepiota clypeolaria*), een kenmerkende soort voor bossen op lemige, kalkrijke bodems met mull humus (foto E. Arnolds).

2.4.3 Strooiselafbrekers en natuurbeheer

Uit het voorgaande is duidelijk dat afbraak van strooisel van vitaal belang is voor het voortbestaan van ecosystemen en voor de wereldwijde stofkringlopen. Er is echter geen oordeel mogelijk wat een betere of slechtere wijze van afbraak is. De beheerder van natuurgebieden is erbij gebaat dat de afbraak van strooisel verloopt in overeenstemming met de eigenschappen van de ecosystemen die hij nastreeft. Uitwendige factoren kunnen deze processen ernstig ontregelen. Hieronder volgen enkele voorbeelden.

Bij het behoud van hoog- en laagvenen zal men door een permanent hoge waterstand juist trachten om strooiselafbraak tegen te gaan. Alleen daardoor kan veenvorming voortgang vinden met de daarbij behorende zeer karakteristieke vegetaties en paddenstoelen (zie § 6.3). Verlaging van de waterstand betekent in feite het op gang helpen van decompositie in het

veen, met naast een uitdrogend ook een verrijkend effect door het beschikbaar komen van in het veen opgeslagen nutriënten (interne eutrofiëring). Ook de toevoer van voedselrijk water kan decompositie op gang brengen via anaerobe afbraak door bacteriën. Vergelijkbare ongewenste effecten van verhoogde decompositie treden op in ontwaterde veengronden, bijvoorbeeld in beekdalen, waardoor verschalend beheer weinig effect heeft (zie hoofdstuk 10).

De in Nederland alom tegenwoordige vermisting in de vorm van stikstofdepositie heeft grote effecten op de strooiselafbraak. Onderzoek wijst uit dat onder invloed van een verhoogd stikstofaanbod de dikte van de L- en F-laag toeneemt en dit leidt waarschijnlijk tot verschuivingen in het humusprofiel. Op het mechanisme achter deze veranderingen wordt nader ingegaan in § 3.1.1. Met de veranderingen in strooiselhoeveelheid en kwaliteit verschuiven ook de daarbij behorende paddenstoelen. Er is in Nederland een sterke toename te constateren van kenmerkende strooiselafbrekende soorten van dikke, zure strooisellagen, zoals de Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*), Tweekleurige trechterzwam (*C. metachroa*) en Roodbruine schijnridderzwam (*Lepista flaccida*) (NMV 2013; zie ook tabel 3.3). Andere strooiselafbrekers zijn in bossen op zandgrond juist sterk achteruit gegaan, bijvoorbeeld de Kleine bloedsteelmycena (*Mycena sanguinolenta*; figuur 2.9), Dennensatijnzwam (*Entoloma cetratum*) en Vleeskleurige korrelhoed (*Cystoderma carcharias*; figuur 15.12), zodat ze nu op de Rode Lijst staan (Arnolds & Veerkamp 2008). Vermoedelijk kunnen deze soorten geen hoog stikstofgehalte in het strooisel verdragen of worden ze door soorten verdrongen die onder die omstandigheden concurrentiekrachtiger zijn.



Figuur 2.9: De Kleine bloedsteelmycena (Mycena sanguinolenta) is een algemene strooiselafbreker in loofbossen en droge heide op mor-bodems die sterk is achteruitgegaan (foto H. Huijser).

Dikke, stikstofrijke strooisellagen leiden niet alleen tot verschuivingen in strooiselafbrekende paddenstoelen, maar ze werken ook remmend op de fructificatie van veel mycorrhizapaddenstoelen (zie § 2.3) en hebben een verarmende invloed op de kruidlaag. Een rigoureuze maatregel om de nadelige effecten van dikke strooisellagen, althans tijdelijk, tegen te gaan is het verwijderen van de strooisel- en humuslaag in verzuurde en vermeste bossen. Deze ingreep is te vergelijken met het periodiek plaggen van heidevelden, tegenwoordig een gangbare beheersvorm, maar in bossen is het veel moeilijker uitvoerbaar en kostbaarder. Daarnaast zijn de negatieve neveneffecten groot en hebben experimenten met plaggen in bossen voor de

mycoflora slechts beperkte positieve resultaten opgeleverd. Op de resultaten van deze experimenten wordt nader ingegaan in § 15.3.6.

Veel paddenstoelen in schrale graslanden komen alleen voor in ongestoorde graslanden met een oud bodemprofiel. Vermoedelijk zijn ze betrokken bij de afbraak van oude humusbestanddelen (zie voor meer details § 11.1).

Graslanden die rijk zijn aan zulke paddenstoelen staan bekend als Wasplatengraslanden en zijn landelijk sterk afgenomen en zeldzaam. Ingrepen in strooisellagen dienen in dergelijke graslanden zoveel mogelijk te worden vermeden.

Men kan de effecten van verzuring en strooiselaccumulatie in de toekomst enigszins compenseren door bij bosaanleg op leemhoudende bodems te kiezen voor bomen met relatief snel verterend strooisel met een lage C/N verhouding, zoals iep, linde en esdoorn. Hieraan zijn echter ook nadelen verbonden, zoals een sterke verarming van de ectomycorrhizaflora. Dit is nader besproken in § 2.3.3.

2.5 Houtafbrekers

2.5.1 Hout als substraat

Hout is bij grotere planten het belangrijkste materiaal dat zorgt voor de stevigheid van het organisme. Houtachtige bestanddelen bevinden zich ook in kruidachtige planten(delen) zoals bladeren en steeltjes. De opgehoopte massa ervan, strooisel, is het domein van strooiselafbrekende paddenstoelen; deze komen in § 2.4 aan bod. Bij bomen bevindt zich rondom de stam het cambium. Dit vormt naar het centrum houtvatcellen (xyleem) voor het transport van water plus nutriënten van de wortels naar de bladeren. Naar buiten toe vormt het cambium bastcellen voor het transport van water met fotosyntheseproducten van boven naar beneden. In de wanden van de cellen van het hout worden cellulose (ca. 42%), hemicellulose (20-30%) en lignine (ca. 27%) afgezet (Deacon 2005). Deze waarden variëren al naar gelang de houtsoort. Cellulose en in mindere mate hemicellulose bestaan uit lange ketens van suikerringen en zijn daardoor vezelig van structuur. Cellulose bestaat uit meestal onvertakte, suikerketens, hemicellulose uit vertakte ketens. Ze zijn overwegend in de lengterichting in het hout georiënteerd. Lignine is opgebouwd uit een ruimtelijk netwerk van aromatische ringen; het bevindt zich tussen de cellulosevezels en is meer amorf. Het resultaat – hout – is een materiaal dat qua opbouw doet denken aan gewapend beton. Het kan in lengterichting zeer veel druk verdragen en is in dwarsrichting enigszins buigzaam. Dit zijn ideale eigenschappen voor bomen en als bouw materiaal voor door mensen ontworpen constructies. Het hout dicht bij de buitenkant van de stam is nog levend; dit heet spinhout. Het hout meer naar het centrum is dood en chemisch veranderd en droger, het kernhout. Kernhout is beter dan spinhout bestand tegen schimmelaantastingen.

Hout is een behoorlijk duurzaam materiaal. Schimmels en bacteriën zijn de belangrijkste organismen die in staat zijn het hout biologisch af te breken. Dat betekent dat zij in staat zijn de enzymen te produceren die de bindingen tussen de chemische eenheden in (hemi)cellulose en lignine verbreken. Lignine is vanwege de ruimtelijke structuur en de compacte opbouw zeer moeilijk afbreekbaar. Niet alleen is lignine lastig afbreekbaar, maar het gegeven dat een groot deel van cellulose en hemicellulose beschermd wordt door lignine, maakt dat ook een groot deel van deze energierijkere

verbindingen niet gemakkelijk toegankelijk zijn. Het afbraakproces ervan duurt daardoor ook lang. Men gaat er van uit dat de afbraak van lignine zelf niet of nauwelijks energie oplevert, en dat de voordelen van lignine-afbraak of van modificatie van de lignine vooral liggen in het vergroten van de beschikbaarheid van cellulose en hemicellulose, en het toegankelijk maken van stikstof. Dieren die hout bevattende voeding kunnen verteren, leven in symbiose met schimmels of bacteriën die deze klus voor hen opknappen.

2.5.2 Houtafbraak: bruinrot, witrot, zachtrot

Houtafbraak

Bij het proces van biologische afbraak worden complexe organische stoffen tot kleine moleculen gesplitst. De energie die daarbij vrij komt, komt ten goede van – in dit geval – de schimmel. De uiteindelijke afbraakproducten zijn weer opneembaar voor groene planten. In bossen komen grote hoeveelheden dood hout beschikbaar en schimmels zijn in de praktijk verantwoordelijk voor de biologische afbraak van de grote houtvolumes. Insecten en andere kleine dieren dragen bij aan het houtverteringsproces door de verkleining van het hout, het toegankelijk maken ervan door gaten en holen te boren en ook dragen ze bij aan de verspreiding van sporen en soms van mycelia van schimmels. In bossen geldt als stelregel dat naarmate het bos minder gebruikt wordt er meer dood hout aanwezig is. De hoeveelheid dood hout bepaalt in grote lijn ook welke houtafbrekers aanwezig kunnen zijn. Veel soorten van grote volumes hout kunnen dan ook gelden als een aanwijzing voor een meer natuurlijk bos. In Nederland en de omliggende landen komt ongeveer een kwart van alle soorten macrofungi op hout voor en in bossen geldt dat ongeveer de helft van de daar levende soorten op hout groeit. Dit aandeel wordt zelfs nog groter naarmate er meer dood hout in het bos aanwezig is (Veerkamp 2005, Veerkamp in Jagers op Akkerhuis 2005).

Er zijn verschillende typen van houtrot, die gemakkelijk te herkennen zijn. De typen zijn gebaseerd op de afbraak van verschillende componenten van het hout die eerst of vooral worden afgebroken. Voor de verschillende typen van houtrot zijn verschillende groepen van schimmels verantwoordelijk.

Bruinrot

Door bruinrot aangetast hout kleurt donkerbruin, krimpt en valt daardoor uiteen in centimetergrote min of meer kubusvormige brokjes (figuur 2.10). Bruinrot ontstaat als de licht gekleurde cellulose en hemicellulose worden aangetast en afgebroken. De vezelige structuur van het hout verdwijnt en de donker gekleurde lignine blijft over. De afbraak van de min of meer pure lignine gaat vervolgens erg langzaam en niet volledig. Hierdoor komen de laatste resistente bestanddelen als humusverbindingen in het bodemprofiel terecht. Bruinrot wordt door talrijke soorten schimmels veroorzaakt. Voorbeelden: Zwavelzwam (*Laetiporus sulphureus*; zie figuur 3.5), Berkenzwam (*Piptoporus betulinus*), Roodgerande houtzwam (*Fomitopsis pinicola*), Dennenvoetzwam (*Phaeolus schweinitzii*). Slechts weinig plaatjeszwammen veroorzaken bruinrot, zoals Ongesteelde krulzoom en Zwartvoetkrulzoom (*Tapinella panuoides*, *T. atrotomentosus*). Bruinrot wordt vaker aangetroffen op naaldbomen dan op loofbomen (Ryvarden 1991).



Figuur 2.10: Witrot (links) en bruinrot (foto's P.J. Keizer)

Witrot

Door witrot aangetast hout kleurt bleek of witachtig en krijgt een zachte vezelige structuur (figuur 2.10). Door witrot aangetast hout wordt erg licht van gewicht en verliest iedere sterkte. Witrot ontstaat als de donker gekleurde lignine wordt afgebroken. Bij sommige soorten wordt lignine ongeveer even snel afgebroken als het tegelijk vrijkomende cellulose en hemicellulose (simultane lignine-afbraak); soms ligt de snelheid van lignineafbraak hoger dan dat van (hemi-)cellulose (selectieve lignine-afbraak). De hyphen van witrotschimmels scheiden lignine afbrekende enzymen af zoals laccase, daarnaast ook cellulose afbrekende enzymen. Overigens verloopt ook het proces van cellulose-afbraak bij wit- en bruinrot paddenstoelen verschillend. Witrotschimmels zijn de enige organismen waarvan bekend is dat ze lignine volledig kunnen afbreken tot CO₂. De meeste houtafbrekende soorten schimmels behoren tot de witrotters. Witrot is relatief algemener in loofhout dan in naaldhout. Tot de witrotters behoren vele soorten, waaronder houtbewonende plaatjeszwammen zoals *Helminthoglyphus* (*Mycena galericulata*), gaatjeszwammen als Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*), Korstzwammen en schimmels van diverse andere groepen zoals Ascomyceten, bijvoorbeeld het Geweizwammetje (*Xylaria hypoxylon*). Witrot komt veel vaker voor bij Basidiomyceten dan bij Ascomyceten.

Zachtrot

Zachtrot komt bij grotere paddenstoelen weinig voor, maar wel bij sommige kleine Ascomyceten. Het komt vooral onder natte omstandigheden voor. Schimmels die zachtrot veroorzaken, produceren cellulase, wat in de nabijheid van de hyphen microscopisch kleine holtes in de verhoude celwanden veroorzaakt. Dit tast de cellulose aan. Voorbeeld: Korsthoutskoolzwam (*Kretzschmaria deusta*).

2.5.3 Parasitisme en saprotrofie

Ook naar de aard van de relatie met de waardplant kunnen enkele groepen onderscheiden worden. Parasitaire schimmels leven op en uiteindelijk ten koste van levende organismen. Er wordt onderscheid gemaakt in biotrofe en necrotrofe parasieten (zie hieronder). Saprotrofe schimmels leven op dood organisch materiaal; voor dit hoofdstuk gaat het om de afbraak van hout.

Biotrofe parasieten

Biotrofe parasieten leven uitsluitend op en ten koste van het levende weefsel van organismen. Wanneer de gastheer afsterft, kan de schimmel niet verder overleven. Biotrofe parasieten komen in de wereld van de schimmels zeer veel voor; ze leven op veel verschillende organismen (inclusief mensen), vaak met sterke specialisatie op één waard. Door het negatieve effect op de gastheer treedt er wederzijds sterke selectie op (een soort wapenwedloop),

waaruit deze gastheerspecialisatie voortkomt. Andere functionele groepen (necrotrofe parasieten, strooiselafbrekers en mycorrhiza-vormende paddenstoelen) tonen over het algemeen minder specialisatie op één gastheer. Op planten zijn verschillende soorten roesten en branden van groot belang, onder meer vanwege de schade aan landbouwgewassen die ze kunnen veroorzaken. Op Jeneverbes en Meidoorn of Lijsterbes leeft de Meidoorn-jeneverbesroest (*Gymnosporangium clavariiforme*), welke op Jeneverbes opvallende hoornvormige vruchtlichamen vormt. De bomen sterven als gevolg van de aantasting niet af. Heel anders is dit bij aantastingen van iepen door de Iepziekte (*Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi*), waarbij de bomen zeer snel afsterven.

Sommige schimmelsoorten, de z.g. endofyten, leiden een sluimerend en onopvallend bestaan in de plant (boom). Op een gegeven moment, bijvoorbeeld als de plant in slechte conditie is of afgestorven is, grijpt de schimmel zijn kans en gaat groeien en fructificeren. Voorbeelden hiervan zijn diverse Zakjeszwammen. In bomen zijn het wellicht endofytenisch levende soorten die na afsterven als eerste op de boom fructificeren. In dit opzicht lijken ze op de necrotroof parasitaire schimmels. Op beuk is dikwijls kort na afsterven van de boom massaal de Stekelige korstkogelzwam (*Eutypa spinosa*) te zien, die al in de boom als endofyt aanwezig is (Heilmann-Clausen & Christensen 2000, Veerkamp 2005a). De verwante Ruwe korstkogelzwam (*Biscogniauxia nummularia*) zou een vergelijkbare leefwijze kunnen hebben. In de groep van de pyrenomyceten zijn meerdere soorten die op deze wijze leven.

Necrotrofe parasieten

Necrotrofe parasieten leven op dood weefsel van levende organismen. Na kolonisatie van hun nog levende gastheer, vergiften ze delen van, of de gehele gastheer. Daarna leven ze voort, gebruik makend van het beschikbaar gekomen dode organische materiaal. Zij zijn echter zwakke concurrenten die er niet in slagen om de dode gastheer geheel te koloniseren. In Nederland horen ca. 100 soorten paddenstoelen tot deze groep (Arnolds & van den Berg 2013). In bossen zijn de necrotroof parasitaire schimmels van groot belang, doordat (onder natuurlijke omstandigheden) de levensduur van bomen als regel door deze groep van schimmels wordt begrensd (zie ook kader 2.6). Gewoonlijk is een boom door een of andere externe oorzaak verzwakt, voordat een infectie kan plaats vinden. Dat kunnen beschadigingen van de schors zijn door spechten, insecten, takbreuk of maaimachines, een periode met ernstige droogte, et cetera. Bij een groot aanbod van oude bomen is veel substraat voor deze schimmels beschikbaar, wat zich uit in veel soorten en veel individuen. Het merendeel van de grote, meerjarige Gaatjeszwammen ("Polyporen") behoort tot deze groep (figuur 2.11).

Een aantal van deze soorten schimmels is gespecialiseerd in het aantasten van het kernhout van bomen. Kernhout heeft een hoog gehalte aan moeilijk afbreekbare stoffen zoals tannines, harsen en complexe polyfenolen. Een relatief kleine groep, "kernrot-paddenstoelen", is in staat om dit kernhout van oude bomen toch af te breken (Rayner & Boddy 1988; Stokland et al. 2012). Als het hout voor deze soort te zeer veranderd is tijdens het afbraakproces, volgen saprotrofe soorten om het verteringsproces voort te zetten. Zoals uiteen gezet is in § 3.1.5 zijn verscheidene soorten uit deze groep strikt gebonden aan oude, dikke bomen, en ze vertonen een tamelijk uitgesproken waardspecificiteit. Zie tabel 2.6. De algemenere soorten van deze groep hebben veelal een bredere waardboomkeuze.



*Figuur 2.11: Bomen in wegbermen worden vaak aangetast door zwakteparasieten als gevolg van beschadigingen van de stamvoet of het wortelstelsel. Hier de Harslakzwam (*Ganoderma resinaceum*; foto H. Huijser).*

Saprotrofen

Ruim 1000 houtbewonende soorten behoren tot de groep van de saprotrofen (Arnolds & van den Berg 2013). Zoals bij de necrotrofe parasieten, geldt ook voor houtbewonende saprotrofen dat een groot aanbod van dood hout leidt tot een groter aantal soorten en individuen.

Kader 2.6: De ene Honingzwam is de andere niet

In bossen en plantsoenen behoren Honingzwammen tot de meest algemene paddenstoelen. Massaal verschijnen ze, meestal pas laat in de herfst (begin oktober), om met de eerste vorst snel te verdwijnen. Bij een vroege vorst verschijnen ze daarna soms nog een keer. Tot in de jaren '80 van de 20^{ste} eeuw werden alle Honingzwammen die op houtige planten voorkomen tot één soort gerekend. Maar nu zijn ze opgesplitst in meerdere soorten, waarvan er 5 in Nederland voorkomen, en er drie algemeen zijn: de Echte honingzwam (*Armillaria mellea*), de Sombere honingzwam (*A. ostoyae*) en de Knolhoningzwam (*A. lutea*). Bij Echte honingzwam of Sombere honingzwam is het toekomstperspectief van aangetaste bomen slecht. De Knolhoningzwam daarentegen komt bijna alleen voor op dood hout of hooguit op door andere oorzaken verzwakte bomen.



*Figuur 2.12: Echte honingzwam (*Armillaria mellea*): in dichte bundels, stelen tot aan de basis slank, voorzien van een stevige ring, de hoed niet bezet met donkere schubjes. Komt relatief veel voor in tuinen, arboreta en plantsoen, en klei- en duinzandgronden met een neutrale tot hoge pH (foto E. Arnolds).*



Figuur 2.13: Sombere honingzwam (Armillaria ostoyae): in dichte bundels, stelen aan de basis dikker dan aan de top, met stevige ring die voorzien is van donkerbruine schubjes, de hoed bezet met zwarte schubjes. Vooral zeer algemeen in de bossen op zure zandgronden (Foto E. Arnolds).



Figuur 2.14: Knolhoningzwam (Armillaria lutea): in bundels of alleenstaand, stelen aan de basis dikker met slappe, tamelijk onopvallende ring, nog wel opvallend bij jonge paddenstoelen, met gele tot lichtbruine schubjes, de hoed bezet met lichtbruine schubjes. Overal algemeen (foto H. Huijser).

Aangetaste bomen kunnen buiten het paddenstoelenseizoen herkend worden aan witte, papierachtig aandoende 'vellen' onder de schors aan de stambasis. Dit zijn plakaten van schimmeldraden. Als een boom is aangetast door Echte of Sombere honingzwam dan zal de boom afsterven, hoewel er wel duidelijke verschillen zijn tussen boomsoorten. Eenmaal aangetaste bomen zijn niet te herstellen. Uiteraard moet de soort Honingzwam worden vastgesteld: zo kan Knolhoningzwam staan op door andere oorzaken afgestorven wortels van een overigens gezonde boom. Voor wat betreft de twee soorten die wel schade veroorzaken (de Echte en Sombere honingzwam), kan het volgende overwogen worden:

- tegengaan van verdere verbreiding van de aantasting: op stronken kan Honingzwam nog jarenlang groeien; dit leidt tot sterke ontwikkeling van rhizomorfen ondergronds, die dan versneld kunnen leiden tot sterfte van nabij staande bomen. Het volledig weghalen van de stronken van aangetaste bomen is daarom aan te bevelen;
- op plekken met waardevolle bomen (bv. arboreta) kan gedacht worden aan het ruim rondom de plek waar Honingzwam is geconstateerd ingraven van een ondoordringbare wand tot een diepte van 40 cm;
- niet direct her-inplanten van bomen. Aangezien Honingzwam ook allerlei struiken en andere planten kan aantasten, bij voorkeur gedurende enige jaren beheren als gazon (gras);
- grondbewerking stimuleert groei van rhizomorfen in de grond en verhoogt de kans op latere problemen.

Er zijn geen fungiciden bekend waarmee Honingzwam kan worden bestreden. Hittebehandeling van grond is erg duur en heeft bovendien onvoldoende dieptewerking. Het onder water zetten van grond leidt wel tot enige sterfte van rhizomorfen, maar op waterdoorlatende gronden is deze methode onvoldoende effectief, en op andere gronden is de effectiviteit onbekend. Het heeft geen zin om paddenstoelen te verwijderen: de hieruit gevormde sporen leiden maar zelden tot nieuwe infecties.

Bodemgebonden plantenpathogenen in de natuur worden wel 'verjongingsfactoren' genoemd die bijdragen aan biodiversiteit. Dat werkt als volgt. In bossen zorgen Echte en Sombere Honingzwam hier en daar voor kale plekken, waar dan verjonging kan optreden. Dit betekent dat als een door Honingzwam aangetast productiebos omgevormd wordt naar natuurlijk bos, er feitelijk niets hoeft te gebeuren: sterker nog, de aanwezigheid van Honingzwam kan dan als een voordeel gezien worden!

2.5.4 Belangrijke milieufactoren voor houtafbrekers

Microklimaat

Algemeen gesproken is een groot oppervlak aan bos met veel aanbod van dood hout gunstig voor houtafbrekers. Een belangrijke factor m.b.t. het behoud van bijzondere soorten ligt in het feit dat zulke habitats (nl. een groot aanbod aan grote houtvolumes) tegenwoordig dikwijls 'eilanden' zijn in een 'zee' van ongeschikt terrein en dat het verspreidingsvermogen van een aantal soorten, ondanks het grote aantal sporen, mogelijk een beperkende factor is (zie § 3.1.6). Een groot aaneengesloten oppervlak aan bos (met slechts kleine gaten in de kroonlaag) zorgt bovendien voor een constante en hoge luchtvochtigheid. De hoge luchtvochtigheid is gunstig voor paddenstoelen, ook voor veel houtbewoners, ondanks dat vermolmd hout goed vocht vasthoudt en er bij het proces van houtafbraak water vrijkomt. Er is echter ook een groep van soorten die aangepast zijn aan hout op open, droge standplaatsen, denk aan houtresten op kapvlakten. Voorbeelden: Vermiljoenhoutzwam (*Pycnoporus cinnabarinus*), Ruig elfenbankje (*Trametes hirsuta*), Waaiertje (*Schizophyllum commune*) op loofhout en Geelbruine plaatjeshoutzwam (*Gloeophyllum sepiarium*) op naaldhout.

Boomsoort

Er bestaat bij houtpaddenstoelen een enorme variatie in waardspecificiteit: van op één geslacht van bomen (eiken, wilgen, etc.) gespecialiseerde soorten tot soorten met een breed waardspectrum. Er is een duidelijk onderscheid tussen naaldhout- en loofhout-bewonende soorten. Dit heeft te maken met de aanvankelijke aanwezigheid van hars en andere verbindingen (met schimmelwerende eigenschappen), anatomische verschillen tussen loof- en naaldhout, de andere opbouw van lignine en het lagere gehalte aan stikstof in naaldhout. Het lijkt er overigens op dat bij grotere stikstofdepositie algemene soorten van loofhout ook op naaldhout verschijnen, resp. hierop algemener worden, ten koste van de echte naaldhoutspecialisten (Veerkamp et al. 1997). De verklaring zou kunnen zijn dat de echte naaldhoutspecialisten aangepast zijn aan zeer lage stikstofbeschikbaarheid in het hout. Deze verklaring is echter experimenteel nog niet getoetst. Bij een hoger stikstofaanbod lijkt de specifieke niche voor deze soorten verdwenen en de groeiplaats beschikbaar voor een breder scala aan minder specialistische soorten. Voorbeelden van afgenomen naaldhout bewonende soorten: Goudvinkzwam (*Pholiota astragalina*), Sparrenbundelzwam (*Ph. spumosa*), Ongesteelde Krulzoom (*Tapinella panuoides*), en op naaldhout toegenomen

generalisten: Grijszwaam (*Bjerkandera adusta*), Waaiertje (*Schizophyllum commune*) en Helmmycena (*Mycena galericulata*).

Houtvolume

Voorts zien we een differentiatie van soorten naar voorkeur voor het formaat van het substraat: soorten die bij voorkeur op dunne takken groeien en andere die bij voorkeur op dikke houtstukken groeien. Voorbeelden van de eerste groep: Dennenschelpzwam (*Panellus mitis*) op takken van naaldbomen, Egelzwammetje (*Phaeomarasmium erinaceus*) op wilgentakken, Twijgkorstzwam (*Stereum ochraceoflavum*) op diverse loofhouttwijgen. Veel meer soorten echter prefereren dikke houtstukken.

Bodem

Een interessant verschijnsel is dat het bodemtype van belang lijkt te zijn bij het voorkomen van soorten houtzwammen. Sommige soorten groeien op dezelfde houtsoort in gebieden op rijke bodem wel en op arme bodem niet. Een voorbeeld hiervan is de Langsporige korstvuurzwam (*Fuscoporia ferrea*) die op eikentakken groeit, maar overwegend in gebieden met rijkere bodem. De oorzaak van dit verschijnsel is nog niet bekend.

Ecologische interacties

Enkele soorten houtzwammen lijken een speciale relatie tot elkaar te hebben, die eruit bestaat dat sommige soorten alleen kunnen groeien op hout dat is 'voorbewerkt' door andere soorten. Een voorbeeld is het Geelgerand elfenbankje (*Antrodiella serpula*), die alleen op hout groeit waar ook, eventueel eerder, een Weerschijnzwam (*Mensularia*) heeft gegroeid. Op Els is dat de Elzenweerschijnzwam (*Mensularia radiata*; figuur 14.6), op beuk de Beukenweerschijnzwam (*Mensularia nodulosa*). Jahn (1990) noemt verdere voorbeelden. In een aantal gevallen is aangetoond dat hier sprake is van parasitisme, bijvoorbeeld het Fopelfenbankje (*Lenzites betulinus*) dat samengroeit met elfenbankjes (*Trametes*).

Een ander aspect is dat houtzwammen het leefgebied vormen van veel soorten insecten en andere ongewervelden. Het gaat hier om honderden soorten, waaronder heel specialistische relaties van een soort insect dat op één soort zwam gespecialiseerd is (Komonen 2001). Aldus draagt de aanwezigheid van houtzwammen bij aan de biodiversiteit van het gebied.

Successie

Bij de vertering van dood hout valt een karakteristieke opvolging van paddenstoelensoorten te zien (o.a. Jahn 1990; Veerkamp 2005a; Stokland et al. 2012). Deze successie verloopt verschillend, al naar gelang de positie van het hout (staand, liggend) en de betrokken boomsoort. Op staand dood hout zijn minder vruchtlichamen en doorgaans ook minder soorten houtpaddenstoelen te zien. Staande dode bomen drogen sterker uit dan op de grond liggende stammen, evenals aan de boom zittende dode takken, bijvoorbeeld bij eiken. Daardoor zijn deze minder geschikt als groeiplaats voor de meeste soorten. Vooral van staande dode eiken op open standplaatsen kan het kernhout lang weerstand tegen vertering bieden. Toch zijn er enkele kleine soorten paddenstoelen die juist op dergelijke standplaatsen te vinden zijn, zoals enkele soorten Wasbekertjes (*Orbilina*) en de Vlekkige korstkogelzwam (*Nemania confluens*). Liggend dood hout verteert sneller, vooral als de vochtcondities gunstig zijn. Hout dat verzadigd is met water doordat het in of onder water ligt, verteert vrijwel niet. De zuurstofloze omstandigheden verhinderen schimmelgroei.

Als een boom sterft, worden eerst de gemakkelijk opneembare bestanddelen zoals suikers en eiwitten door bacteriën en snel groeiende (micro) fungi afgebroken. Vervolgens worden bij de vertering van het dode hout vaak drie fasen onderscheiden: 1. de beginfase, wanneer het hout nog hard en nauwelijks aangetast is, 2. de optimale fase waarbij het hout duidelijk zachter is en de grootste soortenvariatie aanwezig is en 3. de eindfase wanneer het hout voor een groot deel verteerd en helemaal zacht is (een mes kan er gemakkelijk in worden gestoken). Die stadia verschillen in de dichtheid van het hout. Elke fase kent – ook weer afhankelijk van boomsoort en standplaatsomstandigheden – karakteristieke soorten paddenstoelen. In het laatste stadium worden ook grondbewonende soorten waargenomen.

De afbraak begint vaak met de houtrot door een necrotrofe parasiet. Bij andere doodsoorzaken van de boom, kunnen de reeds aanwezige endofytische schimmels actief worden. Spoedig daarna vestigen zich op het dode maar nog harde hout algemene soorten zoals Waaiertje (*Schizophyllum commune*), Gele korstzwam (*Stereum hirsutum*), op takken van eik de Eikenkorstzwam (*Peniophora quercina*; ook endofytisch?), op twijgen van naaldbomen de Dennenschelpzwam (*Panellus mitis*).

In de daarop volgende fase treden de bekende houtrotpaddenstoelen in grote aantallen en in vele soorten op de voorgrond, zoals Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*), Grijze gaatjeszwam (*Bjerkandera adusta*), Gele korstzwam (*Stereum hirsutum*), Waaierkorstzwam (*S. subtomentosum*), en vele andere, terwijl de vruchtlichamen van de necrotrofe soorten aanwezig blijven. In deze fase verschijnen ook al de zeer actieve houtverteerders onder de plaatjeszwammen, zoals Gewone zwavelkop (*Hypholoma fasciculare*), Witsteelfranjehoed (*Psathyrella piluliformis*), Stobbezammetje (*Kuehneromyces mutabilis*).

In de laatste fase van de vertering overwegen de plaatjeszwammen, met soorten als Gewone hertenzwam (*Pluteus cervinus*) en een aantal Mycena-soorten. In de tweede en derde fase spelen, zij het minder opvallend, een groot aantal korstvormige basidiomyceten, waaronder ook heterobasidiomyceten een belangrijke rol. De vruchtlichamen van deze soorten zitten dikwijls aan de onderzijde van de op de grond liggende stammen en takken, of achter de deels losgelaten schors. Op deze plaatsen zijn de voor uitdrogen kwetsbare vruchtlichamen beter beschermd.



Figuur 2.15: De Pronkhertenzwam (*Pluteus umbrosus*) verschijnt laat in de successie op vochtig hout van loofbomen en is een indicator voor bossen rijk aan paddenstoelen van groot dood hout (foto H. Huijser).

Snelheid van vertering

De vertering van een boomstam kan zeer langzaam verlopen (vele tientallen jaren) tot relatief snel (binnen enkele, bijv. 5 – 7 jaren). Zeer langzaam verteren rechtopstaande, dode dennenstammen in veen of op een andere open standplaats. Het andere uiterste is te vinden in moerasbossen. Hier worden boven en op de bodem liggende stammen van zacht hout, zoals Els, Wilg en Berk binnen weinige jaren volledig verteerd. De vertering kan zo snel gaan dat de wat resistentere schors als een holle koker in het bos achterblijft. Dikke beuken in min of meer natuurlijk Oost-Europees bos kunnen in ca. 20 – 30 jaar verteerd zijn.

Als regel duurt de vertering van dik hout langer dan van dunner hout, gaat de vertering sneller bij vochtig hout dan bij droge of doorweekte boomstammen, en verteren zachte houtsoorten zoals Populier en Wilg sneller dan hardere houtsoorten als Beuk of Eik. Hout van naaldbomen verteert niet opvallend sneller of langzamer dan dat van loofbomen. Het kernhout van dode, deels verteerde Grove dennen die nog boven de grond hangen, kan wel opvallend langzaam verteren. Grotere houtafbrekende paddenstoelen laten het afweten; slechts enkele korstvormige soorten zijn er te vinden.

Bij de vertering van (dikke) bomen zijn niet alleen veel soorten paddenstoelen betrokken, maar ook meerdere individuen van één soort. Net als dieren zijn paddenstoelen territoriaal. Voor houtzwammen is dit begrijpelijk, want de enzymen voor houtafbraak worden in het substraat uitgescheiden. Van deze enzymen zouden dan ook andere soorten kunnen profiteren, tenzij de schimmel zijn territorium kan beschermen tegen binnendringers. Dat gebeurt doordat schimmels, in interactie met elkaar, stoffen uitscheiden waarmee ze het ingenomen gebied afsluiten met een voor schimmeldraden ondoordringbare zone (te zien als zwarte 'demarcatielijnen', zie figuur 2.16). In doorgebroken of doorgezaagde stammen zijn de door de diverse schimmelindividuen ingenomen gebiedjes in de boomstam te zien aan het patroon van demarcatielijnen. Op deze manier is het mogelijk om een beeld te krijgen van de territoria van houtafbrekende paddenstoelen. Het is aannemelijk dat necrotrofen vaak grote territoria hebben. Wanneer een gezonde boom geveld wordt en kolonisatie van het zaagvlak door sporen uit de lucht plaatsvindt, zijn de territoria juist klein.

In drukbevolkte boomstammen zijn de territoria soms niet groter dan 20–30 cm³ en deze kleine schimmelindividuen lijken dan niet tot fructificatie te komen (Keizer, n.p.). Doordat in de demarcatiezones de houtafbrekende enzymen worden geïmmobiliseerd of gedeactiveerd, verloopt houtafbraak langzamer als een stuk hout door meer soorten of meer individuen van één soort gekoloniseerd is (Fukami et al. 2010). Een mogelijk effect van een sterke compartimentatie van hout door verschillende soorten is dat hierdoor microhabitats ontstaan voor insecten, vooral wanneer deze gespecialiseerd zijn op of voordeel ondervinden van deze demarcatiezones (figuur 2.16). Naast deze concurrentie vinden we in hout ook parasitaire en mutualistische relaties tussen houtschimmels die effect kunnen hebben op de afbraaksnelheid (Stokland et al. 2012).



Figuur 2.16: De territoria van houtafbreekende paddenstoelen zijn in het hout soms zichtbaar als donkere 'demarcatiezones' (foto W. Ozinga).

'Oerbos' als referentie

Echt oerbos – waar geen enkele menselijke invloed heeft gespeeld – komt in West-Europa niet voor. Zelfs bos waarin zeer oude bomen groeien, komt in Nederland amper voor. In Nederland zijn oudere bomen eerder in parken en landgoederen te vinden (zie verder bij § 2.5.5). In de ons omringende landen (o.a. Duitsland) bestaan nog wel enkele kleine oppervlaktes van zeer oud bos met ook zeer oude bomen. Maar deze oude bossen zijn, ondanks hun naam als Urwald, vaak langere tijd door de mens beheerd waardoor de soortensamenstelling (talrijke aanwezigheid van eik, relatieve schaarste aan beuk) en leeftijdsopbouw afwijken van hetgeen in een echt oerbos verwacht mag worden. Bomen, vooral eiken, uit deze bossen hebben een leeftijd en omvang die bij ons niet voorkomen.

In Duitse oude beukenbossen is vastgesteld dat er meer dan 45 m³/ha dood hout aanwezig kan zijn, dat zou ongeveer 10% van het totaal levende hout zijn. Jaarlijks komt er ongeveer 1,4 m³ bij. Een beukenstam is hier in ca. 40 jaar volledig afgebroken. In oude beukenbossen is gewoonlijk de belangrijkste doodsoorzaak van de bomen en tegelijk de belangrijkste houtverteerder de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*; zie figuur 2.17). Deze groeit in grote aantallen en met grote exemplaren op de staande en vervolgens liggende boomstammen. Een van de grootste oude beukenbossen niet al te ver van Nederland is het Zoniënwoud nabij Brussel. In Nederland zijn grote, meer dan 200 jaar oude beukenbomen aanwezig in enkele parkbossen nabij Utrecht (Amelisweerd, Wulperhorst). In de Veluwe beukenbossen worden de beuken minder dik, en er is dan ook minder dik dood hout beschikbaar, wat met de minder vruchtbare bodem te maken heeft.



Figuur 2.17: De Echte tonderzwam (Fomes fomentarius) is de belangrijkste necrotrofe parasiet op beuken (foto P.J. Keizer).

2.5.5 Houtafbrekers en natuurbeheer

Het effect van beheer op de soortendiversiteit van houtbewonende Gaatjeszwammen en Korstzwammen is in Scandinavische naaldbossen en gemengde bossen gedetailleerd onderzocht (o.a. Bader et al. 1995, Berglund 2005, Heilmann-Clausen et al. 2005, Junninen 2007, Junninen & Komonen 2011a,b, Stokland et al. 2012). Verder heeft Nitare (2000) voor Zweden een lijst gepubliceerd met indicatorsoorten die kenmerkend zijn voor oude ongestoorde bossen. Op basis van deze onderzoeken kunnen de volgende vuistregels geformuleerd worden:

- Na plotselinge grootschalige verstoringen waarbij veel vers dood hout beschikbaar komt (storm, vuur, restanten na houtkap), waren de grootste aantallen soorten aanwezig. Zeldzame en bedreigde soorten waren echter zo goed als afwezig;
- Het aantal bedreigde soorten is lager naarmate het gebruik van het bos intensiever is; in intensief gebruikt bos ontbreken deze soorten geheel;
- Houtoogst ('logging') resulteert in een groter verlies aan soortendiversiteit bij deze groep paddenstoelen dan andere verstoringen in het bos zoals bosbrand;
- Het beschermen van kleine (< 1 ha) bospercelen die op grond van variatie in abiotiek zijn geselecteerd (praktijk in Finland), draagt niet substantieel bij aan de bescherming van bedreigde soorten;
- Liggend dik dood hout (> 30 cm diameter) bevat meer soorten dan alle andere categorieën van dood hout en diverse soorten zijn gebonden aan groot dood hout (zie tabel 2.3);
- De hoeveelheid dood hout in een perceel is de belangrijkste variabele die de soortenrijkdom bepaalt. Voor het voorkomen van bijzondere en bedreigde soorten is 20 – 40 m³ dood hout per ha vereist;
- Bij een oppervlak ongestoord bos van minimaal 20–30 ha is het gros van de potentiële soorten aanwezig. Zo'n relatief groot oppervlak is nodig omdat een individuele boomstam met een (bijzondere) soort maar een beperkt aantal jaren als habitat geschikt blijft en daarna zover verteerd is dat de schimmel geen substraat meer ter beschikking

- heeft. In de nabijheid moeten dan wel voldoende nieuwe geschikte boomstammen beschikbaar zijn voor nieuwe kolonisatie;
- De ontwikkelingstijd voor een evenwichtig systeem (voor gaatjeszwammen in Scandinavische bossen) wordt geschat op 100 – 150 jaar;
 - Concentraties van oud-bos indicatorsoorten in een klein gebied zijn mogelijk relicten met een grote uitsterfkans;
 - De soortendiversiteit van houtbewonende paddenstoelen is groter bij aanwezigheid van dood hout van meer soorten bomen;
 - Oerbos-indicatorsoorten groeien overwegend op stammen van groot formaat met een gevorderd rottingsstadium.

Het lijkt dat deze conclusies (*mutatis mutandis*) ook voor de Nederlandse situatie toepasbaar zijn. Het effect van beheer of gebruik van bossen op deze groep van schimmels is evident: de aanwezigheid van oude en dikke bomen bevordert de aanwezigheid van soorten die daarop zijn aangewezen. Omgekeerd onttrekt men door het weghalen van hout uit het bos een groot aantal houtbewoners een groeiplaats. Productiebos is daarom arm aan soorten die het van dik hout moeten hebben. Op boomstronken en dunne takresten groeien weliswaar houtafbrekende paddenstoelen maar het gaat hier doorgaans om algemene, niet bedreigde soorten, terwijl de (meer kritische) aan dikke stammen gebonden soorten ontbreken.

De maatregel om groot-hout bewonende soorten te bevorderen is in wezen eenvoudig: een stuk bos van voldoende omvang lange tijd zich ongestoord laten ontwikkelen. In de praktijk is dit blijkbaar een moeilijke zaak. Het is opvallend dat zowel in Nederland als in de ons omringende landen, zelfs in landen met een groot oppervlak aan bos, het aantal natuurlijke, ongestoorde en beschermde natuurlijke bossen (bosreservaten) erg klein is. Bijgevolg zijn de paddenstoelen die aan de oudste bomen zijn gebonden ook in Europees verband erg zeldzaam. In Nederland zijn sinds 1985 een 38-tal bosreservaten ingesteld, waar geen enkel beheer meer plaatsvindt. De ontwikkeling van de paddenstoelen in deze gebieden is beschreven door Veerkamp (1992, 2005). Uit het onderzoek in deze bosreservaten blijkt dat deze mycologisch zeer belangrijk zijn (ca. de helft van het totale aantal uit Nederland bekende soorten is er gevonden) en dat de proportie van houtafbrekende soorten toeneemt met de leeftijd. In Duitsland zijn al eerder, o.a. in 1970 zulke reservaten (Bannwälder) opgericht en ook mycologisch onderzocht (Bücking et al. 2001).

Landgoederen en parkbossen en in mindere mate ook met bomen beplante bermen zijn in Nederland de gebieden waar de meeste oude bomen zijn te vinden, en dientengevolge ook de meeste paddenstoelen die op oude bomen groeien (Keizer 2003). De oude bomen vervullen er een esthetische, monumentale functie, maar ze kunnen tevens een refugium vormen voor de typische 'groot-hout houtzwammen'. Grote bomen raken in bermen en parken dikwijls vroegtijdig geïnfecteerd met (necrotroof) parasitaire houtzwammen doordat de schors aan de stambasis wordt beschadigd door maaimachines en door (fout) parkerende auto's. De schors van de boom vormt de belangrijkste bescherming tegen via sporen verspreidende necrotrofe parasieten. Dikwijls is te zien hoe vruchtlichamen van zulke soorten, bijvoorbeeld de Dikrandtonderzwam (*Ganoderma adspersum*), op de plaats van de beschadiging verschijnen. Bij het beheer van oude bomen in deze gebieden is het de kunst om een evenwicht te vinden tussen het behoud van waardevolle bomen met soms bijzondere houtzwammen en het zorgen voor voldoende veiligheid voor passanten en goederen. Zie verder § 17.3.

Het in het bos achterlaten van dikke dode bomen vormt een eenvoudige maatregel om hierop aangewezen paddenstoelen te stimuleren. Toch gebeurt het soms nog dat in parkbossen alle boomstammen worden verwijderd, met als argument dat dit er mooier uitziet of zonder duidelijke argumentatie. Eventueel achtergebleven boomstammen worden ook wel in korte stukken gezaagd. Deze maatregel ontnemt paddenstoelensorten die afhankelijk zijn van grote houtvolumes de mogelijkheid zich te ontwikkelen.

Tabel 2.6: Voorbeelden van paddenstoelen op oude bomen. Groen: in Nederland aanwezig; rood: niet of niet recent in Nederland gevonden.

Eik	Beuk	Overig loofbomen	Naaldbomen
Spoelvoetcollybia (<i>Gymnopus fusipes</i>)	Verkleurende poria (<i>Ceriporiopsis gilvescens</i>)	Essenzwam (<i>Perenniporia fraxinea</i>)	Koraalstekelzwam (<i>Hericium flagellum</i>)
Biefstukzwam (<i>Fistulina hepatica</i> , figuur 2.18)	<i>Gelatoporia pannocincta</i>	Iepenbuisjeszwam (<i>Rigidoporus ulmarius</i>)	Dennenvuurzwam (<i>Porodaedalea pini</i>)
Eikenweerschijnzwam (<i>Pseudoinonotus dryadeus</i> , Fig. 2.18)	Gelobde pruikzwam (<i>Hericium cirrhatum</i>)	<i>Haploporus odoratus</i>	Roze sparrenhoutzwam (<i>Fomitopsis rosea</i>)
Eikenvuurzwam (<i>Fomitiporia robusta</i>)	Waslakzwam (<i>Ganoderma cupreolaccatum</i>)		
<i>Buglossoporus quercinus</i>	Kammetjesstekelzwam (<i>Hericium coralloides</i>)		
<i>Hapalopilus croceus</i>	Pruikzwam (<i>Hericium erinaceus</i>)		
Mozaïekzwam (<i>Xylobolus frustulatus</i>)			



Figuur 2.18: Twee paddenstoelensorten die kenmerkend zijn voor oude eiken. Links de Biefstukzwam (*Fistulina hepatica*); rechts de Eikenweerschijnzwam (*Pseudoinonotus dryadeus*) (foto's P.J. Keizer).

3 Algemene knelpunten en maatregelen

3.1 Algemene knelpunten

Dit hoofdstuk biedt een overzicht van knelpunten die van toepassing zijn op een brede set natuurtypen. Bij de bespreking van de individuele natuurtypen worden deze algemene knelpunten slechts kort besproken om tekstherhaling zoveel mogelijk te voorkomen. Tabel 3.1 bevat een overzicht van het effect van de belangrijkste knelpunten per natuurtype. Het gaat hierbij om een globale indicatie op basis van bestaande literatuur (Kuyper & Arnolds 1996; Arnolds & Kuyper 1996; Senn-Irlet et al. 2007; Arnolds & Veerkamp 2008) en de bevindingen in hoofdstuk 5-19. Vermesting onder invloed van de hoge stikstofdepositie is de belangrijkste bedreiging voor veel paddenstoelen.

Tabel 3.1: Indicatie van het effect van de drie belangrijkste knelpunten op paddenstoelen per natuurtype: - -: sterk negatief; - : negatief; 0: geen of slechts een gering effect.

Natuurtype	Vermesting	Verzuring	Verdroging
N05 - Moerassen en rietlanden	-	-	--
N06 - Voedselarme venen en vochtige heiden	--	-	--
N07 - Droge heiden en stuifzanden	--	-	0
N08 - Duinen	-	-	0/-
N09 - Schorren of kwelders	0	0	0
N10 - Vochtige en natte schraalgraslanden	--	--	--
N11 - Droge schraalgraslanden	--	--	0
N12 - Rijke graslanden en akkers	0	0	0
N14 - Vochtige bossen	--	-	--
N15 - Droge bossen	--	-	0
N16 - Bossen met productiefunctie (naaldbos)	--	-	0
N17 - Cultuurhistorische bossen	-	-	0
L01 - Lanen (kleine landschapselementen)	--	0/-	-

3.1.1 Stikstofdepositie en strooiselophoping

De hoge stikstofdepositie in grote delen van Noordwest Europa wordt gezien als één van de belangrijkste knelpunten voor veel ecosystemen (Bobbink et al. 1998; Bobbink et al. 2010). Voor paddenstoelen is de hoge stikstofdepositie de belangrijkste oorzaak voor de waargenomen veranderingen in het voorkomen van soorten in Noordwest Europa (Arnolds

1991; Termorshuizen & Schaffers 1991; Lilleskov et al. 2001; Cox et al. 2010, Kjølner et al. 2012; Kuyper 2013). Dit geldt met name voor ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen. In deze paragraaf wordt daarom eerst uitgebreid ingegaan op het effect op mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Het effect op strooiselafbrekers en houtafbrekers wordt beknopter besproken.

Effect op mycorrhiza-vormende paddenstoelen

Met name in beheertypen die kenmerkend zijn voor voedselarme bodems is een groot deel van de mycorrhiza-vormende paddenstoelen in de twintigste eeuw sterk achteruitgegaan (Arnolds & Veerkamp 2008). Binnen Nederland is de achteruitgang van vruchtlichamen het grootst in gebieden met een hoge stikstofdepositie, zoals Noord-Brabant en de Achterhoek (Arnolds 1988, 1991; Nauta & Vellinga 1995). In veel buitenlandse studies wordt na de kroonsluiting weliswaar een lichte afname waargenomen van het aantal soorten mycorrhizapaddenstoelen, maar de in Nederland waargenomen achteruitgang is veel sterker. Bovendien komen veel soorten die in Nederland grotendeels uit middeloude bossen zijn verdwenen in gebieden in het buitenland met een lagere stikstofbelasting nog wel in oudere bossen voor (Kalamees & Silver 1988; Hintikka 1988; Rydin et al. 1997; Humphrey et al. 2000; Tedersoo et al. 2006). In Nederland is het voorkomen van veel bedreigde soorten nu grotendeels beperkt tot lanen en wegbermen met oude bomen (Keizer 1993; § 19.7) en schrale randen langs oude bospaden (Ozinga & Arnolds 2003). De overeenkomst tussen deze standplaatsen is de geringe ophoping van strooisel en de vaak iets betere basenverzadiging van de bodem.

In Europa zijn diverse bemestingsexperimenten uitgevoerd (Ohenoja 1988; Kuyper 1989; Rühling & Tyler 1991; Termorshuizen 1993; de Vries & Kuyper 1994; Wiklund et al. 1995; Boxman et al. 1998; Brandrud & Timmermann 1998; Jonsson et al. 2000). De meeste mycorrhizapaddenstoelen reageren op een verhoogde beschikbaarheid van stikstof in de bodem door een sterk verminderde productie van vruchtlichamen. Veel kritische soortgroepen verdwijnen zelfs geheel zoals Stekelzwammen, Gordijnzwammen en Ridderzwammen (tabel 3.2). Slechts enkele soorten zijn relatief ongevoelig voor stikstofbemesting (tabel 3.3).

Tabel 3.2: Enkele paddenstoelengeslachten met een grote gevoeligheid voor een hoge stikstofbeschikbaarheid in de bodem.

N-gevoelige mycorrhizavormers	
<i>Bankera</i>	Stekelzwam p.p.
<i>Cantharellus</i>	Cantharel
<i>Cortinarius</i>	Gordijnzwam
<i>Hydnellum</i>	Stekelzwam p.p.
<i>Hydnum</i>	Stekelzwam p.p.
<i>Sarcodon</i>	Stekelzwam p.p.
<i>Suillus</i>	Boleet p.p.
<i>Tricholoma</i>	Ridderzwam
N-gevoelige strooiselafbrekers	
<i>Entoloma p.p.</i>	Satijnzwam
<i>Camarophyllopsis</i>	Wasplaat p.p.
<i>Clavaria</i>	Knotszwam p.p.
<i>Clavulinopsis</i>	Knotszwam p.p.
<i>Hygrocybe</i>	Wasplaat p.p.
<i>Geoglossum</i>	Aardtong p.p.
<i>Ramariopsis</i>	Koraaltje



Figuur 3.1: De Armbandgordijnzwam (*Cortinarius armillatus*) is een voorbeeld van een mycorrhiza-vormer met een zeer hoge gevoeligheid voor vermessing. Deze partner van berken was voor 1950 vrij algemeen in het zandlandschap, maar is daarna zeer sterk achteruitgegaan (Foto H. Huijser).

Tabel 3.3: Enkele paddenstoelensorten van bossen die ongevoelig zijn voor een hoge stikstofbeschikbaarheid.

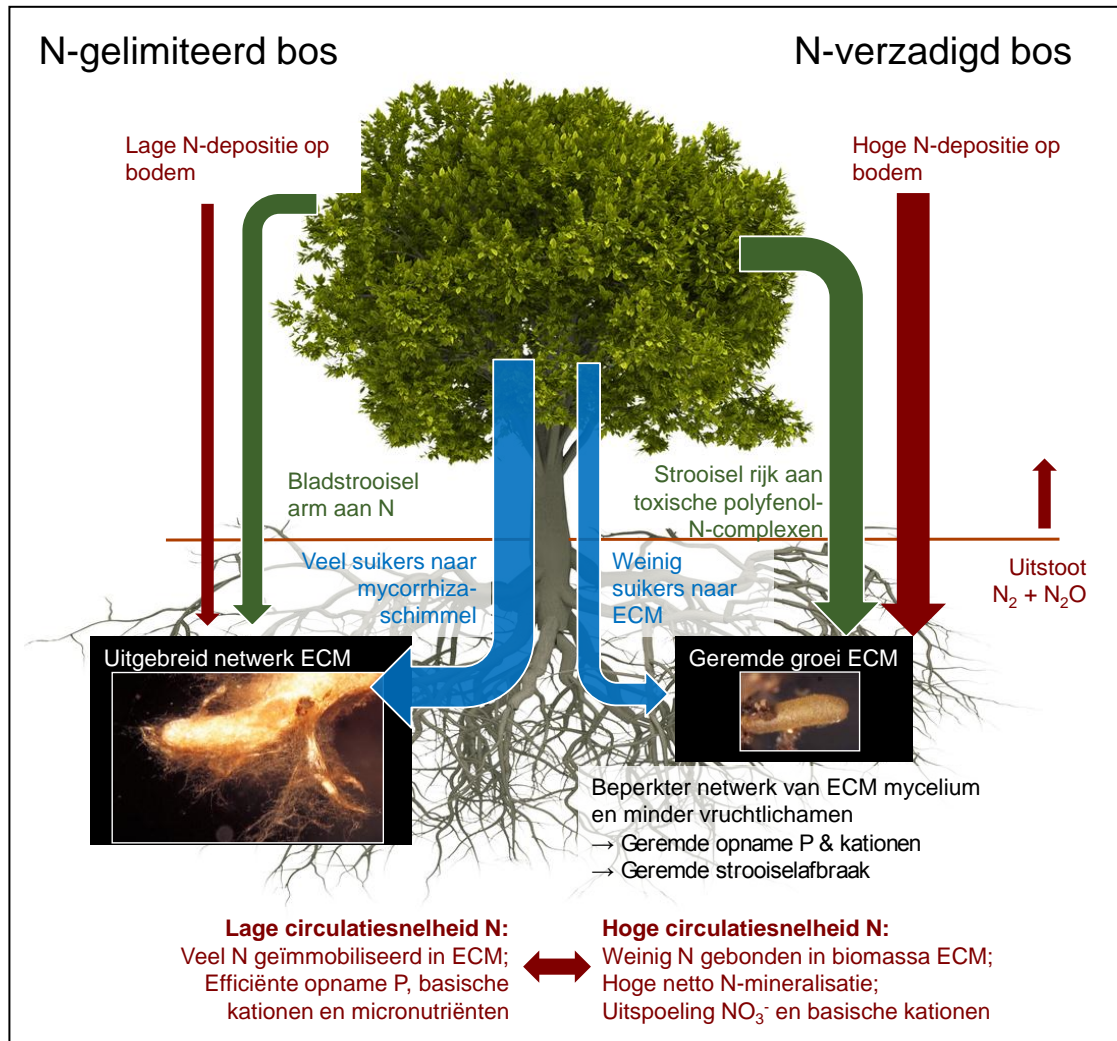
Mycorrhizavormers (N-tolerant)	
<i>Amanita rubescens</i>	Parelamaniet
<i>Amanita muscaria</i>	Vliegenzwam
<i>Amphinema byssoides</i>	Harige vlieszwam
<i>Cenococcum geophilum</i>	Zwarte peperkorrelzwam
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	Radijsvaalhoed
<i>Hebeloma mesophaeum</i>	Tweekleurige vaalhoed
<i>Laccaria bicolor</i>	Tweekleurige fopzwam
<i>Laccaria laccata</i>	Gewone fopzwam
<i>Lactarius hepaticus</i>	Levermelkzwam
<i>Lactarius necator</i>	Zwartgroene melkzwam
<i>Lactarius subdulcis</i>	Bitterzoete melkzwam
<i>Lactarius tabidus</i>	Rimpelende melkzwam
<i>Paxillus involutus</i>	Gewone krulzoom
<i>Russula amoenolens</i>	Scherpe kamrussula
<i>Russula ochroleuca</i>	Geelwitte russula
<i>Russula parazurea</i>	Berijpte russula
<i>Scleroderma citrinum</i>	Gele aardappelbovist
<i>Scleroderma verrucosum</i>	Wortelende aardappelbovist
<i>Thelephora terrestris</i>	Gewone franjezwam
<i>Xerocomus badius</i>	Kastanjeboleet
Strooiselafbrekers (N-tolerant of N-minnend)	
<i>Agaricus silvaticus</i>	Schubbige boschampignon
<i>Chlorophyllum olivieri</i>	Sombere knolparasolzwam
<i>Clitocybe clavipes</i>	Knotsvoettrechterzwam
<i>Clitocybe ditopa</i>	Kleinsporige trechterzwam
<i>Clitocybe fragrans</i>	Slanke anijstrectherzwam
<i>Clitocybe marginella</i>	Bleekrandtrechterzwam
<i>Clitocybe metachroa</i>	Tweekleurige trechterzwam
<i>Clitocybe nebularis</i>	Nevelzwam
<i>Gymnopus confluens</i>	Bundelcollybia
<i>Gymnopus dryophilus</i>	Gewoon eikenbladzwammetje
<i>Lepista flaccida</i>	Roodbruine schijnridderzwam
<i>Lepista nuda</i>	Paarse schijnridderzwam
<i>Lycoperdon nigrescens</i>	Zwartwordende stuifzwam
<i>Lycoperdon perlatum</i>	Parelstuifzwam
<i>Mycena amicta</i>	Donzige mycena
<i>Mycena galopus</i>	Melksteelmycena
<i>Phallus impudicus</i>	Grote stinkzwam

De eerste jaren na bemesting wordt de ondergrondse soortenrijkdom aan mycorrhizaschimmels minder sterk beïnvloed dan de bovengrondse soortenrijkdom aan vruchtlichamen (Kårén & Nylund 1997; Brandrud & Timmerman 1998; Wallenda & Kottke 1998; Jonsson et al. 2000). Toch zijn er na enige tijd ook ondergronds duidelijke veranderingen waar te nemen (o.a. Cox et al. 2010). Bovengrondse veranderingen in het voorkomen van paddenstoelen kunnen dus gebruikt worden als een 'early warning' voor ondergrondse veranderingen. Uit moleculair onderzoek in grovedennenbossen bleek dat in dikke stikstofrijke strooisel- en humuslagen de diversiteit aan mycelia van mycorrhizaschimmels net zo beperkt was als de bovengrondse diversiteit van mycorrhizapaddenstoelen (Smit et al. 2003).

Het negatieve effect van een hoge stikstofdepositie op mycorrhiza-vormende paddenstoelen kan via twee routes verklaard worden: via de boom en via de bodem. Een sterk geschematiseerd overzicht van de processen wordt gegeven in figuur 3.2. Bij een hoge stikstofbeschikbaarheid worden er door de boom minder suikers aan de schimmelpartner geleverd (blauwe pijl in figuur 3.2) zodat er minder energie beschikbaar is voor de vorming van vruchtlichamen en voor de vorming van een uitgebreid netwerk van schimmeldraden (Wallenda & Kottke 1998; Högberg et al. 2003; Högberg et al. 2011). Belangrijker nog zijn waarschijnlijk de effecten via de bodem. Door de N-depositie neemt de beschikbaarheid van anorganische stikstof in de bodem toe (rode pijl in figuur 3.2) en dit heeft een remmend effect op de groei van de meeste mycorrhiza-vormende schimmels. Dit remmende effect kan zowel via ammonium als via nitraat plaatsvinden, maar in het algemeen heeft ammonium een duidelijk negatiever effect (Nygren 2008).

Daarnaast vinden er veranderingen plaats van de chemische samenstelling van het strooisel van boombladeren en grassen (groene pijl in figuur 3.2). De hoge stikstofbeschikbaarheid leidt in plantensoorten met ligninerijk strooisel, zoals Groveden, Zomereik, Beuk en Bochtige smele, tot de vorming van slecht afbreekbare en toxische polyfenol-stikstofcomplexen. Deze stoffen hebben een sterk remmende werking op de groei van veel mycorrhiza-vormende paddenstoelen (Ozinga 1993; Baar et al. 1994). Strooiselextracten van Bochtige smele uit Nederland, met een hoog gehalte aan stikstof en polyfenol-stikstofcomplexen, bleken bovendien een sterker remmend effect te hebben dan strooiselextracten uit Zweden. Dit impliceert dat het niet zozeer het strooisel zelf is dat het negatieve effect veroorzaakt, maar vooral de interactie met stikstof. Deze interpretatie wordt ondersteund door diverse studies die een neutraal tot positief effect melden van het toevoegen van strooisel op de diversiteit van mycorrhiza-vormende schimmels in gebieden die niet stikstofverzadigd zijn (Read & Perez-Moreno 2003; Sayer 2006; Aucina et al. 2007). Onder invloed van een hoge beschikbaarheid van stikstof (anorganische stikstof en polyfenol-stikstofcomplexen) worden vooral soorten geremd waarbij vanuit de mantel een uitgebreid netwerk van schimmeldraden de bodem in groeit.

Door de sterke reductie van de biomassa van het mycelium en de vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels wordt minder N in het schimmelweefsel vastgelegd zodat het aanbod aan minerale stikstof in de bodem verder toeneemt. Deze verschuiving heeft mogelijk een sterke invloed op het functioneren van het boscysteem (zie kader 3.1).



Figuur 3.2: Schematisch overzicht van het effect van stikstofdepositie op de mycoflora in bossen. Bij een lage N-depositie (links) heeft het ecosysteem een vrijwel gesloten nutriëntenkringloop met een lage netto N-beschikbaarheid. De hoge biomassa aan mycelium van ectomycorrhiza-vormende schimmels (ECM) immobiliseert veel N, zodat de N-schaarste versterkt wordt. In zulke N-arme bodems komen veel ECM-soorten voor waarbij vanuit de schimmelmantel een uitgebreid netwerk van fijne schimmeldraden de bodem ingroeit. Dit netwerk vergroot de veerkracht van bomen tegen fluctuaties in het bodemmilieu en zorgt ervoor dat fosfaat (P), basische kationen (Ca, Mg, K) en micronutriënten beter in het ecosysteem beschikbaar blijven. Bij een hoge N-depositie (rechts) is de suikertoevoer vanuit de boom geringer (blauwe pijl), is de hoeveelheid anorganische N in de bodem hoger (rode pijl) en bevat het strooisel een hoog gehalte aan giftige stikstof-polyfenolcomplexen (groene pijl). Beide laatste aspecten remmen de groei van veel mycorrhizaschimmels.

Kader 3.1: Gevolgen van de achteruitgang van ectomycorrhizaschimmels voor het functioneren van bosesystemen

Bij veel onderzoek naar het effect van stikstof op mycorrhizaschimmels wordt uitsluitend gekeken naar de fractie gekoloniseerde worteltopjes (die gewoonlijk nauwelijks door stikstof beïnvloed wordt) en niet naar het aantal worteltopjes per eenheid grond, terwijl dit aantal vaak sterk afneemt.

Bovendien wordt meestal ook niet gekeken naar de soortensamenstelling, waar juist grote verschuivingen waarneembaar zijn. Hierdoor wordt bij onderzoek soms een groot deel van het effect van N op de mycoflora gemist (Treseder 2004). In diverse N-bemestingsexperimenten in het buitenland waarbij wèl gekeken is naar de soortensamenstelling van ectomycorrhizaschimmels in de bodem worden sterke verschuivingen waargenomen. Het meest in het oog springend is een sterke afname van soorten met een uitgebreid netwerk van schimmeldraden die vanuit de schimmelmantel de bodem ingroeien (Sims et al. 2007; Lilleskov et al. 2011; Bahr et al. 2013; zie figuur 3.2). Het gaat hierbij om groepen als Stekelzwammen (*Bankera*, *Hydnum*, *Hydnellum*, *Phellodon*, *Sarcodon*), Gordijnzwammen (*Cortinarius*) en Ridderzwammen (*Tricholoma*). Een zeer beperkt aantal soorten met een compacte mantel en een minder fijn netwerk van schimmeldraden in de bodem, zoals Rimpelende melkzwam (*Lactarius tabidus*), wordt juist gestimuleerd door een hoge N-beschikbaarheid. Deze verschuivingen in functionele kenmerken hebben waarschijnlijk belangrijke gevolgen voor het functioneren van het boscysteem (Nilsson & Wallander 2003; Hobbie & Agerer 2010; Lilleskov et al. 2011; Ekblad et al. 2013; Kuyper 2013):

- Toename van de circulatiesnelheid van stikstof: Bij een sterke afname van de biomassa van ectomycorrhiza-vormende schimmels wordt er minder N geïmmobiliseerd in het schimmelweefsel zodat het aanbod aan minerale stikstof in de bodem verder toeneemt. Doordat er meer N beschikbaar is dan er opgenomen wordt, neemt de accumulatie van stikstof in de bodem toe. Dit vergroot de kans dat de capaciteit van de vegetatie en bodem om de N op te slaan overschreden wordt, zodat de overmaat, samen met basische kationen, uit kan spoelen naar de ondergrond. Deze uitspoeling wordt in eerste instantie voorkomen door de accumulatie in organisch materiaal (met name in de Hh laag), maar als 'de batterij vol is' treedt stikstofverzadiging op met als gevolg uitspoeling van stikstof in de vorm van nitraat en optredende verzuring;
- Verstoorde nutriëntenbalans bij bomen door een verminderde opname van weinig mobiele nutriënten en basische kationen. Hierdoor kunnen tekorten ontstaan aan sommige nutriënten zoals fosfaat (Mohren et al. 1986; Marschner 1995; Braun et al. 2010). De onbalans in nutriënten kan leiden tot groeiverstoringen en een grotere gevoeligheid voor insectenvraat en tot nutriëntentekorten hoger in de voedselketen;
- Minder opname van water en daardoor een grotere gevoeligheid voor extreme droogte (Lehto & Zwiazek 2011);
- Verschuiving in de wortel-spruitverhouding en daardoor een grotere gevoeligheid voor windworp;
- Mogelijke bijdrage aan een vertraging van de strooiselafbraak (zie "Effect op strooiselafbrekers"). Doordat de schimmelbiomassa in stikstofarme bossen in meerderheid gevormd wordt door ectomycorrhizapaddenstoelen zal een afname van ectomycorrhizaschimmels leiden tot een afname in de biomassa van schimmel-etende bodemfauna. De negatieve effecten van N-depositie op ectomycorrhizaschimmels kunnen dan in het hele bodemvoedselweb doorwerken.

De beschreven effecten zijn waarschijnlijk veel sterker in bossen op arme bodems met een mormoder- of moder-humusprofiel dan op rijkere bodems met een mull-humusprofiel (Kemmers 2011; Kuyper 2013). Ondanks het potentieel zeer grote effect van een afname van de diversiteit aan mycorrhiza-vormende schimmels op het functioneren van boscystemen en op de levering van ecosysteemdiensten is hier nog weinig kwantitatief onderzoek aan gedaan. Dit is een belangrijk kennislacune (zie hoofdstuk 20, lacune A4, B3-4).

Effect op strooiselafbrekers

In vergelijking met mycorrhiza-vormende paddenstoelen is onze kennis van het effect van een hoge stikstofdepositie op strooiselafbrekende paddenstoelen beperkt. Wel is het duidelijk dat ook veel strooiselafbrekende paddenstoelen afnemen na stikstofbemesting en dat de strooiselafbraak in de L- en F-laag geremd wordt zodat zich op de bodem een dikkere laag strooisel ophoopt (o.a. (Knorr et al. 2005); Janssens et al. 2010). Na N-bemesting neemt de afbraaksnelheid van goed verteerbare (stikstofrijke) verbindingen weliswaar toe, maar de afbraak van ligninerijk strooisel wordt bij een hoge stikstofbeschikbaarheid geremd (Berg & McClaugherty 2008). Het resultaat van beide processen is dat de strooiselkwaliteit sneller daalt zodat de strooiselafbraak eerder tot stilstand komt. Een interessante hypothese hierbij is dat de reductie in afbraaksnelheid als gevolg van stikstofdepositie in bossen mede veroorzaakt wordt door afname van de myceliumbiomassa (in onbelaste ecosystemen in meerderheid van ectomycorrhizaschimmels). Hierbij speelt het zogenaamde '*priming effect*' een rol, dat wil zeggen dat de aanwezigheid van goed afbreekbaar materiaal (mycelium van mycorrhizapaddenstoelen) een positief effect heeft op de afbraak van lastig afbreekbaar materiaal (lignine). Dit draagt bij aan een minder sterke koppeling tussen de koolstofkringloop (afname circulatiesnelheid) en de stikstofkringloop (toename circulatiesnelheid). Het valt te verwachten dat dit uiteindelijk consequenties heeft voor het functioneren van het ecosysteem, met name voor het bodemvoedselweb. Verder is het mogelijk dat deze ontkoppeling leidt tot (en ook veroorzaakt wordt) door verschuivingen in het humusprofiel (o.a. degradatie van moderpodzolen, zie ook § 15.2.2). Vanuit ecosysteemperspectief is inzicht in de causale rol van mycorrhiza-vormende paddenstoelen en strooiselafbrekende paddenstoelen (en hun interacties!) bij het ontstaan en in stand houden van humusprofielen een belangrijk kennislacune (zie hoofdstuk 20, kennislacune B2).

Naast de hoge stikstofdepositie vormt in graslanden het gebruik van kunstmest of drijfmest een belangrijk knelpunt voor veel strooiselafbrekers. Uit bemestingsproeven is gebleken dat diverse graslandpaddenstoelen (waaronder Wasplaten) gevoeliger zijn voor fosfaat dan voor stikstof. Hoofdstukken 10-13 gaan hier uitgebreider op in.

Effect op houtafbrekers

Er is nog weinig bekend over het effect van stikstofdepositie op houtafbrekende paddenstoelen. Wel wordt waargenomen dat veel gespecialiseerde soorten van naaldhout vervangen worden door meer generalistische soorten van loofhout. Dit wordt verklaard door een veranderde houtsamenstelling onder invloed van de hoge stikstofdepositie (Veerkamp et al. 1997; Veerkamp 1999; zie § 2.5).

Na-ijlingseffecten van bemesting in de bodem

Het vermestende effect van stikstofrijk strooisel kan via de veranderde eigenschappen van het humusprofiel nog lang na-ijlen in de bodem als een erfenis uit het verleden. Indirecte aanwijzingen hiervoor komen uit een landschapsecologische studie in het Dwingelderveld waarbij de verspreidingspatronen van paddenstoelen gekoppeld zijn met gegevens over bodem en beheer (Ozinga 2001; Ozinga & Arnolds 2003). Bij de aanplant van de bossen in de periode 1900 tot 1930 is de bodem van een deel van de percelen vóór de aanplant bemest. De bemesting gebeurde vooral met compost, fosfaat, kalk en dierlijke mest, maar ook door groenbemesting met lupine. In andere percelen werd volstaan met het afdekken van stuifzand met

heideplaggen. Voor ruim 450 plots kon de beplantingsgeschiedenis achterhaald worden. Hoewel de verschillen tussen de voorbereidingen vertroebeld worden door andere factoren, zijn er na meer dan een halve eeuw nog duidelijke verschillen waar te nemen. In vergelijking met de onbemeste of met heideplaggen afgedekte percelen, zijn de percelen die behandeld zijn met compost, dierlijke mest of lupine veel armer aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen (zowel aantal soorten als aantal vruchtlichamen) terwijl het aandeel stikstofminnende strooiselafbrekers (zie tabel 3.2) juist hoger is. Blijkbaar zijn de verschillen in bemesting bij aanplant na ruim een halve eeuw nog steeds merkbaar in de paddenstoelenflora. Deze bevindingen worden ondersteund door onderzoek in Zweedse bossen waar 50 jaar na beëindiging van stikstofbemesting het aantal soorten mycorrhiza-vormende paddenstoelen in bemeste naaldbossen nog steeds veel lager was in vergelijking met onbemeste bossen (Strengbom et al. 2001). Om het herstel van de paddenstoelenflora te bespoedigen kan het daarom gewenst zijn om via beheer de stikstofhoudende strooisellaag te verwijderen (zie § 15.3.6). Ook onderzoek in de Peel ondersteunt de waarneming over najaar-effecten. Voor de met stikstofverzadigde bossen kan dit waarschijnlijk verklaard worden doordat bij na een reductie van de stikstofinput de uitspoeling van stikstof weliswaar tot stilstand komt, maar dat de circulatiesnelheid van stikstof in de dikke L en F-laag nog steeds veel te hoog blijft (Boxman et al. 1998). In zulke gevallen is sprake van een zelfversterkend effect (positieve terugkoppeling) waarbij de hoge N-beschikbaarheid de dikke strooisellaag in stand houdt en een dikke strooisellaag handhaaft de hoge circulatiesnelheid van stikstof, waardoor ectomycorrhizapaddenstoelen niet of nauwelijks vruchtlichamen vormen en de mycorrhiza-biomassa sterk (ca. 90%) gereduceerd kan zijn. Hierdoor wordt minder stikstof in de biomassa van mycorrhizaschimmels vastgelegd zodat de circulatiesnelheid van stikstof hoog blijft. Dit zelfversterkend effect (positieve terugkoppeling) is moeilijk te doorbreken en ingrepen in de strooiselhuishouding zijn in zulke gevallen nodig om tot herstel van de mycorrhizapaddenstoelen te leiden, zoals ook gebleken is uit de plagproeven die in OBN-kader zijn uitgevoerd (zie § 15.3.6). In oudere bosbodems waar zich een Hh-laag gevormd heeft, wordt de circulatiesnelheid van stikstof door de Hh-laag gedempt. Hier heeft plaggen juist een averechts effect.

Voorzichtig herstel

Vanaf het eind van de 90-er jaren van de vorige eeuw is een daling van de stikstofdepositie waar te nemen. Parallel aan de afname van de stikstofdepositie lijkt er vanaf het begin van de 21^e eeuw sprake van een herstel van diverse paddenstoelensorten van stikstofarme milieu's (Chrispijn 2001; Arnolds & Veerkamp 2008). Voorbeelden van zulke soorten zijn Hanenkam (*Cantharel*; *Cantharellus cibarius*; figuur 15.10), Narcisamaniet (*Amanita gemmata*), Appellussula (*Russula paludosa*; figuur 16.3), Roodschubbige gordijnzwam (*Cortinarius bolaris*), Kaneelkleurige gordijnzwam (*C. cinnamomeus*) en Purpersteelgordijnzwam (*C. porphyropus*). Ook voor diverse kritische soorten zoals Stekelzwammen lijkt er een voorzichtig herstel op te treden (Arnolds 2003), maar het herstel treedt vooral op in lanen en wegbermen en nog niet of in veel mindere mate in de bossen zelf. Dit patroon van sterker herstel op plaatsen waar de circulatiesnelheid van stikstof langzamer is en waar de strooiselophoping geringer is, is in overeenstemming met waarnemingen dat het de combinatie is van stikstofdepositie, in interactie met (geremde) strooiselafbraakprocessen is, die geleid heeft tot de achteruitgang.

3.1.2 Verzuring en mineralogische verarming

Verzuring

Over het algemeen is vermisting een belangrijker knelpunt voor paddenstoelen dan verzuring. Verzuring is deels een natuurlijk proces dat wordt versterkt door het oogsten van hout en strooisel uit het bos. Belangrijker dan deze processen is evenwel de verzuring die optreedt als gevolg van de hoge stikstofdepositie (Bobbink et al. 2010). Hierdoor zijn de effecten van vermisting en verzuring lastig te scheiden. Bij een te hoge stikstofbelasting treedt stikstofverzadiging van de bodem op. Dit gaat uiteindelijk gepaard met nitrificatie (de omzetting van ammonium naar nitraat) gevolgd door de uitspoeling van het mobiele nitraat en basische kationen en een verhoogde beschikbaarheid van aluminium. Onder omstandigheden van een hoge N-beschikbaarheid en lage zuurgraad breekt organisch materiaal moeilijker af. Hierdoor hoopt zich geleidelijk een L en F laag op met moeilijk verteerbaar organisch materiaal.

Kemmers (2011) heeft een model voorgesteld voor het verband tussen bodemeigenschappen (zuurgraad, N-beschikbaarheid) en de bijdrage van verschillende groepen bodemorganismen aan de stikstofcyclus tijdens het proces van strooiselafbraak. Kemmers' hypothese is dat bij verzuring (lagere pH) de stikstoffmobilisatie door bodemfauna dan afneemt. Doordat de bodemfauna over het algemeen slechts een gering aandeel heeft in de microbiële biomassa (<5-10%) is het effect hiervan waarschijnlijk slechts beperkt (Fierer et al. 2012). Verder is het nog onduidelijk hoe de combinatie van verzuring (bevordert schimmels ten opzichte van bacteriën) en vermisting (leidt tot het omgekeerd effect) het bodemvoedselweb beïnvloedt en in welke mate dit verschilt tussen de L-, F- en H-laag. Dit is een belangrijk kennislacune voor het functioneren van het ecosysteem (zie hoofdstuk 20, kennislacune B2).

Mineralogische verarming

Overexploitatie van het landschap en met name de hoge stikstofdepositie hebben geleid tot een versnelde uitspoeling van basische kationen en diverse micronutriënten naar diepere bodemlagen. Deze mineralogische verarming kan hoger in de voedselketen leiden tot tekort bij sommige dieren aan onder andere fosfor, calcium, magnesium en diverse minder bekende sporenelementen (Siepel et al. 2009; Vogels 2011; lopend OBN onderzoek). Het probleem van tekorten aan basische kationen in de voedselketen wordt in bossen mogelijk niet zozeer veroorzaakt door uitspoeling na N-geïnduceerde verzuring, maar door een te geringe opnamecapaciteit van bomen door een gebrek aan mycorrhiza-vormende schimmels met een uitgebreid en fijn vertakt netwerk van schimmeldraden. Het lijkt aannemelijk dat door een afname van mycorrhiza-biomassa (met soms 90%) de basische kationen minder goed in het ecosysteem vastgehouden kunnen worden (zie ook § 3.1.1). Ook de bijdrage van de vruchtlichamen van schimmels als bron van sporenelementen voor dieren neemt op vermeste en verzuurde bodems sterk af (zie kader 3.2).

Kader 3.2: Paddenstoelen als bron van sporenelementen voor dieren

Als humus uitspoelt zoals in podzols, dan spoelen daarmee ook alle aan het organische complex gebonden elementen uit terwijl in de ondergrond de mineralen minder verweerd zijn. Sommige mycorrhizapaddenstoelen kunnen fosfaat en micronutriënten opnemen uit deze diepere, minder sterk uitgeloopte bodemlagen. Hierdoor kunnen ze een belangrijke bijdrage leveren

aan de nutriëntenhuishouding. Via consumptie van vruchtlichamen kunnen veel dieren hiervan profiteren. De vruchtlichamen van diverse soorten kunnen relatief hoge gehalten bevatten van fosfor (P), kalium (K), ijzer (Fe), koper (Cu), magnesium (Mg), mangaan (Mn), zink (Zn) en selenium (Se) en zijn een goede bron van diverse vitamines (met name B1, B2, B3, B5, B6). Door het verschil in chemische samenstelling ten opzichte van vaatplanten is de beschikbaarheid van sommige elementen voor dieren hoger. Zo kan ijzer uit paddenstoelen efficiënter opgenomen worden doordat in tegenstelling tot planten geen fytaat in paddenstoelen aanwezig is. In het voedselarme zandlandschap vormen paddenstoelen daarom waarschijnlijk een belangrijke aanvulling op het menu van diverse dieren. Het gaat hierbij om zoogdieren als Rode eekhoorn, Ree, Edelhert, Wild zwijn en diverse muizensoorten, maar ook om vele honderden insectensoorten. Paddenstoelen vormen zo een verbinding tussen het ondergrondse en bovengrondse voedselweb.

3.1.3 Verdroging

Natte ecosystemen herbergen tal van gespecialiseerde soorten en verdroging leidt vaak tot een verschuiving in de soortensamenstelling waarbij karakteristieke soorten van natte plantengemeenschappen vervangen worden door een kleine set generalistische soorten. In Elzenbroekbossen bijvoorbeeld leidt verdroging tot het verdwijnen van specifieke elzenbegeleiders, ook als els de dominante boomsoort blijft (Baar et al. 2000; Arnolds & Veerkamp 2008; zie § 14.2). Het gaat daarbij om soorten als Elzenrussula (*Russula alnetorum*; figuur 3.3), Elzenboleet (*Gyrodon lividus*), Rossige elzenmelkzwam (*Lactarius omphaliformis*) en Kleine en Kleinste elzengordijnzwam (*Cortinarius bibulus*, *C. lilacinopusillus*). Ook in Berkenbroekbossen en naaldbossen aan de rand van hoogveen leidt verdroging tot verschuivingen in de soortensamenstelling (zie § 14.2).



Figuur 3.3: De Elzenrussula (Russula alnetorum) is een wijd verbreide soort van goed ontwikkelde Elzenbroekbossen en Vogelkers-Essenbossen met Els. Ze is gebonden aan hoge grondwaterstanden en vrij basenrijk water en is gevoelig voor verdroging (foto H. Huijser).

Naast de directe effecten van verdroging op de mycoflora, zijn er ook meer indirecte effecten via veraarding van veen (interne eutrofiering) of de vervanging van gebufferd grondwater door zuur regenwater (verzuring) zijn er ook meer directe effecten van verdroging. In drogere bossen met periodiek

invloed van basenrijk grondwater in de bovengrond kan verdroging, via verlaging van de basenverzadiging, leiden tot veranderingen in het humusprofiel. In Eiken-haagbeukenbos in het Bentheimerwald bijvoorbeeld ontwikkelt zich onder invloed van basenrijk grondwater in de wortelzone een mull (in overeenstemming met wat je zou verwachten op zo'n basenrijke standplaats), maar na een droog jaar met onvoldoende afbraak van bladeren trad oppervlakkige verzuring op, waarna het profiel zich geleidelijk in de richting van een moder ontwikkelde (Veerkamp 2005). In beekbegeleidende broekbossen kan het pyriet-gehalte in de bodem relatief hoog zijn (Kemmers et al. 2011b). Oxidatie van pyriet onder invloed van verdroging leidt tot versnelde verzuring.

3.1.4 Gebrek aan oude bossen met veel dood hout

Gebrek aan structuurrijke bossen in de aftakelingsfase

In vergelijking met meer natuurlijke boslandschappen is er in Nederland een gebrek aan oude, structuurrijke bossen. Hierbij speelt een combinatie van twee factoren: (1) synchrone successie van de relatief jonge en vaak gelijkjarige bosopstanden en (2) het al lang geleden wegvallen van veel natuurlijke landschapsvormende processen zoals inundatie, erosie, sedimentatie, periodiek hoge grondwaterstanden, wisselende begrazingsdruk, natuurlijke bosbranden. Zonder actief beheer of herstel van sturende landschapsvormende processen, leidt dit op middellange termijn in veel Nederlandse bossen tot gesloten, structuurarm bossen (den Ouden & Mohren 2010). Pas na een gesloten boomfase die honderden jaren kan duren, komt een bosperceel in een aftakelingsfase. Hierbij beginnen de dominante bomen af te sterven en vallen er grote gaten in het kronendak en door het omvallen van bomen komt lokaal weer mineraalrijkere bodem aan de oppervlakte. In grote, natuurlijke bossen vind je de verschillende ontwikkelingsfasen gelijktijdig op korte afstand als een soort mozaïek (Rackham 2006; den Ouden & Mohren 2010). In beheerde bossen wordt de aftakelingsfase niet bereikt omdat de bomen gekapt worden voor ze beginnen af te takelen en hier is een open bosstructuur op de korte tot middellange termijn afhankelijk van menselijk beheer.

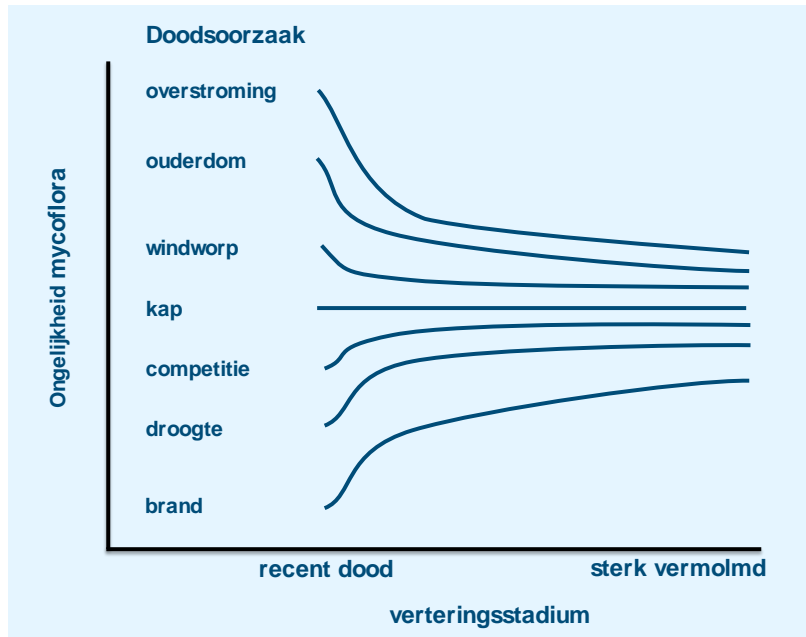
Diverse paddenstoelen hebben een voorkeur voor bossen met een open boom- en struiklaag. Het gaat hierbij voor een deel om soorten die door de ophoping van stikstofrijk strooisel uit het bos verdwenen zijn en die nu een refugium hebben gevonden in landgoederen, lanen en schrale wegbermen (zie § 3.1.1). Daarnaast zijn er echter ook paddenstoelensorten die ook in schonere gebieden in het buitenland vooral bekend zijn uit open, parkachtige bossen (Jahn & Jahn 1986; Rydin et al. 1997; Ainsworth 2004; Nitare 2005; Gärdenfors 2005; Tedersoo et al. 2006; Knudsson 2009; Knudsen & Vesterholt 2008; zie § 17.3 en 19.7).

Gebrek aan volume groot dood hout

Het belang van dood hout voor de diversiteit aan houtafbrekende paddenstoelen is algemeen bekend. In praktijk vindt er in veel bosgebieden vooral een toename plaats van kroon- en takhout en blijft de hoeveelheid groot dood hout sterk achter in vergelijking met oudere, meer natuurlijke bossen. Bij een vergelijking van oude Nederlandse bosgroeiplaatsen met bossen in vier andere centraal-Europese landen bleek dat Nederland het laagst scoort op de hoeveelheid groot dood hout en op het aantal houtafbrekende paddenstoelen (Odor et al. 2006). Vooral Eik en Grove den zijn in Nederland sterk ondervertegenwoordigd (Jagers op Akkerhuis et al. 2005; Bijlsma 2009; zie § 2.5).

Gebrek aan diversiteit van groot dood hout

Ook de diversiteit aan dood hout is in Nederlandse bossen gering en in vergelijking met buitenlandse bossen is vooral groot hout in oude verteringsstadia schaars (Jagers op Akkerhuis et al. 2005; Odor et al. 2006). Daarnaast is er weinig variatie in het type doodsoorzaak van de boom. Uit onderzoek in Scandinavië blijkt dat het type doodsoorzaak een sterk effect heeft op de chemische kwaliteit van het hout en daarmee op de soortensamenstelling van houtafbrekende (Niemela et al. 2002; Stokland et al. 2012; zie figuur 3.4).



Figuur 3.4: Conceptueel figuur voor verschuivingen in de soortensamenstelling tijdens de vertering van hout (naar Stokland et al. 2012). De lijnen geven een indicatie van de mate van ongelijkheid van de soortensamenstelling (hoe groter de afstand tussen de lijnen hoe groter het verschil). Na verloop van tijd nemen de verschillen af.

3.1.5 Gebrek aan levende veteranenbomen

Zeer oude nog levende bomen, zogenaamde 'veteranen-bomen', zijn in het Nederlandse landschap zeer zeldzaam, in tegenstelling tot onder andere Groot-Brittannië en Zweden. In Nederland zijn deze veteranen-bomen vrijwel beperkt tot oude landgoederen en parken in het cultuurlandschap. Het verhogen van het aandeel veteranen-bomen is een kwestie van de lange adem en vergt in de eerste plaats terughoudendheid bij de kap van bomen met houtzwammen. Oude bomen worden vaak na verloop van tijd hol door houtafbrekende paddenstoelen die het kernhout aantasten ('kernrot' of 'hartrot'; zie § 2.5). Ze leven hier van het dode kernhout en laten het omringende levende hout over het algemeen intact. Hierdoor ontstaan holtes in oude bomen en uiteindelijk wordt de hele stam uitgehold. Dit proces neemt vaak vele tientallen tot honderden jaren in beslag. Bij onderzoek aan Zomereiken in Zuid-Zweden werden slechts bij 5% van de bomen van 100-200 jaar oud natuurlijke boomholtes gevonden (Ranius et al. 2009). Bij bomen van 200-300 jaar lag dit percentage op 50% en bij bomen ouder dan 400 jaar hadden alle bomen holtes en vaak zelfs een geheel holle stam.

Vooral veterane eiken, beuken en dennen herbergen diverse waard-specifieke soorten. In tegenstelling tot andere centraal Europese landen zijn veel van deze specialisten in Nederland zeer zeldzaam of afwezig (zie § 2.5).



Figuur 3.5: De Zwavelzwam (Laetiporus sulphureus) is op levende eiken een belangrijk veroorzaker van boomholtes (foto E. Arnolds).

Uit onderzoek in Groot Brittannië blijkt dat het ontstaan van een holle stam door afbraak van het dode kernhout (kernrot) in loofbomen leidt tot een grotere stabiliteit voor veteranen-bomen en daardoor eerder een voordeel is voor de overlevingskansen van de boom dan een nadeel (Mattheck & Bethge 1998; Read 2000). Via het creëren van boomholtes dragen 'kernrot-paddenstoelen' bij aan het creëren van geschikte biotopen voor diverse andere paddenstoelensorten, maar ook voor gespecialiseerde vogels, zoogdieren en vele honderden insecten (zie kader 3.3). De variatie aan microhabitats in veteranenbomen is vele malen groter dan die van middeloude bomen. Door de hoge leeftijd bieden veteranenbomen een langdurig en stabiel biotoop voor veel soorten ('ecologische continuïteit').

Kader 3.3: Kernrot-paddenstoelen als sleutelfactor voor spechten

Door de afbraak van het dode kernhout creëren kernrot-paddenstoelen beschutte boomholtes die een belangrijk onderdeel vormen van het leefgebied van vele insecten, zoogdieren (o.a. vleermuizen) en in hollen broedende vogels zoals spechten. De Zwarte specht is de grootste spechtensoort in Europa, maar zelfs voor deze soort is het hout van levende beuken te stevig om daarin snel een hol uit te hakken. Zwarte spechten zoeken daarom heel gericht naar oudere beuken waarin door kernrot-paddenstoelen het hout al deels verteerd is (Zahner et al. 2012). Het voordeel van kernrot-paddenstoelen is dat ze alleen het kernhout afbreken zodat het hout eromheen stevig blijft. Zo waaide er tijdens een dertig jaar durend onderzoek in Duitsland slechts één procent van meer dan 500 nestbomen van Zwarte spechten om. Het voorkomen van Zwarte spechten en diverse andere hollenbroeders is dus afhankelijk van het voorbereidende werk van kernrot-paddenstoelen. De Kleine bonte specht daarentegen heeft een voorkeur voor sterk door witrot aangetaste stammen van wilg en berk.

3.1.6 Ruimtelijke isolatie door habitatversnippering

Door habitatversnippering neemt de randlengte van leefgebieden toe en ontstaat een grotere gevoeligheid voor de negatieve effecten van vermessing, verzuring en verdroging of weersextremen. Zelfs kleine abrupte hoogteverschillen geven aanleiding tot een verhoogde invang van stikstof (bij een geleidelijk opgaande rand is dit effect veel beperkter; Wuyts et al. 2009). In intensief gebruikt agrarisch gebied is hierdoor de rijkdom aan paddenstoelen in bosranden, houtwallen en kleine bosjes vaak beperkt (Crockatt 2012). Dit randen-effect bleek ook duidelijk bij een kartering van vele bosfragmenten in Noort-Brabant. Stikstofgevoelige soorten waren hier vrijwel beperkt tot het centrum van grotere bossen (Arnolds & Chrispijn n.p.).

Naast deze indirecte 'randeffecten' van habitatversnippering is het de vraag in hoeverre er ook negatieve effecten zijn van habitatversnippering via een toename van de ruimtelijk isolatie. Paddenstoelen hebben microscopisch kleine sporen (vaak tussen 2 en 25 μm) en bij veel soorten kunnen deze sporen via de wind met gemak over afstanden van tientallen tot honderden kilometers verspreid worden (James et al. 1999; Hallenberg & Kuffer 2001). In vergelijking met planten en dieren zijn paddenstoelen daardoor veel minder gevoelig voor habitatversnippering. Dit bleek onder ander uit de snelle vestiging van veel voor Nederland nieuwe soorten in de Flevopolders. Hierbij zaten ook vele soorten waarvan de dichtstbijzijnde groeiplaatsen op vele tientallen of honderden kilometers afstand lagen (Bremer et al. 1992; Veerkamp 1992a; van Zanen et al. 2000; Bremer 2007). Een voorbeeld van de hoge dispersiecapaciteit van paddenstoelen op een kleiner schaalniveau is de zeer snelle kolonisatie van kleine brandplekken (zie § 19.11). De snelle kolonisatie van herstelde natuurgebieden draagt bij aan hun hoge indicatiewaarde bij monitoring (zie § 3.2.4). In vergelijking met vaatplanten geven paddenstoelen daardoor een veel actueler beeld van de milieucondities.

Er zijn de laatste jaren in het buitenland echter aanwijzingen gevonden dat voor sommige soorten er wel degelijk een negatief effect is van ruimtelijke isolatie op de kansen voor succesvolle kolonisatie. Dit geldt met name voor specialistische soorten van oude stabiele milieus en voor soorten die aangepast zijn aan dispersie via dieren (zie kader 3.4). Indien dit negatieve effect van ruimtelijke isolatie op de koloniatiekansen van paddenstoelen door nader onderzoek bevestigd wordt, dan heeft dit implicaties voor het beheer:

- Duurzaam behoud van soorten van oude stabiele milieus is het meest kansrijk in grote natuurgebieden en/of in landschappen met een grote ruimtelijke samenhang. Dit sluit aan bij de landschapsecologische benadering van de ecologische hoofdstructuur (EHS), maar geldt ook voor oude lanen en schrale bermen met oude bomen in de 'groenblauwe dooradering' van het landelijk gebied;
- Beheeringrepen gericht op het creëren van gunstige condities voor paddenstoelen van oudere successiestadia zijn vooral effectief als ze uitgevoerd worden in de nabijheid van bestaande bronpopulaties.

Kader 3.4: Negatieve effecten van ruimtelijke isolatie op de koloniatiekansen van specialistische paddenstoelen

De kans op succesvolle (her)kolonisatie van een gebied wordt bepaald door de mate van dispersie en vervolgens de mate van vestiging en overleving in de eerste levensfasen. In oude, stabiele standplaatsen zijn 'onbezette plekkjes' waarschijnlijk slechts zeer plaatselijk en kortstondig aanwezig. Kolonisatie van

deze onbezette plekken kan via nabij groeiende mycelia, maar voor (her)kolonisatie van nieuwe leefgebieden op grotere afstand (>100m) zijn sporen nodig. Door het geringe aantal beschikbare plekjes voor soorten die alle ongeveer even concurrentiekrachtig zijn ontstaat er een soort loterij waarbij de sporen vergelijkbaar zijn met lotnummers, dus hoe meer sporen in de omgeving aanwezig zijn, hoe groter de kans op succes. Hierbij geldt in veel gevallen het spreekwoord "wie het eerst komt die het eerst maalt" en wordt de soortensamenstelling voor een groot deel bepaald door de soorten die het snelst ter plekke waren. Dit effect is experimenteel aangetoond voor houtafbrekende paddenstoelen door Dickie et al. (2012). Kleine verschillen in het aantal beschikbare sporenbronnen in de omgeving kunnen hierdoor het verschil maken (Peay et al. 2007; Kuyper 2008; Peay et al. 2010). In een veldstudie toonden Nordén et al. (2013) aan dat het aantal zeldzame oud-bossoorten in bosfragmenten slechts een fractie bedraagt van het aantal in onderling goed verbonden bossen. Door gebrek aan connectiviteit tussen natuurgebieden is niet alleen de koloniatiekans van geschikte gebieden gereduceerd, maar neemt ook het gevaar van inteelt toe (Norden & Larsson 2000; Hogberg & Stenlid 1999; Stokland et al. 2012). De mate waarin versnippering een probleem vormt is nog onbekend (zie hst. 20, kennislacune B5). Dit hangt waarschijnlijk af van de eigenschappen van de soort.

In de eerste plaats is de dispersievector van belang. Soorten met door de wind verspreide sporen zijn veel minder gevoelig voor habitatfragmentatie dan soorten met sporen die via zoogdieren of ongewervelden verspreid worden zoals soorten met ondergrondse vruchtlichamen of mestbewonende paddenstoelen (Jumpponen & Egerton-Warburton 2005; Kretzer et al. 2005; Douhan et al. 2011; Bonito et al. 2013; Lilleskov & Bruns 2005).

In de tweede plaats is de levenscyclus van belang. In vergelijking met pioniersoorten vormen soorten van oudere, stabielere standplaatsen (oud-bos soorten) over het algemeen relatief grote en langlevende mycelia. De meeste soorten vormen echter minder vruchtlichamen (per eenheid myceliumbiomassa) en ze hebben daardoor een kleinere kans om zich op grote afstand via sporen te vestigen. Ze koloniseren nieuwe wortels in oudere standplaatsen vooral vegetatief vanuit bestaande mycelia (zie § 2.3.3).



Figuur 3.6: De vruchtlichamen van de Okerkleurige vezeltruffel (Rhizopogon luteolus) worden gegeten door wilde zwijnen, herten, muizen en tientallen insectensoorten die hiermee bijdragen aan de dispersie. De sporekieming wordt gestimuleerd door de maagdarmpassage (foto W. Ozinga).

3.1.7 Gebrek aan continuïteit van een gunstig beheer

Diverse zeldzame en langlevende soorten van oude successiestadia zijn gebonden aan een continue beschikbaarheid van oude, stabiele substraten op standplaatsniveau ('ecologische continuïteit', Dahlberg et al. 2010). Deze soorten daardoor zijn niet alleen afhankelijk van een gunstig beheer, maar vooral ook van een langdurige continuïteit van het beheer.

Vooraf in schraalgraslanden en schrale bermen vormt continuïteit in beheer een knelpunt. Zo zijn er talloze voorbeelden van waardevolle permanente graslanden met een rijke mycoflora waar het staken van het beheer heeft geleid tot een verruiging van de vegetatie en een sterke achteruitgang van kenmerkende paddenstoelen (zie hoofdstuk 11). Ook in schrale bermen en lanen vormt een gebrek aan continuïteit van een voor paddenstoelen gunstig beheer één van de belangrijkste knelpunten (zie § 19.7).

Diverse houtafbrekers zijn gebonden aan gebieden met een continue beschikbaarheid van voldoende groot dood hout op standplaatsniveau. Uit onderzoek in Scandinavië blijkt dat onderbrekingen in de beschikbaarheid van groot dood hout ongunstig zijn voor het voorkomen van veel oud-bos soorten onder de houtafbrekers, zelfs als de hoeveelheid groot dood hout daarna weer verhoogd wordt (Siitonen et al. 2000; Heilmann-Clausen & Christensen 2003; Stokland et al. 2012). Voor mycorrhizapaddenstoelen van oude bosgroeiplaatsen is vooral de continue aanwezigheid van levende ectomycorrhiza-vormende boomsoorten van belang. Een voorbeeld zijn diverse soorten Stekelzwammen waarvan sommige zeldzame soorten soms meer dan honderd jaar op een locatie gevonden worden (Newton et al. 2002; Ainsworth 2004). Sterke dunningen zijn voor deze soorten zeer ongunstig.

3.1.8 Klimaatverandering

Effecten op soortensamenstelling

Het is te verwachten dat door verandering in het macroklimaat (temperatuur, neerslag en CO₂-concentratie) geleidelijke verschuivingen in de soortensamenstelling optreden, maar er zijn geen kwantitatieve data beschikbaar over de mate waarin dit gebeurt. Wel zijn er vele voorbeelden van warmteminnende soorten die zich recent in Nederland gevestigd hebben en zich hier uitbreiden, zoals Fraaie roodnetboleet (*Boletus legaliae*), Vorkplaathoutzwam (*Lenzites warnieri*), Plooiwaaier (*Plicaturopsis crispa*). Vooral de laatste soort vertoont een explosieve toename die wordt toegeschreven aan het warmer worden van de zomers in de laatste decennia (Arnolds 2001).

Ook diverse bedreigde thermofiele soorten van open bossen en lanen op kalkhoudende bodem die in de twintigste eeuw achteruitgegaan zijn, kunnen mogelijke profiteren van hogere temperaturen. Het gaat hierbij om soorten als Stekelkopamaniet (*Amanita solitaria*), Franjeamaniet (*A. strobiliformis*) en Satansboleet (*Boletus satanas*, figuur 3.7; zie ook § 19.7)



Figuur 3.7: De Satansboleet (Boletus satanas) is een voorbeeld van een bedreigde warmteminnende soort die mogelijk kan profiteren van klimaatverandering (foto H. Huijser).

Effecten op het functioneren van het ecosysteem

Voor het functioneren van ecosystemen zijn ook meer indirecte effecten van klimaatverandering van belang. Zo zal bij (gemiddeld) hogere temperaturen de afbraak van organische stof in het algemeen sneller verlopen en daarmee de accumulatie van strooisel trager. Ook zal er waarschijnlijk een verschuiving plaatsvinden in de mate waarin stikstof en fosfaat de plantengroei limiteren (verschuiving van N-limitatie naar P-limitatie). Deze veranderingen in de nutriëntenkringloop zullen leiden tot functionele verschuivingen bij strooiselafbrekende paddenstoelen. Daarnaast kan verwacht worden dat er verschuivingen optreden van ECM-bomen naar AM-bomen. Voor een betere inschatting van de effecten van klimaatverandering ligt hier een belangrijk kennislacune (zie hoofdstuk 20, lacune A3).

3.1.9 Exoten

Door de globalisering zijn exotische paddenstoelen in staat om natuurlijke dispersiebarrières met menselijke hulp te overbruggen. Bij paddenstoelen wordt terughoudend omgesprongen met het label 'exoot' omdat de microscopisch kleine sporen van veel paddenstoelen zeer grote afstanden via de lucht kunnen overbruggen. Bij vindplaatsen van voor Nederland nieuwe soorten is daardoor vaak niet met zekerheid te achterhalen hoe ze de vindplaats bereikt hebben.

Slechts een zeer beperkt aantal uitheemse soorten is in staat om zich uit te breiden, met name in sterk door mensen beïnvloede biotopen zoals houtsnippers, composthopen en ruderaal bosjes. In andere biotopen zijn er opvallend weinig voorbeelden van exotische soorten die zich succesvol in Nederland vestigen en uitbreiden. Zo ontbreken bij aangeplante uitheemse boomsoorten de meeste waard-specifieke begeleiders uit het oorsprongsgebied. Dit geldt bijvoorbeeld voor de Douglasspar. In haar herkomstgebied in Noord Amerika kunnen bossen met Douglasspar een zeer rijke mycoflora herbergen met vele honderden soorten (Molina & Trappe 1982), maar in Nederland komen vrijwel geen waard-specifieke begeleiders voor (Jansen 1991; Kuyper et al. 2006). Bij de weinige mycorrhiza-vormende paddenstoelen die zich in Nederland hebben gevestigd vanuit andere continenten gaat het vooral om soorten die met plantmateriaal ingevoerd

worden en waarvan de sporen in de bodem lang kiemkrachtig blijven (ze kunnen een 'sporenbank' vormen) en/of die mycorrhiza kunnen vormen met jonge bomen (Vellinga & Kuyper 2012). Een voorbeeld hiervan zijn Vezeltruffels en Ringboleten zoals Douglasvezeltruffel (*Rhizopogon villosulus*) en Douglasboleet (*Suillus amabilis*), die alle twee uiterst zeldzaam zijn. Bij strooiselafbrekers en houtafbrekers gaat het vooral om soorten van ruderaal milieus en soorten van nieuwe biotopen zoals composthopen en houtsnipperhopen (Arnolds & van den Berg 2005; Boomsluiters 2009), zie § 19.13). Voorbeelden zijn Inktviszwam (*Clathrus archeri*; figuur 3.8) en Oranjerode stropharia (*Leratiomyces ceres*).



Figuur 3.8: De Inktviszwam (*Clathrus archeri*) is afkomstig uit Australië en werd in Europa in 1918 voor het eerst waargenomen in de Vogezen. Van daaruit werden grote delen van Europa gekoloniseerd (foto W. Ozinga).

In zeldzame gevallen kunnen de effecten voor het ecosysteem ingrijpender zijn. Dit geldt vooral voor kleine parasitaire schimmelsoorten zoals Eikenmeeldauw (soortcomplex rondom *Microsphaera alphitoides*) waarvan de invoer van soorten uit Azië in het begin van de 20^e eeuw voor grote sterfte onder eiken heeft gezorgd (Takamatsu et al. 2007). Een recent voorbeeld van een invasieve soort die in Nederland momenteel grote problemen geeft is het Valse essenvlieskelkje (*Hymenoscyphus pseudoalbidus*). Het mycelium van deze recent ontdekte Zakjeszwam tast op grote schaal de takken van Essen aan door verstopping van de houtvaten en ze veroorzaakt vooral in monocultures aanzienlijke sterfte onder Essen. Door het Bosschap is een praktijkadvies uitgegeven met praktische tips (Siebel & Reichgelt 2012).

3.1.10 Effect van plukken en betreding

Effect van plukken

Voor zover bekend is er geen relatie tussen het plukken van paddenstoelen en de achteruitgang van vele soorten. Uit gedetailleerd Zwitsers onderzoek naar het effect van plukken en betreding op de Trechtercantharel (*Cantharellus tubaeformis*) blijkt dat de vruchtlichaamproductie niet beïnvloed wordt door plukken. Ook de lokale soortenrijkdom aan mycorrhizaschimmels wordt niet negatief beïnvloed door plukken (Egli et al. 1990; Egli et al. 2006). Naast effecten voor de schimmel zelf kunnen er effecten in de voedselketen optreden, doordat de vruchtlichamen een voedselbron vormen voor diverse dieren waaronder diverse gespecialiseerde insecten (zie kader 3.2). Tenslotte

hebben de vruchtlichamen van opvallende soorten een grote belevingswaarde voor bezoekers van een natuurgebied.

Zolang het plukken voor consumptie of voor studie op kleine schaal gebeurt, zijn de negatieve effecten zeer beperkt. De Nederlandse Mycologische Vereniging hanteert daarom het volgende standpunt ten aanzien van plukken: "Het op beperkte schaal plukken van paddenstoelen t.b.v. serieuze studie en educatie is noodzakelijk en niet schadelijk, maar in druk bezochte natuurgebieden dient er voor gezorgd te worden dat dit op een voor het publiek onopvallende wijze gebeurt, zonder visuele schade. Dit houdt dus ook in dat geplukte maar niet meegenomen paddenstoelen niet zichtbaar beschadigd achterblijven en omgekeerde boomstammen weer worden teruggeplaatst."

Effect van betreding

Mede door de grote variatie aan vormen, kleuren, geuren en de mysterieuze verschijning 'uit het niets' hebben paddenstoelen een grote belevingswaarde bij recreanten. Paddenstoelenexcursies kunnen dan ook over het algemeen rekenen op een hoge opkomst van geïnteresseerden en bieden de mogelijkheid om alle zintuigen te gebruiken. Het effect van een geringe betreding door wandelaars lijkt voor veel paddenstoelen niet nadelig te zijn. Diverse soorten vormen vooral vruchtlichamen langs extensief betreden paden (Keizer 1994; Ozinga 2001). Dit hangt waarschijnlijk vooral samen met de geringere strooiselophoping langs paden. Maar ook bij betreding geldt: overdaad schaadt. Uit Zwitsers onderzoek blijkt bijvoorbeeld dat bij intensieve betreding de vruchtlichaamproductie van de Trechtercantharel (*Cantharellus tubaeformis*) achteruitgaat (Egli et al. 1990; Egli et al. 2006).

3.2 Algemene maatregelen

3.2.1 Instandhoudingsbeheer in mycologische hotspots

Herkenning van mycologische hotspots

De habitattypen in Nederland verschillen sterk in de mycologische diversiteit. Een overzicht van habitattypen die relatief rijk zijn aan paddenstoelen wordt gegeven in tabel 3.4. De meeste habitattypen in deze tabel behoren tot de zogenaamde Natura 2000 habitattypen die opgenomen staan op de Europese habitatrictlijn (zie § 4.1). Daarnaast bevat de tabel drie biotopen die niet tot een Natura 2000 habitatype behoren, maar die wel een rijke mycoflora kunnen herbergen. Binnen de habitattypen met een potentieel rijke mycoflora gaat het vaak om specifieke milieucondities en een belangrijke stap bij het behoud van de paddenstoelendiversiteit in Nederland is een beter inzicht in deze abiotische randvoorwaarden. In hoofdstuk 5-19 worden daarvoor per beheertype handvatten gegeven.

Ook ruimtelijk gezien zijn de mycologische waarden vaak geconcentreerd in specifieke gebieden. Concentraties van gebieden met een rijke mycoflora ('mycologische hotspots') zijn met name te vinden in de Waddeneilanden, de kalkrijke duinen, het rivierengebied en de bossen in de Flevopolders. Elders in Nederland zijn gebieden met een rijke mycoflora teruggedrongen tot kleine elementen in het landschap. Opvallend hierbij is dat veel mycologische hotspots voorkomen buiten Natura 2000 gebieden en buiten de Ecologische Hoofdstructuur. Het gaat hierbij onder andere om landgoederen, oude lanen en schrale bermen (figuur 3.9). Deze biotopen vervullen daarmee een belangrijke refugiumfunctie.

Tabel 3.4: Habitattypen die in potentie relatief rijk zijn aan paddenstoelen met het hoofdstuk waarin ze besproken worden, het Natura 2000 habitatype (indien van toepassing) en een indicatie van de rijkdom aan soorten.

Biotoop	Hst.	N2000 habitatype	Aantal Soorten
Stuifzandheiden met struikhei (met boomgroepen)	07.1	2310	+++
Jeneverbesstruwelen	07.1	5130	+++
Zandverstuivingen (incl. primaire dennenbosjes)	07.2	2330	++++
Grijze duinen	08.2	2130	++++
Kruipwilgstruwelen	08.3	2170	+++
Blauwgraslanden	10.1	6410	+++
Heischrale graslanden, vochtig	10.1	6230 pp	+++
Stroomdalgraslanden	11/12.1	6120	+++
Kalkgraslanden	11.1.3	6210	+++
Heischrale graslanden, droog	11.1.4	6230 pp	+++
Glanshaver- en vossenstaarthooilanden	12.3	6510	+++
Vochtige alluviale bossen (Essen-iepenbos)	14.1	91E0B	++++
Droge hardhoutoibossen	14.1	91F0	++++
Elzenbroekbossen	14.2.3	91E0C	++++
Eiken-haagbeukenbossen	14.3	9160	+++++
Duinbossen	15.1	2180	+++++
Veldbies-beukenbossen	15.2	9110	++++
Beuken-eikenbossen met hulst	15.2	9120	++++
Oude eikenbossen	15.2	9190	++++
Naaldbossen (Grove den, Fijnspar)	16	-	++++
Park- en stinzenbos, landgoederen	17.3	-	+++++
Lanen en schrale wegbermen met bomen	19.7	-	+++++



Figuur 3.9: Mosrijke bermen in oude lanen vervullen een belangrijke refugiumfunctie voor paddenstoelen die in bossen zeldzaam geworden zijn (Landgoed Vennebroek; foto W. Ozinga).

Maatwerk bij het beheer van mycologische hotspots

Het herstel van mycologisch verarmde gebieden blijkt in praktijk vaak zeer lastig. Vooral na vermessing is dit herstel een zeer langzaam proces (zie ook § 3.1.1) en het herstel is vaak incompleet. De meest efficiënte strategie voor de duurzame bescherming van de mycologische diversiteit is daarom het behoud en waar mogelijk de versterking van bestaande mycologische hotspots onder het motto "voorkomen is beter dan genezen". In mycologische hotspots is het vooral belangrijk om verstoring door ingrijpende maatregelen te voorkomen. In veel gevallen geldt dat een continuering van het tot dan toe gebruikelijke beheer het meest gunstig is (mits dit niet recent veranderd is) en dat eventuele aanpassingen van het beheer maatwerk vragen.

Gebiedsspecifieke informatie en de rol van paddenstoelenwerkgroepen

Een praktisch knelpunt bij het behoud van mycologische hotspots is het feit dat de waardevolle terreindelen soms onvoldoende bekend zijn bij de terreinbeheerder. Kader 3.5. geeft enkele ingangen voor beheerders voor het vinden van informatie over gebieden met een waardevolle mycoflora.

Kader 3.5: Waar is informatie te vinden over mycologische hotspots?

In deze publicatie wordt per beheertypen een overzicht gegeven van de abiotische randvoorwaarden en het gewenste beheer voor de instandhouding van mycologische waarden (hoofdstuk 5-19). Deze informatie is echter niet gebiedsspecifiek. Hieronder enkele informatiebronnen:

- Veel informatie over paddenstoelen is te vinden op de website van de Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV) (<http://www.mycologen.nl/>);
- Door de NMV is een lijst opgesteld van de 200 voor paddenstoelen meest waardevolle kilometerhokken in Nederland, de zogenaamde 'mycologische kroonjuwelen' (Jalink 1999; Brouwer & Van Tweel 2003), zie: <http://www.mycologen.nl/downloads/kroonjuwelen.pdf>. De lijst is overigens toe aan een actualisatie (zie hoofdstuk 20, kennislacune A1).
- Voor actuele mycologische informatie over gebieden kan contact opgenomen worden met de Commissie Paddenstoelen en Natuurbehoud van de NMV of met regionale werkgroepen van de NMV (contactadressen zijn te vinden op de NMV site).
- De Werkgroep Paddenstoelenkartering Nederland van de NMV coördineert de karteringsactiviteiten van bijna zeshonderd waarnemers en beheert een bestand van bijna twee miljoen paddenstoelenwaarnemingen. Informatie over verspreiding en ecologie van soorten is beschikbaar via de 'digitale verspreidingsatlas': <http://www.verspreidingsatlas.nl/paddenstoelen>
- Veel informatie over Natura 2000 (habitattypen, gebieden, vegetatie en abiotische randvoorwaarden) is te vinden in het kennissysteem SynBioSys: <http://www.synbiosys.alterra.nl/natura2000>
- Voor specifieke vragen kan ook contact opgenomen worden met de auteurs van dit rapport (zie colofon).

De rol van paddenstoelenwerkgroepen

Bij het vergroten van de bekendheid van mycologische hotspots bij beheerders kunnen ook lokale of regionale paddenstoelenwerkgroepen een belangrijke rol vervullen. Goedwillende beheerders kunnen vaak weinig met inventarisatieverslagen met 'kale soortenlijsten' zonder toelichting van het 'verhaal achter de soorten' en zonder precieze kaarten waarop deze hotspots aangegeven worden. In dit document wordt per beheertypen een lijstje gegeven van kenmerkende paddenstoelen die kunnen dienen als 'kwaliteitsindicator'. Ook de abiotische randvoorwaarden die nodig zijn voor

de instandhouding van mycologische waarden worden per beheertype besproken in hoofdstuk 5-19. Deze informatie kan bijdragen aan beter op beheerders toegespitste adviezen.

3.2.2 Effecten van herstelmaatregelen op standplaatschaal

Een belangrijke bevinding van dit OBN project is dat ondanks het functionele belang van paddenstoelen er in Nederland nog zeer weinig meerjarig, vergelijkend onderzoek is gedaan naar het effect van beheermaatregelen op paddenstoelen. De in deze publicatie besproken maatregelen dienen dan ook vaak gezien te worden als vuistregels waarbij monitoring van de ontwikkeling gewenst is (zie § 3.2.4).

Wel is het duidelijk dat de hoge stikstofdepositie in Nederland één van de belangrijkste knelpunten vormt voor veel paddenstoelen waarbij de voedselrijke situatie zichzelf in stand houdt (zie § 3.1.1). De grote uitdaging voor het beheer van vermeste en verzuurde ecosystemen is daarom het doorbreken van de vicieuze cirkel door herstelmaatregelen die stikstofarmere omstandigheden creëren met een rijke mycoflora. In het kader van de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS) worden diverse herstelmaatregelen beschreven om de negatieve effecten van de hoge stikstofdepositie op de biodiversiteit en het functioneren van ecosystemen te beperken. Bij de bespreking van de mogelijkheden voor het beheer in hoofdstuk 5-19 wordt daarom zoveel mogelijk aangesloten bij deze herstelmaatregelen. Verdere details over de herstelmaatregelen zelf zijn te vinden in (Bal et al. 2012) en op de OBN website (www.natuurkennis.nl).

In tabel 3.5 wordt een beknopte samenvatting gegeven van de te verwachten effecten van herstelmaatregelen op paddenstoelen in mycologisch verarmde gebieden. De tabel is grotendeels gebaseerd op deskundigenoordeel en is bedoeld als een indicatie. Voor een verdere toelichting van de mogelijkheden en beperkingen van maatregelen wordt verwezen naar hoofdstuk 5-19. Voor de mycoflora kan vooral een gunstig effect verwacht worden van maatregelen die de ophoping van stikstofrijk strooisel verminderen en/of die de stikstofmineralisatie remmen. Een algemene randvoorwaarde voor de planning en uitvoering van maatregelen op gebiedsniveau is dat zorgvuldig omgegaan wordt met restpopulaties van bedreigde soorten (zie § 3.2.1).

Tabel 3.5: Overzicht van het effect van herstelmaatregelen op paddenstoelen in mycologisch verarmde gebieden (door vermesting, verzuring, verdroging). In mycologisch rijke gebieden is in veel gevallen een continuering van het reguliere beheer het gunstigst. De tabel sluit aan bij de herstelstrategieën zoals geformuleerd in het kader van de Programmatische Aanpak Stikstof. Doordat er nog vrijwel geen onderzoek gedaan is naar mycologische effecten van maatregelen gaat het in de meeste gevallen om een deskundigenoordeel.

++	Positief effect op mycoflora
+	Kan positief uitwerken op mycoflora maar vergt maatwerk (zie tekst voor randvoorwaarden)
0	Weinig effect
-	Overwegend negatief, zie tekst voor uitzonderingen
--	Negatief
	Zwart: niet van toepassing
	Grijs: maatregel/natuurtypecombinatie is niet onderzocht.

Habitatype (N2000-codering)	Plaggen (kleinschalig)	Ontgronden voormalige landbouwgrond	(Extra) maaien	Begrazen	Branden	Strooiselverwijderen	Dunnen	Opslag verwijderen	Ingrijpen soorten-samenstelling boomlaag	Toevoegen basische stoffen na plaggen	Herstel waterhuishouding (landschapsschaal)	Herstel wind/water-dynamiek (landschap)
Moerassen (-)			+					+			++	
Veenmosrietland en moerasheide (H7140B)	-		+					+			+	0
Trilveen (H7140A)	-		+					+		-	++	0
Actieve hoogvenen (H7110)								+/-			++	
Herstellende hoogvenen (H7120)	-		+	+/-				+/-			++	
Vochtige heiden, hogere zandgronden (H4010A)	+/-	+	+	+	+			+/-		+	++	
Vochtige heiden, laagveengebied (H4010B)	+/-	+	+					+/-			++	
Pioniervegaties met snavelbiezen (H7150)	++	++		+				+		-	+	
Binnenlandse kraaiheibegroeiingen (H2320)	+/-		+	++	+			-				++
Droge heiden (H4030)	+/-	+	+	++	+	+		-		+		
Jeneverbesstruwelen (H5130)	+	+		++		+	-	++				+
Stuifzandheiden met struikhei (H2310)	+		+	++	+			-				++
Zandverstuivingen (H2330) [incl. dennenbosjes]	+			++	+	+		+/-				++
Witte duinen (H2120)												++
Grijze duinen (H2130A/B)	-		+	++	-			+				++
Grijze duinen, heischraal (H2130C)	-		+	++	-			+			+	++
Duindoornstruwelen (H2160)	-											++
Kruipwilgstruwelen (H2170)	+/-		+	+/-				+			+	++
Vochtige duinvalleien (H2190)	+/-		+	+				+/-			+	+
Duinheiden met kraaihei (H2140A)	+/-	+	-	++	+			+/-			+	+
Duinheiden met struikhei (H2150)	+/-	+	-	++	+			+/-				+
Blauwgraslanden (H6410)	-	+	++	-				+		+	++	+
Vochtig hooiland (-)	-		++	-							++	
Droog schraalland op zand/leem, binnenland (-)	-	+	++	++				+		+		+
Kalkgraslanden (H6210)	-	+	++	++	-			+				
Heischrale graslanden (H6230)	-	+	++	++	++			+		+	+	
Bloemdijk (-)			++	+								
Kruiden- en faunarijk grasland (-)	-		++	+							+	
Glanshaver- en vossenstaarthooilanden (H6510)	-	+	++								+	+
Zilt- en overstromingsgrasland (1330)	-		++	+							+	
Vochtige alluviale bossen (H91E0)						-	-		+/-		++	+
Droge hardhoutoobossen (H91F0)				-			-		+/-	+	+	+
Hoogveenbossen (H91D0)							-				++	
Eiken-haagbeukenbossen (H9160)							-		+/-			
Duinbossen, droog (H2180A)				+				+	+/-			++
Duinbossen, vochtig (H2180B)							-		+/-		+	
Duinbossen, binnenduintrand (H2180C)						+/-	-		+/-	+	+	++
Oude eikenbossen (H9190)	+/-			+		+/-	-	+	+/-			
Beuken-eikenbossen met hulst (H9120)				+		+/-	-		+/-			
Veldbies-beukenbossen (H9110)									+/-			
Naaldbos (-)	+/-			+	+	+/-	-	+	-	+		+
Cultuurhistorische bossen (-)			++	+		+/-	-	+	+/-	+	+	+
Nog om te vormen voormalige landbouwgrond (-)		++	++	+				+	+/-		++	
Lanen en schrale wegbermen met bomen (-)			++					+	+/-	+	+	

3.2.3 Herstelmaatregelen op landschapsschaal

Stimuleren van landschapsvormende processen in grote dynamische gebieden

In veel Nederlandse landschappen is de dynamiek van landschapsvormende processen sterk gereduceerd. Hierbij kan gedacht worden aan grootschalige inundatie, actieve meandering, erosie en sedimentatie. Dit leidt tot een soort vergrijzing van het landschap waarin slechts op zeer beperkte schaal op een natuurlijke manier pionierstadia ontstaan met een N-arme minerale bodem. Aan de andere kant wordt de vegetatie in veel natuurgebieden door het beheer als het ware gefixeerd in een bepaald ontwikkelingsstadium. Het resultaat is dat er in veel natuurgebieden een gebrek is aan zowel jonge als aan oude ontwikkelingsstadia.

In grote natuurgebieden biedt het stimuleren van natuurlijke dynamiek de beste garantie voor gevarieerde, veerkrachtige landschappen met zowel jonge als oude successiestadia (zie ook Schipper et al. 2010; Van Tooren & De Graeff 2013). Dit leidt ook voor paddenstoelen waarschijnlijk tot een duurzamer perspectief dan het via actief beheer fixeren van de ontwikkeling van soortenrijke jonge of middeloude ontwikkelingsstadia. Het gunstige effect van kleinschalige bodemdynamiek lijkt op het eerste gezicht misschien paradoxaal: op standplaatsniveau zijn individuen van veel (maar niet alle) soorten gevoelig voor bodemverstoring, maar op landschapniveau is voor het regionale voortbestaan van deze soorten vaak wel kleinschalige dynamiek nodig voor het creëren van microhabitats voor pioniersoorten en minder concurrentiekrachtige soorten en voor het op peil houden van de basenverzadiging van de bodem (Peay et al. 2009). De beste mogelijkheden hiervoor zijn aanwezig in het kustgebied, het rivierengebied, in grote beekdalsystemen zoals de Hunze en in grote stuifzandgebieden.

Bodemdynamiek via multifunctioneel terreingebruik of cyclisch beheer

In de meeste Nederlandse landschappen zijn de mogelijkheden voor het herstel van landschapsvormende processen zeer beperkt. In vermeste en verzuurde terreinen kunnen menselijke verstoringen echter plaatselijk bijdragen aan het beschikbaar komen van mineraalrijke, lemige grond. Multifunctioneel terreingebruik kan daardoor soms samengaan met aanzienlijke mycologische waarden. De uitdaging hierbij is het vinden van de gulden middenweg met voldoende ruimtelijke variatie in dynamiek. Voorbeelden van multifunctioneel landgebruik met een rijke mycoflora zijn: leemgroeves (o.a. Staverden, Dorst), opgespoten terreinen (o.a. Moerdijk, Ruigoord, Eemshaven), bosaanplant op diep geploegde voormalige landbouwgrond (zie hoofdstuk 18), mijnsteenstorten (o.a. diverse rijke groeiplaatsen van Parasolzwammen in Limburg), militair gebruik in defensie terrein (o.a. Havelte, Harskamp).

In landschappen die van nature een hoge dynamiek kennen, zoals het kustgebied en het rivierengebied, wordt soms gekozen voor het actief creëren van jonge successiestadia met een voedselarme, minerale bodem via cyclisch beheer (o.a. Peters et al. 2006). Ook in grote stuifzandgebieden kan cyclisch beheer een belangrijke rol spelen bij het op landschapsschaal behouden van paddenstoelenrijke pionierbossen (zie § 7.2).

3.2.4 Lerend beheren met behulp van monitoring

Het is bij de planning van ingrepen van groot belang dat de natuurwaarden, waaronder die van paddenstoelen bekend zijn voordat aan de uitvoering van de maatregel wordt begonnen. Dit is des te urgenter in die gevallen dat op

basis van de terreinkenmerken al te vermoeden is dat er belangrijke mycologische waarden aanwezig kunnen zijn (zie hoofdstuk 5-19).

Net als bij andere soortgroepen is het effect van maatregelen op de mycoflora vaak afhankelijk van diverse milieufactoren zodat maatwerk geveerd wordt in combinatie met fingerspitzengefühl van beheerders. Er vindt in Nederland vrijwel geen gericht onderzoek plaats naar de effecten van beheermaatregelen op de mycoflora zodat er op dit gebied nog de nodige kennislacunes zijn (zie hoofdstuk 20, punt A2). Door paddenstoelen te betrekken bij monitoring kan tijdig bijgestuurd worden indien wenselijk. Dit is vooral van belang bij experimentele maatregelen waarvoor nog onvoldoende praktijkervaring is opgedaan. Dit is met name actueel voor diverse herstelmaatregelen voor Natura 2000 habitattypen (zie § 4.1.2). Dit zogenaamde 'lerend beheren' is afhankelijk van een goede monitoring. Paddenstoelen hebben hierbij op drie vlakken een duidelijke toegevoegde waarde ten opzichte van andere soortgroepen doordat:

- (1) Paddenstoelen aanmerkelijk sneller reageren op veranderingen in milieucondities dan hogere planten (door hun veel hogere dispersiecapaciteit) zodat ze als procesindicatoren actuelere informatie geven. Bovendien kunnen paddenstoelen in sommige habitattypen mogelijk gebruikt worden voor het inschatten van de abiotische potenties voor minder mobiele soortgroepen zoals vaatplanten en bodemfauna;
- (2) Paddenstoelen informatie kunnen geven over aanvullende factoren zoals veranderingen in de koolstof- en nutriëntenkringloop en het functioneren van het bodemvoedselweb. Vooral in habitattypen met een relatief hoge diversiteit aan paddenstoelen (zie tabel 4.2) zijn paddenstoelen daardoor waarschijnlijk geschikt als milieu-indicator, maar er is nog geen operationeel indicatie-systeem (zie hoofdstuk 20, kennislacune A1);
- (3) In sommige habitattypen is het aantal vaatplanten zeer beperkt ten opzichte van het aantal soorten paddenstoelen. Biotopen waar paddenstoelen een toegevoegde waarde kunnen hebben zijn met name de armste varianten van droge bossen en naaldbossen (hst. 15 en 16), met oude bomen beplante wegbermen en lanen (§ 19.7), en bepaalde graslanden (wasplaatgraslanden - zie § 11.1).

Bij de kartering of monitoring van bedreigde en/of indicatieve paddenstoelen is het gewenst om de groeiplaatsen zo gedetailleerd mogelijk vast te leggen (perceelsniveau of puntwaarnemingen). De gegevens kunnen dan later ook gebruikt worden om bijzondere soorten te ontzien bij nieuwe maatregelen (dus meervoudig gebruik van de verzamelde gegevens).

4 Paddenstoelen in het beleid

4.1 Europese verplichtingen via Natura 2000

4.1.1 Natura 2000-habitattypen

De Vogelrichtlijn en de Habitatrichtlijn zijn de hoekstenen van de Europese wetgeving over de instandhouding van de natuur. Beide richtlijnen samen vormen het meest ambitieuze en grootschalige initiatief dat ooit is genomen om het natuurlijke erfgoed in de hele EU in stand te houden. Het gaat hierbij om een lijst met te beschermen soorten en habitattypen (de 'Natura 2000-habitattypen'). Op de Europese lijst met te beschermen soorten staan geen paddenstoelen opgenomen, maar de paddenstoelen vormen wel een wezenlijk onderdeel van de kwaliteit van veel te beschermen habitattypen.

Voor de bescherming van habitattypen dienen de EU lidstaten beschermde gebieden aan te wijzen, die tezamen een Europees ecologisch netwerk van beschermde natuurgebieden vormen: Natura 2000. In de verdragen is afgesproken dat de lidstaten van de EU alle maatregelen nemen die nodig zijn om een 'gunstige staat van instandhouding' van de op de bijlage van de richtlijn genoemde soorten en habitattypen te realiseren. Dit EU beleid vormt daarmee de basis voor het nieuwe Nederlandse natuurbeleid en ook voor de uitwerking van systeem van natuurtypen en beheertypen vormt dit EU beleid een belangrijk kader.

4.1.2 Typische soorten

Het beoordelen van de staat van instandhouding van habitattypen op nationaal niveau vindt plaats aan de hand van vijf aspecten, waarvan het voorkomen van 'typische soorten' er één is. Het voorkomen van typische soorten in een bepaald gebied kan beschouwd worden als een indicator voor een goede kwaliteit van het betreffende habitatype in het gebied. Nederland heeft inmiddels een lijst van typische soorten opgesteld. Voor vijf habitattypen worden ook paddenstoelen opgevoerd als typische soorten. Het gaat in totaal om 18 soorten (tabel 4.1).

Voor de monitoring van typische soorten kan gebruik gemaakt worden van het karteringsbestand van de NMV en voor een deel van de bossoorten ook van het Netwerk Ecologische Monitoring. Voor een betrouwbare en robuuste monitoring op gebiedsniveau kan het wenselijk zijn om in aanvulling op de typische soorten gebruik te maken van aanvullende soorten omdat anders de trends teveel afhankelijk zijn van toevallige populatiefluctuaties van een beperkt aantal soorten (Lüderitz 2005, 2010; Senn-Irlet et al. 2007; Arnolds & Veerkamp 2008; Dahlberg et al. 2010). In deze publicatie wordt een voorstel gedaan van soorten die hiervoor geschikt zijn en die gebruikt kunnen worden als kwaliteitsindicatoren. In de tabellen van kenmerkende soorten staan soorten die we voorstellen als aanvullende soorten voor monitoring

gemarkeerd ('V'). Paddenstoelen kunnen vooral een belangrijke rol spelen bij de monitoring van paddenstoelenrijke habitattypen die relatief arm zijn plantensoorten (zie tabel 4.2).

Tabel 4.1: Typische soorten per Natura 2000 habitatype.

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Natura 2000 habitatype
Duinfranjoehod	Psathyrella ammophila	Witte duinen
Duinstinkzwam	Phallus hadriani	
Duinveldridderzwam	Melanoleuca cinereifolia	
Helmharpoenzwam	Hohenbuehelia culmicola	
Zandtulpje	Peziza ammophila	
Zeeduinchampignon	Agaricus devoniensis	
Koraalspoorstekelzwam	Kavinia alboviridis	Jeneverbesstruwelen
Hanenkam (Cantharel)	Cantharellus cibarius	Oude eikenbossen op leemarme bodem
Regenboogrussula	Russula cyanoxantha	
Smakelijke russula	Russula vesca	
Zwavelmelkzwam	Lactarius chrysorrheus	
Broos vuurzwammetje	Hygrocybe helobia	Overgangs- en trilvenen (veenmosrietlanden)
Kaal veenmosklokje	Galerina tibiicystis	
Moerashoningzwam	Armillaria ectypa	
Veenmosbundelzwam	Pholiota henningsii	
Veenmosgrauwkop	Lyophyllum palustre	
Veenmosvuurzwammetje	Hygrocybe coccineocrenata	
Witte berkenboleet	Leccinum niveum	Hoogveenbossen

Tabel 4.2: Natura 2000-habitattypen die relatief rijk zijn aan paddenstoelensorten ten opzichte van het aantal plantensoorten (met een indicatie van de soortenrijkdom). Habitattypen gemarkeerd met een * zijn aangewezen als 'prioritair habitatype' waarvoor Nederland zich extra zal inspannen voor de bescherming.

Habitatype	Diversiteit	
	Mycoflora	Mycoflora > Vaatplanten
Witte duinen [H2120]	++	+
Grijze duinen [H2130]*	++++	++
Kruipwilgstruwelen [H2170]	++++	++
Duinbossen [H2180]	+++++	+++
Zandverstuivingen [H2330] (incl. dennenbosjes)	++++	+
Jeneverbesstruwelen [H5130]	+++	+
Heischrale graslanden [H6230]*	+++	+
Veldbies-beukenbossen [H9110]	+++++	+++
Beuken-eikenbossen met hulst [H9120]	++++	++
Eiken-haagbeukenbossen [H9160]	++++	+
Oude eikenbossen [H9190]	+++++	+++
Hoogveenbossen [H91D0]*	++	+++
Vochtige alluviale bossen [H91E0]*	+++	+
Droge hardhoutoobossen [H91F0]	++++	++

4.1.3 Programmatische aanpak stikstof en herstelstrategieën

Zoals besproken in hoofdstuk 3 vormt de hoge stikstofdepositie één van de grootste knelpunten voor paddenstoelen. In het kader van de 'Programmatische Aanpak Stikstof' (PAS) werkt een aantal overheden samen om bij Natura 2000-gebieden twee doelen tegelijk te bereiken. Aan de ene kant is het de bedoeling om de achteruitgang van de biodiversiteit in bedreigde habitattypen, voor zo ver die het gevolg is van stikstofdepositie, tot staan te brengen en om te zetten in herstel. Aan de andere kant wordt er weer ruimte gecreëerd voor nieuwe economische activiteiten met stikstofuitstoot in de buurt van Natura 2000 gebieden. Naast maatregelen om de depositie van stikstof te verminderen zijn er andere factoren die bij kunnen dragen aan het behoud en herstel van bedreigde habitattypen in de Natura 2000-gebieden. Om die te stimuleren zijn per habitatype herstelmaatregelen opgesteld en gebundeld in herstelstrategieën. Om de maatregelen te kiezen die het beste effect zullen hebben, is er per gebied een specifieke analyse nodig, waarin behalve de habitatkenmerken ook de kenmerken van de landschappelijke omgeving een rol zullen spelen (zie PAS website: <http://pas.natura2000.nl/>).

4.2 Natuurbeleid in Nederland

4.2.1 Paddenstoelen in het nationale en provinciale beleid

Flora- en Faunawet

De bescherming van in het wild voorkomende planten, paddenstoelen en dieren is geregeld in de *Flora- en Faunawet*. Het uitgangspunt van de Flora- en faunawet is 'nee, tenzij'. Dit betekent dat alles wat schadelijk is voor bedreigde soorten verboden is. Van het verbod ('nee') kan alleen onder bepaalde voorwaarden ('tenzij') worden afgeweken. Er zijn in de Flora- en faunawet geen beschermdde paddenstoelen opgenomen. Wel geldt een zorgplicht voor alle planten, paddenstoelen en dieren, beschermd of niet.

Algemene Plaatselijke Verordening van gemeenten

Diverse gemeenten hebben in hun *Algemene Plaatselijke Verordening* een bepaling opgenomen die het plukken of in het bezit hebben van paddenstoelen verbiedt.

Paddenstoelen in provinciaal natuurbeleid

In 2007 is het soortenbeleid van koers veranderd. In plaats van gericht te zijn op individuele bedreigde soorten, richt het zogenoemde leefgebiedenbeleid zich meer dan voorheen op groepen van soorten die een gezamenlijk biotoop delen. De benadering geldt ook voor locaties die niet horen bij beschermdde natuurgebieden. Daarnaast wordt meer integratie in andere beleidsterreinen, plannen en maatregelen gezocht. Voor paddenstoelen is een 14-tal bedreigde 'ambassadeursoorten' geselecteerd (tabel 4.3; Keizer 2007). Als gevolg van deze regeling zijn o.a. in de provincies Flevoland en Noord-Brabant voor paddenstoelen belangrijke gebieden versterkt (Joop & Bal 2008; Bremer 2010; Wallis de Vries et al. 2010). Verder worden in enkele provincies paddenstoelen op beperkte schaal gebruikt als indicatororganismen voor het beleid. Zo worden in de provincies in Drenthe, Overijssel, Utrecht en Limburg paddenstoelen gebruikt als indicatoren voor vermesting en verzuring in het kader van de Wet Ammoniak en Veehouderij (WAV; Arnolds, Bremer & Chrispijn 2007; Bremer 2007).

Tabel 4.3: Geselecteerde paddenstoelsoorten in het kader van de Leefgebiedenregeling

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Groeiplaats
<i>Amanita ceciliae</i>	Prachtamaniet	Oude eikenlanen op klei
<i>Armillaria ectypa</i>	Moerashoningzwam	Laagveenmoeras
<i>Boletus impolitus</i>	Goudporieboleet	Oude eikenlanen op klei
<i>Cortinarius armillatus</i>	Armbandgordijnzwam	Vochtig berkenbos
<i>Faerberia carbonarium</i>	Brandplekribbelzwam	Brandplekken
<i>Geastrum schmidelii</i>	Heideaardster	Open duinterrein
<i>Gomphidius glutinosus</i>	Slijmige spijkerzwam	Padranden in fijnsparrenbos
<i>Hericium erinaceum</i>	Echte pruikezwam	Oude beukenbomen
<i>Hydnellum concrescens</i>	Gezoneerde stekelzwam	Oude lanen op schrale bodem
<i>Hygrocybe psittacina</i>	Papegaaizwammetje	Schraalgrasland
<i>Inonotus dryadeus</i>	Eikenweerschijnzwam	Oude eikenlanen op klei
<i>Myriostoma coliforme</i>	Peperbus	Duinstruweel
<i>Peziza ammophila</i>	Zandtulpje	Stuivende duinen
<i>Tricholoma equestre</i>	Gele ridderzwam	Korstmossen-dennenbos

4.2.2 Nederlandse Rode Lijst

Voor paddenstoelen is een herziene Rode Lijst gepubliceerd in de Staatscourant van 2009 (publicatie 13201) op basis van het basisrapport uit 2008 (Arnolds & Veerkamp 2008). De Rode Lijst paddenstoelen heeft vooral een signaleringsfunctie. De lijst wordt onder andere gebruikt om te toetsen of de beleidsdoelen over biodiversiteit worden gehaald.

Bij een vergelijking van de herziene Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008) met haar voorganger (Arnolds & Kuyper 1996) zijn de meest in het oog springende verschillen:

- Het percentage paddenstoelsoorten dat opgenomen staat op de Rode Lijst is gedaald van 67 naar 62%. Deze daling is het sterkst bij mycorrhizavormers (daling van 77% naar 69%). Het herstel van een deel van de soorten hangt zeer waarschijnlijk samen met een verminderde depositie van vermestende en verzurende stoffen. De daling bij mycorrhizavormers heeft vooral plaatsgevonden bij soorten van open (park)bossen, lanen en wegbermen (van 83% naar 66%) en in veel mindere mate bij bossoorten.
- Wanneer gekeken wordt naar de zware categorieën op de Rode Lijst (bedreigd, ernstig bedreigd en verdwenen) dan ontstaat een ander beeld. Hier zijn de mycorrhizavormers het best vertegenwoordigd. Vermoedelijk is voor een groot deel van mycorrhizavormers de stikstofdepositie nog steeds te hoog. Ook spelen na-ijlingseffecten een belangrijke rol (zie § 3.1.1).
- Een opmerkelijke conclusie is dat momenteel de sterkste bedreigingen voor paddenstoelen zich voordoen buiten de bossen in biotopen die traditioneel door mycologen minder bezocht worden. Opvallend hoog is het percentage Rode Lijst soorten in venen en moerassen (86%), schrale graslanden (83%), heiden en zandverstuivingen (79%), brandplekken (96%).
- Paddenstoelen van het boerenlandschap zijn in de herziene Rode Lijst sterker vertegenwoordigd. Hieronder bevinden zich enkele eertijds karakteristieke en algemene soorten met een opvallend sterke achteruitgang (>50%), zoals de Gewone weidechampignon (*Agaricus campestris*; figuur 12.3), Puntig kaalkopje (*Psilocybe semilanceata*; figuur 11.6), Kleine Korrelinktzwam (*Coprinopsis stercorea*), en de Kleefsteelstropharia (*Stropharia semiglobata*).



Figuur 4.1: De Hanekam (Cantharellus cibarius) is gevoelig voor zowel vermesting als verzuring. Dankzij de verbeterde luchtkwaliteit heeft zich vanaf de eeuwwisseling een voorzichtig herstel ingezet (foto E. Arnolds).

4.2.3 Soorten waarvoor Nederland internationale verantwoordelijkheid heeft

Bij het behoud van biodiversiteit heeft ons land een extra grote verantwoordelijkheid voor drie groepen soorten: (1) Soorten die op Europese schaal bedreigd zijn en die opgenomen staan op de Europese Rode Lijst (concept), (2) Soorten waarvoor Nederland een belangrijk aandeel heeft in het verspreidingsgebied, en (3) soorten met een beperkt areaal die in Nederland beschreven zijn (typelocatie). Voor diverse soortgroepen is het criterium 'internationale betekenis van Nederland' gebruikt bij de selectie van doelsoorten voor het natuurbeleid (Bal et al. 2001; Joop & Bal 2008; Bouwma et al. 2012. Voor paddenstoelen is een dergelijke lijst nog niet is opgesteld, maar vermoedelijk is het aandeel soorten dat aan deze criteria voldoet voor paddenstoelen aanmerkelijk hoger dan voor vaatplanten (zie figuur 4.2).



Figuur 4.2: De Avondroodstekelzwam (Sarcodon jaeides) komt in Nederland aanmerkelijk meer voor dan in de ons omringende landen en het is één van de vele paddenstoelensoorten waarvoor Nederland een grote internationale verantwoordelijkheid heeft (foto W. Ozinga / D. Terwisscha).

Hoofdstuk 5^t/m 19 - Mycoflora per natuurtype: zie band 2

In hoofdstuk 5-19 worden de voor paddenstoelen belangrijke biotopen besproken. Vanwege de omvang van deze hoofdstukken zijn ze opgenomen in een aparte band. De nummering van hoofdstukken en paragrafen in deel 2 komt overeen met de nummering van 'natuurtypen' respectievelijk 'beheertypen' uit de index natuur en landschap. Zie § 1.4 voor een nadere toelichting of de website <http://www.natuurkennis.nl/>.

20 Kennislacunes

In dit hoofdstuk worden de belangrijkste kennislacunes besproken zoals die in de afzonderlijke hoofdstukken worden gesignaleerd. De vragen zijn geclusterd in twee groepen:

1. In de eerste plaats worden kennislacunes geformuleerd waarbij toegepast onderzoek op korte termijn kennis kan genereren die direct toepasbaar is voor beheerders.
2. Daarnaast wordt een overzicht gegeven van kennislacunes die primair betrekking hebben op het genereren van fundamentele kennis over de leefwijze van paddenstoelen en hun rol binnen het ecosysteem. Antwoorden op de bijbehorende kennisvragen zullen op de korte termijn waarschijnlijk niet leiden tot aanpassingen in het natuurbeheer. Wel geeft het beantwoorden van deze vragen meer inzicht in de consequenties van het zeldzamer of algemener worden van bepaalde groepen paddenstoelen voor het functioneren van ecosystemen en de mate waarin paddenstoelen bijdragen aan ecosystemendiensten. De insteek hierbij is hoofdzakelijk vanuit de ecosystemeprocessen en ecosystemendiensten. Vragen over soorten of soortengroepen zijn opgenomen, indien het voorkomen van deze soorten als indicatief (procesindicatoren) of cruciaal (sleutelsoorten) voor deze processen kunnen worden beschouwd.

Bij de eerste groep vragen is beschrijvend en experimenteel onderzoek in het veld vaak de aangewezen weg, terwijl voor de tweede groep vragen ook fundamenteel onderzoek onder meer gecontroleerde omstandigheden (laboratoria, kassen) nodig zijn. Beide typen vragen hangen nauw met elkaar samen en om die reden is bij de eerste groep vragen aangegeven welke onderliggende fundamentele vragen uiteindelijk beantwoord moeten worden om de vragen van de beheerder beter te kunnen beantwoorden. Ook bij de vragen van de tweede categorie is aangegeven op welke wijze zij samenhangen met vragen voor toepassingen in de beheerpraktijk. Daarmee is gestreefd naar het inzichtelijk maken hoe fundamenteel onderzoek en onderzoek ten behoeve van beheervragen elkaar wederzijds kunnen versterken. Binnen beide categorieën zijn de kennislacunes geprioriteerd op basis van commentaar van de begeleidingscommissie.

20.1 Kennis voor toepassingen in het beheer

A. Kennislacunes waarbij toegepast onderzoek directe kennis voor beheerders genereert

A1. Indicatiefunctie

Voor de beheerpraktijk kan een systeem van indicatiewaarden (met name van goed herkenbare soorten) de beheerder in sommige habitattypen inzicht

geven in (1) veranderingen in de milieucondities en (2) mycologische waarden van terreinen.

Wat betreft het eerste punt hebben paddenstoelen hierbij op drie vlakken een duidelijke toegevoegde waarde ten opzichte van andere soortgroepen doordat:

- Ze aanmerkelijk sneller reageren op veranderingen in milieucondities dan hogere planten (door hun veel hogere dispersiecapaciteit). Paddenstoelen kunnen in sommige habitattypen mogelijk gebruikt worden voor het inschatten van de abiotische potenties voor minder mobiele soortgroepen zoals vaatplanten en bodemfauna;
- Ze informatie kunnen geven over aanvullende factoren zoals veranderingen in de koolstof- en nutriëntenkringloop en het functioneren van het bodemvoedselweb;
- In sommige habitattypen is het aantal vaatplanten zeer beperkt ten opzichte van het aantal soorten paddenstoelen.

Biotopen waar paddenstoelen een toegevoegde waarde kunnen hebben zijn met name de armste varianten van droge bossen en naaldbossen (hst. 15 en 16), lanen en met oude bomen beplante wegbermen (§ 19.7), en bepaalde graslanden (hst. 10-13, met name wasplaatgraslanden - zie kader 11.3).

Wat betreft het tweede punt geldt dat het beleid streeft naar tot stilstand brengen van biodiversiteitsverlies van alle soorten organismen. Hier kan een waarderingssysteem voor mycologisch waardevolle gebieden helpen om de ligging van actuele mycologische hotspots in beeld te brengen (de hierover beschikbare informatie is inmiddels sterk verouderd). De informatie in dit rapport over kenmerkende soorten per biotoop kan een goede basis bieden voor de ontwikkeling van een eenvoudig waarderingssysteem.

Een systeem van indicatiewaarden kan de huidige praktijk van "kale soortenlijsten waar de beheerder weinig mee kan" vervangen en leiden tot informatie waarmee de beheerder, in samenwerking met mycologen, aspecten van natuurkwaliteit en natuurherstel kan beoordelen. De rol van vrijwilligers en PGO's bij de monitoring van indicatieve soorten staat internationaal recent sterk in de belangstelling ('citizen science'). Voor de ontsluiting van informatie kan aangehaakt worden bij het kennissysteem SynBioSys met informatie over plantengemeenschappen en Natura 2000 (Schaminee, Hennekens & Ozinga 2007). Voor de monitoring zelf kan gebruik gemaakt worden van de ervaringen zoals die opgedaan zijn bij het meetnet bospaddenstoelen in het kader van het Netwerk Ecologische Monitoring.

Voorbeelden van mogelijk bruikbare systemen voor vaststellen van indicatiewaarden:

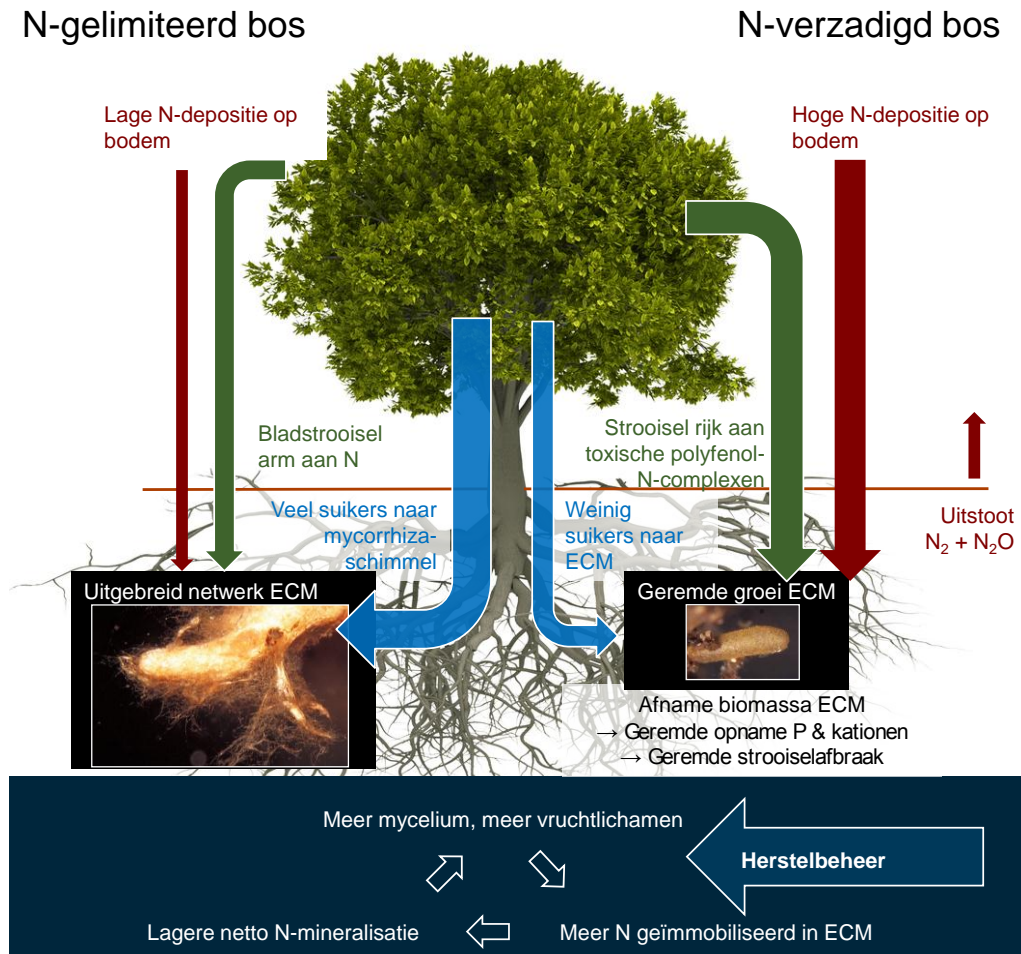
- a) Verhoudingen tussen het aantal soorten van verschillende functionele groepen. In de eerste plaats de verhouding tussen ectomycorrhizapaddenstoelen : strooiselafbrekers. Daarnaast kan een verdere verfijning plaatsvinden op basis van subgroepen. Een dergelijk systeem geeft een globale indicatie over de nutriëntenkringloop en de 'vitaliteit' van het bos (zie § 2.3 en 2.4);
- b) (gewogen) som van aantal soorten Wasplaten en andere soorten met vergelijkbare ecologie en levenswijze (Satijnzwammen, Knotszwammen, Aardtongen; zie § 11.1). Deze informatie kan met name interessant zijn in relatie tot informatie over bodemchemie zoals pH, de beschikbaarheid van verschillende fosfaatvormen (fosfaatspecië) en de aard van de

organische stof (humusprofiel). Daarnaast kan de informatie gekoppeld worden met informatie over soortensamenstelling van de vegetatie (vaatplanten en mossen; ook in het licht van de mogelijkheid dat deze soorten met hogere planten of mossen zijn geassocieerd, zie kennisvraag B3).

- c) Indicatiewaarde voor de aard en kwaliteit van organisch materiaal in het humusprofiel (zie § 2.4 en 2.3). Een dergelijk systeem kan met name in bossen nuttig zijn voor het monitoren van veranderingen in de nutriëntenkringloop en het bodemvoedselweb (voor onderliggend fundamenteel onderzoek, zie punt B2-B4).
- d) (gewogen) som van soorten houtpaddenstoelen die karakteristiek zijn voor oude bossen met veel groot dood hout in alle verteringsstadia (zie § 2.5) in relatie tot gegevens over kwantiteit en diversiteit van groot hout van verschillende verteringsstadia en de grootte en connectiviteit van het natuurgebied.
- e) Risico-inschatting van parasitaire houtafbrekende paddenstoelen op oude bomen in bossen, parken en lanen. De aanwezigheid van deze paddenstoelen kan leiden tot verhoogd risico voor de recreant (en een verhoogd risico vanwege aansprakelijkheid voor de beheerder). Enerzijds lijkt een differentiatie gewenst naar de aard van het risico (groter langs wegen dan in bosreservaten of in minder toegankelijke bossen / struinnatuur). Anderzijds lijkt een betere risico-inschatting afhankelijk van de paddenstoelensorten gewenst (zie § 2.5).

A2. Beheer van voor paddenstoelen belangrijke habitats, met name van habitats waarvoor Nederland een bijzondere verantwoordelijkheid heeft

Bij het opstellen van dit rapport bleek dat er in Nederland nog opvallend weinig onderzoek is gedaan naar de factoren die de variatie in soortensamenstelling van paddenstoelengemeenschappen sturen. Met name over het effect van verschillende beheermaatregelen is nog onvoldoende bekend (ingrepen in de strooiselhuishouding, aanpassen van de mineralenbalans, bekalken, dunnen, begrazing). Een groot deel van de maatregelen die in het rapport beschreven staan betreffen vuistregels of hypothesen gebaseerd op een deskundigenoordeel. Voor een inzicht in de mogelijkheden om de mycoflora via aangepast beheer te stimuleren is meer kwantitatief onderzoek nodig. Dit is met name van belang in habitattypen met een zeer rijke mycoflora zoals 'Wasplatengraslanden' en voor habitattypen waar paddenstoelen een sleutelrol vervullen zoals droge bossen (zie figuur 20.1). Hier kan deze kennis nuttig zijn bij het verhogen van de effectiviteit van herstelstrategieën in het kader van de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS). Voor onderliggend fundamenteel onderzoek zie B2-4



Figuur 20.1: Een belangrijke kennislacune is het effect van herstelmaatregelen op ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen (ECM) en strooiselafbrekende paddenstoelen in bossen. In § 3.1.1 wordt beschreven welke processen een rol spelen bij een hoge N-depositie in van nature N-arme bossen (verschuiving van links naar rechts). Het is onduidelijk of en hoe herstelbeheer kan bijdragen aan een verschuiving naar links in de figuur.

A3. De interactie tussen boomsoort, humusprofiel en mycoflora

Bij bosbeheerders is een toenemende belangstelling voor aanplant van boomsoorten die het buffervermogen van de bodem kunnen verbeteren doordat ze van diepere lagen basische kationen naar boven kunnen pompen. Daarnaast zijn deze bomen vaak gekarakteriseerd door strooisel van hogere kwaliteit (lagere gehalten aan lignine en polyfenolen) en betere afbreekbaarheid, hetgeen een ontwikkeling van gedegenereerde humusprofielen in de richting van een mull-profiel kan bevorderen en positieve effecten kan hebben op het bodemvoedselweb. De meeste van deze boomsoorten vormen arbusculaire mycorrhiza en zijn voor paddenstoelen, met name ectomycorrhizapaddenstoelen, minder interessant. Merkwaardigerwijze zijn sommige van deze bossen (bijvoorbeeld met esdoorn) ook voor strooisel afbrekende paddenstoelen erg arm. De oorzaken daarvoor zijn nog onvoldoende begrepen. Linde vormt ectomycorrhiza en zou dus voor paddenstoelen aantrekkelijker kunnen zijn. Het is echter nog onvoldoende bekend welke bijdrage linde zou kunnen leveren aan de in stand houding van een hoge diversiteit van (meer generalistische)

ectomycorrhizapaddenstoelen. Evenmin is bekend hoe de samenstelling van de strooisel afbrekende paddenstoelen is bij een grotere rol voor linde in het Nederlandse bos. Dit punt sluit aan op de komende kennisagenda OBN, waarin gesteld is: *"Voor de bostypen in de verschillende landschappen is weinig kennis voorhanden over de interactie tussen dominantie van boomsoorten (eik, beuk, linde), lichtdoordringing, bodemchemie, de vorming van strooisel en humus en de rol van mycorrhizapaddenstoelen"*. Daarnaast is dit punt mogelijk van belang in het licht van vraagstukken van klimaatverandering, waardoor concurrentieverhoudingen tussen bomen met ectomycorrhiza en arbusculaire mycorrhiza kunnen verschuiven, hetgeen zich kan vertalen in veranderingen in bodemchemie, bodemvoedselweb (met bovengrondse gevolgen voor o.a. insectenetters) en flora.

A4. Ecosysteemdiensten door paddenstoelen en schimmels

Sinds enkele jaren is er in het natuurbeleid een verschuiving plaats van de bescherming van intrinsieke waarde van biodiversiteit naar een grotere focus op de diensten die ecosystemen aan mensen kunnen leveren ('ecosysteemdiensten') en op het vergroten van draagvlak voor natuurbeheer. Los van de sleutelrol voor het functioneren van ecosystemen, leveren paddenstoelen een breed palet van ecosysteemdiensten aan mensen. De meest bekende en zichtbare dienst is de productiedienst die wordt geleverd door een grote groep eetbare, maar nog niet kweekbare paddenstoelen (b.v. cantharel, eekhoorntjesbrood, truffel). Minder bekende, maar minstens zo belangrijke diensten ('onzichtbare diensten') zijn ondersteunende en regulerende diensten zoals bijdrage aan primaire productie van planten (mycorrhiza), koolstofopslag, bescherming tegen stress en plagen, en bodemregeneratie.

- f) Een compleet overzicht (zowel in de wetenschappelijke vakliteratuur als in meer populaire artikelen) over ecosysteemdiensten door paddenstoelen ontbreekt nog. Het beter zichtbaar maken van zulke ecosysteemdiensten kan het draagvlak voor een paddenstoelenvriendelijk beheer bevorderen, met name wanneer paddenstoelen profiteren van een landschapsecologische visie en kunnen meeliften met beheer gericht op andere soortgroepen.
- g) Beter inzicht in de ecosysteemdiensten van paddenstoelen kan mogelijk ook leiden tot nieuwe vormen van beheer die ecosysteemdiensten de van paddenstoelen (o.a. koolstofopslag) kunnen versterken in een veranderend klimaat.

A5. Afwegingskader voor mycologische rijkdom van oude naaldbossen

Van de Nederlandse naaldbossen is waarschijnlijk 5-10% mycologisch waardevol. In een deel van deze naaldbossen wordt gestreefd naar een omvorming naar meer natuurlijke bossen. Hierbij kan het soms wenselijk zijn om te sturen op het behoud of ontwikkelen van waardevolle milieucondities (soortenrijke mycoflora, oude bomen, oudere bosbodem, een koel en vochtig microklimaat) in plaats van rigoureuze ingrijpen in de boomlaag. Een afwegingskader hiervoor ontbreekt nog.

- h) Hoe kunnen mycologische waardevolle bossen worden behouden als er geen andere natuurwaarden in het geding lijken?
- i) Hoe lang behouden naaldbossen hun mycologische rijkdom (t.o.v. oppervlakkige bodemverzuring en podzolering)?
- j) Functiecombinaties: Waar kan naaldbosbehoud meeliften met andere functies of ecosysteemdiensten, bijvoorbeeld met wensen van recreanten (oude mosrijke en koele sparrenbossen)?

20.2 Kennis over ecosysteemprocessen

B. Kennislacunes waarvoor fundamenteel wetenschappelijk onderzoek noodzakelijk is

Het gaat hier om verbeterde kennis van ecosysteemprocessen, waarbij paddenstoelen een sturende rol spelen, en waar onze kennis thans onvoldoende is om tot processturing te komen. Verwacht mag worden dat deze proceskennis op termijn zal leiden tot nieuwe kennis en kennisvragen voor de beheerpraktijk.

B1. Interacties tussen de belangrijkste factoren die negatief voor paddenstoelen uitwerken (ver-thema's)

In dit rapport zijn de ver-thema's in hoofdzaak als onafhankelijke stressfactoren beschreven, met maar weinig aandacht voor interacties. Voor een efficiënter beheer is een beter begrip van deze samenhang noodzakelijk (dit levert input voor A1 en A2). Enkele interacties waarvan het effect op de mycoflora nog onvoldoende bekend is:

- a) Effecten van stikstofdepositie op zuurgraad en verzuring. Het herstelpotentieel van N-belaste ecosystemen wordt mede bepaald door de mate van actuele zuurbuffering en pH;
- b) De interactie tussen verdroging en vermessing. Verdroging kan niet alleen N-mineralisatie vergroten, maar mogelijk ook een verschuiving van een mull naar een moder profiel veroorzaken; N depositie zou mogelijk kunnen leiden tot een verschuiving van een mor naar een moder)
- c) De effecten van vermessing in relatie tot versnippering. Kleinere natuurfragmenten hebben een groter randeffect en daardoor een kleiner kerngebied met een geringe N-invang. De interactie tussen N-depositie en habitatfragmentatie kan ook een belangrijk knelpunt vormen voor de ontwikkeling van structuurrijke gradiënten met een rijke mycoflora. Voor effecten van versnippering op populaties van paddenstoelen, zie onder B2-B4.
- d) Effecten van vernatting (met name wanneer basenrijk kwelwater vervangen wordt door oppervlakte water; en wanneer het risico op interne eutrofiëring bestaat) op nutriëntenhuishouding in broekbossen en andere biotopen zijn onvoldoende bekend. In veel van zulke gevallen spelen nog onbekende terugkoppelingen en na-ijlingseffecten een rol.

B2. Ecosysteemeffecten van de ontkoppeling van de C- en N-kringloop

Onder invloed van stikstofdepositie is het aantal soorten en de bovengrondse (vruchtlichamen) en ondergrondse biomassa van ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen sterk achteruit gegaan (zie hoofdstuk 3, figuur 3.2). Veranderingen in de mate van voorkomen van strooiselafbrekende paddenstoelen zijn eveneens gerapporteerd, maar daarover is onze kennis beperkter. Tot nog toe zijn de veranderingen in beide functionele groepen onafhankelijk van elkaar beschouwd. Het is echter waarschijnlijk dat beide veranderingen elkaar beïnvloeden en dat dit bijdraagt aan een minder sterke koppeling tussen de koolstofkringloop (afname circulatiesnelheid) en de stikstofkringloop (toename circulatiesnelheid). Het valt te verwachten dat dit aanzienlijke consequenties heeft voor het functioneren van het ecosysteem, met name voor het bodemvoedselweb (zie § 3.1.1). Nader onderzoek aan deze kennislacune levert input voor A1-A3. Voorbeelden van zulke interacties die nader onderzoek vereisen zijn:

- e) Verlaging strooiselafbraak (lignine-afbraak) door saprotrofe schimmels en daardoor optredende strooiselophoping kan leiden tot ontstaan van voor ectomycorrhizaschimmels giftige polyfenolen – stikstofcomplexen.

- f) Afname van de biomassa van fijne schimmeldraden (hyphen) van ectomycorrhizaschimmels kan invloed hebben op de afbraaksnelheid van strooisel, doordat de turnover van hyphen de afbraaksnelheid in bossen reguleert (door het achterwegen blijven van een 'priming effect', dat wil zeggen: stimulatie strooiselafbraak door de beschikbaarheid van goed verteerbare biomassa van mycorrhizaschimmels; zie § 3.1.1). In zulke gevallen kunnen veranderingen in de ectomycorrhizaflora leiden tot verschuivingen in het humusprofiel. Het is eveneens nog onvoldoende duidelijk hoe eventueel ingegrepen kan worden. Hoe verlopen (langzame) processen van degradatie van mull- en moderprofielen? Wat zijn de oorzaken en wat is de rol daarbij van ectomycorrhiza-vormende en strooiselafbrekende paddenstoelen, en van fauna die zich voedt met deze schimmels? Wat zijn de gevolgen van degradatie van humusvormen?

B3. Na-ijlingseffecten en hersteltijden

Ecologen zijn zich meer bewust geworden van het belang van positieve terugkoppelingen en historische effecten (na-ijling) van vermessing, ten gevolge waarvan beheeringrepen vaak minder effect opleveren dan was verwacht. Een voorbeeld is mogelijk het slechts beperkte herstel van ectomycorrhizapaddenstoelen in bossen na reductie van de stikstofbelasting. Het is denkbaar dat de vroegere hoge N-input heeft geleid tot veranderingen in het bodemvoedselweb waardoor het ecosysteem min of meer in dezelfde stabiele toestand blijft hangen (met een hoge circulatiesnelheid van N) en dat een veel sterkere reductie aan N-input nodig is om weer in de oude toestand te geraken (met een lage circulatiesnelheid van N; zie § 3.1.1). Fundamenteel onderzoek naar de processen die deze na-ijlingseffecten beïnvloeden kan bijdragen aan een steviger fundament voor de herstelstrategieën in het kader van PAS en levert input voor A1-A3. Relevante aspecten voor nader onderzoek zijn:

- g) Verschuiving in de verhouding tussen bacteriën en schimmels en tussen bacterie-etende en schimmel-etende aaltjes;
- h) Reductie in myceliumbiomassa met achterwege blijven van 'priming effecten' (zie B2);
- i) Verschuivingen in de functionele diversiteit van mycorrhiza-;vormende paddenstoelen
- j) Verschuiving in de koolstof- of stikstofefficiëntie van strooiselafbrekers waardoor de ontkoppeling van de stikstof- en koolstofkringloop in stand gehouden wordt);
- k) In welke mate kunnen mycorrhizapaddenstoelen van oude bosbodems (met een Hh-laag) de circulatiesnelheid van stikstof in de bodem afremmen zodat het na-ijlingseffect minder sterk wordt (zie § 15.3.5)?
- l) Verschuivingen in de soortensamenstelling van houtafbrekende paddenstoelen (bij hoge N-belasting kunnen loofhoutpaddenstoelen op naaldhout aangetroffen worden). Ook de N-dynamiek in naaldhout zou hoog kunnen blijven bij reductie van de N-input maar het operationaliseren van het concept N-dynamiek in hout is nog onvoldoende uitgewerkt.
- m) Ook voor grasland is hersteltijd onbekend, vooral doordat de ecologie van de karakteristieke soorten van 'wasplaat-graslanden' nog onvoldoende begrepen is: in hoeverre leven ze van specifieke koolstof- en stikstofbronnen en / of reageren ze op specifieke vormen van fosfaat. Verder is onbekend hoe snel ze zich ontwikkelen en wat de betekenis van oude stabiele humus is voor deze soorten. Door het ontbreken van deze kennis kan niet voorspeld worden waar de beste kansen liggen voor het herstel van deze habitats.

B4. Indirecte effecten van N-depositie op de balans met andere nutriënten

Onder invloed van de hoge N-depositie kan er in sommige ecosystemen een onbalans ontstaan tussen stikstof en andere nutriënten. In bossen spelen mycorrhiza-vormende paddenstoelen hierbij vermoedelijk een belangrijke rol, maar hierover is nog onvoldoende kennis. Deze kennis is van belang voor de ontwikkeling van efficiënte herstelstrategieën. Enkele relevante aspecten:

- n) Het lijkt aannemelijk dat tekorten in de nutriëntenbalans in bomen niet zozeer het gevolg zijn van een beperkt aanbod van P en basische kationen in de bodem, maar vooral van een beperkte opnamecapaciteit door de geringe hoeveelheid mycorrhiza. Verstoringen van de nutriëntenbalans kunnen doorwerken door in het hele voedselweb (zie ook § 3.1.1 en § 15.3.6).
- o) Effecten van micronutriënten zijn niet onderzocht. Voor koper en zink is het waarschijnlijk dat de reductie van ectomycorrhizapaddenstoelen heeft geleid tot een beperkte opname (dus reductie van biologische beschikbaarheid; zonder dat de chemische beschikbaarheid verminderd hoeft te zijn).
- p) Reductie van Mn-beschikbaarheid. De cruciale fase bij strooiselafbraak is die van de afbraak van de moeilijk afbreekbare (recalcitrante) verbindingen zoals lignine. Een belangrijk enzym hierbij is het Mn-afhankelijke peroxidase. In welke gevallen N-depositie (of secundaire effecten van N-depositie zoals verzuring) leiden tot vermindering van Mn-beschikbaarheid en dus tot vertraging van afbraak (en daardoor strooiselophoping) is niet bekend. Het is een interessante optie om bij experimenten met micronutriënten (indien toegepast op voldoende grote schaal) ook de mycoflora te monitoren.
- q) In oude graslanden zou een rol weggelegd kunnen zijn voor fosfaatspeciatie (de beschikbaarheid van verschillende P-vormen in relatie tot pH). Dit kan met name relevant zijn bij graslandherstel – als na ingrepen (herstelbeheer) de stikstofbeschikbaarheid (mineraal stikstof, de stikstofvoorraad in de bodemorganische stof) verlaagd is, kan fosfaatspeciatie herstel beperken.

B5. Populatie-ecologie en verspreidingslimitatie

Bij herstelbeheer wordt vaak verondersteld dat de gecreëerde milieucondities snel in evenwicht komen met de soortensamenstelling van de habitat. Met andere woorden: het ontbreken van een soort na beheeringrepen is het gevolg van het feit dat de abiotische condities nog niet geschikt zijn voor deze kritische soort, en niet van het feit dat de soort de geschikte habitat nog niet heeft weten te koloniseren. Voor paddenstoelen wordt vaak aangenomen dat verspreidingslimitatie geen enkele rol speelt. Daardoor wordt verondersteld dat bij ontgronding paddenstoelen wel weer terug zullen komen. Recent onderzoek suggereert dat dit niet voor alle soorten het geval is doordat soorten sterk verschillen in hun ecologische strategie (investering in vegetatieve hervestiging van mycelia dieper in de grond versus vestiging door sporen; zie § 2.3.3). Ook wordt verondersteld dat beënten met grond wel noodzakelijk is voor bodemfauna maar niet voor paddenstoelen. De laatste jaren zijn er aanwijzingen gekomen dat zowel in ruimtelijk als in temporeel opzicht kolonisatie een beperkende factor kan zijn voor sommige soorten. Dat leidt tot de volgende vragen:

- r) Wat is de schaal waarop beheeringrepen moeten worden uitgevoerd?
- s) Hoe belangrijk is een meer landschapsecologische benadering en integratie van paddenstoelen in een netwerk van onderling verbonden gebieden?
- t) Hoe belangrijk is connectiviteit (en continuïteit) voor houtpaddenstoelen die karakteristiek zijn voor oud bos? In een recente studie toonden Nordén et al. (2013) aan dat het aantal zeldzame oud-bossoorten in

- bosfragmenten slechts 10% kan bedragen van het aantal in onderling goed verbonden bossen. Andere (over het algemeen al algemene) soorten leken juist van fragmentatie te profiteren.
- u) Wat is het belang van populatiemodellen voor paddenstoelen. Populatiemodellen (matrixmodellen) zoals die in planten-demografisch onderzoek veel gebruikt worden zijn voor paddenstoelen nog niet bruikbaar door gebrek aan betrouwbare gegevens over levensduur van mycelia, afstand van sporenverspreiding, overlevingsduur en concurrentiekracht van het mycelium. Dit is met name van belang voor soorten van stabiele milieus (Wasplaten graslanden, oude bosgroeiplaatsen) en voor soorten die spaarzaam vruchtlichamen vormen (Parasolzwammen, oud-bossoorten).
 - v) Wat is de implicatie voor praktisch beheer van lanen en met bomen beplante wegbermen? Welke kansrijke bossen in de omgeving van mycologische rijke bermen kunnen worden geïdentificeerd als kansrijk voor bosherstel op landschapsschaal? Is pleksgewijze vervanging van oude bomen door jonge aanplant mogelijk succesvoller dan gelijktijdige vervanging van alle bomen in een rijke wegberm?
 - w) Op welke diepte in het profiel bevinden zich mycelia? Hoe wordt overleven beïnvloed door plaggen of ontgronden? Welke gevolgen heeft dat voor herstelstrategieën op voedselrijke grond indien al dan niet tot ontgronden wordt overgegaan?

20.3 Link met de OBN kennisagenda

De nieuwe OBN kennisagenda

Tijdens een werkconferentie in juni 2013 is een top-10 samengesteld van onderwerpen die in het kader van de OBN kennisagenda voor 2014-2018 als prioritair worden beschouwd. In dit hoofdstuk wordt voor deze tien prioritaire kennisvragen aangegeven hoe ze aan bod komen in de in dit hoofdstuk geïdentificeerde kennislacunes.

1. Maatregelen voor randzones en gradiënten in het kader van Natura 2000
Voor dit rapport is expliciet een landschapsecologische schaal gekozen, waarbij grootschalige landschapsvormende processen meer kans hebben zich te ontwikkelen, zodat de rol voor lokaal beheer kan worden teruggedrongen. Bij de ontwikkeling van structuurrijke gradiënten spelen interactie-effecten tussen N-depositie en habitatfragmentatie een belangrijke rol (zie B1). Ook bij B3 wordt op deze vraag ingegaan. Daarnaast speelt bij een landschapsecologische benadering spelen de ruimtelijke samenhang (connectiviteit) een grote rol. De bijbehorende kennislacune is die van de eventuele verbreidingslimitatie van paddenstoelen (zie B5).
2. Koppeling agrarisch natuurbeheer met natuurgebieden
In het geval van mycologische waarden in het agrarisch gebied gaat het vooral om begraasde en gemaaide graslanden met hoge mycologische waarden (met speciale aandacht voor wasplaatgraslanden). De vraag naar het voorkomen van grote aantallen bijzondere soorten (soms onafhankelijk van de botanische rijkdom) is behandeld bij A1 en B5.
3. Strategieën voor voormalige landbouwgronden
In hoofdstuk 18 wordt ingegaan op strategieën voor de omvorming van voormalige landbouwgrond. De bijbehorende kennisvragen komen aan bod bij B3 (na-ijlingseffecten en hersteltijden)

4. Effectieve herstelstrategieën in het kader van de PAS
Door de belangrijke functionele rol die paddenstoelen spelen in diverse Natura 2000 habitattypen is het van belang om meer kennis te vergaren over het effect van beheermaatregelen op de mycoflora. De bijbehorende kennisvragen op ecosysteemniveau komen aan bod bij A2, B1-B3.
5. Onbalans en herstel van de bodemchemie
Bij dit thema spelen paddenstoelen, met name in bossen, waarschijnlijk een cruciale rol. Dit thema komt aan bod bij B2, B3 en deels B1.
6. Koppeling ecologische en waterstaatkundige doelen in het landschap
Doordat aquatische milieus onbelangrijk zijn voor fungi, komt dit thema nauwelijks aan bod.
7. Nieuwe kansen voor bijen bloemen in het landschap
Dit thema is voor paddenstoelen niet relevant.
8. Klimaatverandering: ecologische consequenties
Klimaatverandering heeft waarschijnlijk invloed op diverse ecosysteemprocessen waarbij paddenstoelen een belangrijke rol spelen. Dit komt indirect aan de orde bij de B2-B4.
9. Effectieve bestrijdingsstrategieën invasieve exoten
Dit probleem speelt nauwelijks bij fungi (behalve wellicht bij enkele parasitaire soorten zoals Vals essenvlieskelkje, *Hymenoscyphus subalbidus*). De kennisvraag is als te specifiek niet in de lijst opgenomen. Volgens het oordeel van deskundigen is de kans dat ecosysteemherstel (in combinatie met verspreidingslimitatie van de doelsoorten) zal leiden tot het ontstaan van lege niches die vervolgens leiden tot invasies door exoten bij paddenstoelen erg klein en om die reden is dit thema eveneens niet als kennislacune geïdentificeerd.
10. Verweving van functies in het landschap
Dit thema wordt in aanzet ontwikkeld bij kennislacune A3 (ecosysteemdiensten). Het inzichtelijk maken van ecosysteemdiensten door paddenstoelen kan helpen bij een goede belangenafweging. Verder komt de vraag expliciet aan de orde bij A5 (mogelijkheden om het behoud van mycologisch waardevolle naaldbossen te combineren met recreatieve functies).

Literatuur

- Adams, D.G. & Duggan, P.S. (2008) Cyanobacteria-bryophyte symbioses. *Journal of Experimental Botany*, pp. 1047-1058.
- Ainsworth, A.M. (2004) *BAP fungi handbook*. English Nature Research Reports Number 600.
- Amphlett, A., Holden, E., Allcorn, R. & Gurney, M. (2006) Effects of cutting and burning of heather *Calluna vulgaris* on fungal fruiting in Caledonian pine forest at Abernethy Forest RSPB reserve, Inverness-shire, Scotland. *Conservation Evidence*, 3, 106-108.
- Andre, F., Jonard, M. & Ponette, Q. (2008) Precipitation water storage capacity in a temperate mixed oak-beech canopy. *Hydrological Processes*, 22, 4130-4141.
- Andreas, C.H. (1950) De Hygrophorusweide, een associatie. *Fungus* 20: 66-68.
- Arens, S.M. (2012) *Ecologische effecten van zandsuppletie op de duinen langs de Nederlandse kust*. Ministerie van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie, Den Haag.
- Arnolds, E. & Chrispijn, R. (2011) Paddenstoelen in Nationaal Park 'Het Drents-Friese Wold' 2008-2010. Rapport Paddenstoelen Werkgroep Drenthe, pp. 109. Beilen.
- Arnolds, E. & Keizer, P.J. (2010) *Naaldbossen in Nederland, Bedreigde levensgemeenschappen*. Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.
- Arnolds, E. & Kuyper, T.W. (1996) *Bedreigde en kwetsbare paddestoelen in Nederland; basisrapport met voorstel voor de Rode lijst*. NMV, Utrecht.
- Arnolds, E. & Kuyper, T.W. (1995) Some rare and interesting *Cortinarius* species associated with *Salix repens*. *Beih. Sydowia* 10: 5-27.
- Arnolds, E. & Noordeloos, M.E. (1979) New taxa of *Entoloma* from grasslands in Drenthe, The Netherlands. *Persoonia* 8: 99-104.
- Arnolds, E. & van den Berg, A. (2005) De opkomst van snipperpaddenstoelen. *Coolia*, 48, 131-148.
- Arnolds, E. & Van den Berg, A. (2013) *Beknopte Standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen 2013*. NMV, Utrecht.
- Arnolds, E. & Veerkamp, M. (2008) *Basisrapport Rode Lijst Paddenstoelen*. NMV, Utrecht.
- 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. *Bibl. Mycol.* 83. J. Cramer, Vaduz.
- Arnolds, E. (1982/1983). Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Vol. 2. *Bibl. Mycol.* 90. J. Cramer, Vaduz.
- Arnolds, E. (1988) *The Netherlands as an environment for agarics and boleti*. Flora Agarica Neerlandica (eds C. Bas, T.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E. Vellinga) 1, pp. 6-29.
- Arnolds, E. (1991) Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 35, 209-244.
- Arnolds, E. (1994) Paddenstoelen en graslandbeheer. In: Th. Kuyper (red.). Paddenstoelen en natuurbeheer. *Wetensch. Meded. KNNV* 212: 74-89.
- Arnolds, E. (2003) De Stekelzwammen en Pruikzwammen van Nederland en België. *Coolia*, 46, 1-96.
- Arnolds, E. (2003) *Funghi non delineati, Pars XXVI, Rare and interesting species of Psathyrella*, Edizioni Candusso, Alassio.
- Arnolds, E. (2006) 2004, een opmerkelijk jaar voor Wasplaten in Drenthe. *Coolia*, 49, 4-10.
- Arnolds, E. (2006) Vestiging van planten in Schepping, een nieuw natuurgebied in Drenthe. *De Levende Natuur* 107: 16-23.
- Arnolds, E. (2010) The fate of hydroid fungi in The Netherlands and Northwestern Europe. *Fungal Ecology*, 3, 81-88.
- Arnolds, E., Bremer, P. & Chrispijn, R. (2007) Paddenstoelen als indicatoren van vermeting en verzuring in Overijssel. *Coolia*, 54, 16-35.
- Arnolds, E., Douwes, R. & Somhorst, I. (2004) Mycologische avonturen in jonge sparrenbosjes op voormalige landbouwgrond. *Coolia*, 47, 56-64.
- Arnolds, E., Kuyper, T.W., Stalpers, J.J.A. & Termorshuizen, A.J. (2010) Fungi - Schimmels. *De Nederlandse Biodiversiteit* (eds K. Van Achterberg & A.J. Van Loon), pp. 102-107. NCB Naturalis / KNNV, Leiden.
- Arnolds, E., Opdam, A., Van Steenis, W. & De Vries Wijster, B. (1994) Mycocoenology of stands of *Fagus sylvatica* L. in the northeastern Netherlands. *Phytocoenologia*, 24, 507-530.
- Aucina, A., Rudawska, M., Leski, T., Skridaila, A., Riepsas, E. & Iwanski, M. (2007) Growth and mycorrhizal community structure of *Pinus sylvestris* seedlings following the addition of forest litter. *Applied and Environmental Microbiology*, 73, 4867-4873.

- Baar, J. (1995) *Ectomycorrhizal fungi of Scots pine as affected by litter and humus*. Proefschrift LUW, Wageningen.
- Baar, J. & Kuyper, T.W. (1998) Restoration of aboveground ectomycorrhizal flora in stands of *Pinus sylvestris* (Scots pine) in The Netherlands by removal of litter and humus. *Restoration Ecology*, 6, 227-237.
- Baar, J. & ter Braak, C.J.F. (1996) Ectomycorrhizal sporocarp occurrence as affected by manipulation of litter and humus layers in Scots pine stands of different age. *Applied Soil Ecology*, 4, 61-73.
- Baar, J., Ozinga, W.A., Sweers, I.L. & Kuyper, T.W. (1994) Stimulatory and inhibitory effects of needles litter and grass extracts on the growth of some ectomycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry*, 26, 1073-1079.
- Bahram, M., Polme, S., Koljalg, U. & Tedersoo, L. (2011) A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *Fems Microbiology Ecology*, 75, 313-320.
- Baier, R., Ingenhaag, J., Blaschke, H., Gottlein, A. & Agerer, R. (2006) Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. *Mycorrhiza*, 16, 197-206.
- Bakker, J.P. (2012) Effectiviteit van natuurbeheer. RLI, pp. 69.
- Bal, D., Beijer, H.M., Fellinger, M., Haveman, R., Opstal, A.J.F.M. & Zadelhoff, F.J. (2001) *Handboek Natuurdoeltypen; Tweede, geheel herziene editie*. Expertisecentrum LNV.
- Bal, D., Brunt, D., R. Bobbink, de Vries, W., Jansen, A.J.M., Nijssen, M. & H. Siepel, Schaminée, J.H.J., Smits, N.A.C., Smolders, A.J.P. & van Dobben, H.F. (2012). *Herstelstrategieën stikstofgevoelige habitats. Ecologische onderbouwing van de Programmatische Aanpak Stikstof (PAS)*, concept versie november 2012. Alterra Wageningen UR & Programmadiirectie Natura 2000 van het Ministerie van Economische zaken.
- Barkman, J.J. (1964) Paddenstoelen in Jeneverbesstruwelen. *Coolia*, 11, 4-29.
- Barkman, J.J. (1975) Le Dicrano-Quercetum, nouvelle association des chenaies acidophiles aux Pays-Bas. *Colloques Phytosociologiques*, 3, 251-254.
- Barkman, J.J. (1976) Terrestrische fungi in jeneverbesstruwelen. *Coolia*, 19, 94-110.
- Barkman, J.J. (1987) Methods and results of mycocoenological research in the Netherlands. *Studies on Fungal Communities*, 7-38.
- Barkman, J.J. (1990) Ecological differences between Calluna- and Empetrum-dominated dry heath communities in Drenthe, The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica*, 39, 75-92.
- Bartelink, H.H., van Dobben, H.F., Klap, J.M. & Kuyper, T.W. (2001) *Maatregelen om effecten van eutrofiëring en verzuring in bossen met bijzondere natuurwaarden tegen te gaan: synthese*. Expertisecentrum LNV, Wageningen.
- Berg, B. & McLaugherty, C. (2008) *Plant Litter : Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Berglund, H., Jonsson, B.G., Ericson, L. (2005) Temporal variation of wood-fungi diversity in boreal old-growth forests: implications for monitoring. *Ecological Applications* 15, 970-982.
- Bernicchia, A. (2005) Polyporaceae s.l. *Fungi Europaei* 10. Candusso, Alassio.
- Bidartondo, M.I. & Bruns, T.D. (2001) Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae): widespread phylogenetic and geographical structure. *Molecular Ecology*, 10, 2285-2295.
- Bidartondo, M.I., Burghardt, B., Gebauer, G., Bruns, T.D. & Read, D.J. (2004) Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 1799-1806.
- Bidartondo, M.I., Read, D.J., Trappe, J.M., Merckx, V., Ligrone, R. & Duckett, J.G. (2011) The dawn of symbiosis between plants and fungi. *Biology Letters*, 7, 574-577.
- Bijlsma, R.J. (2009) *Preadvies mossen en korstmossen*. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Kennis, Ede.
- Bijlsma, R.J. (2011) Naaldbossen en paddenstoelen: op zoek naar ecologische criteria voor waardering. *Coolia*, 54, 9-15.
- Bijlsma, R.J., de Waal, R.W., Verkaik, E., van den Berg, C.A. & Haveman, R. (2009a) *Natuurkwaliteit dankzij extensief beheer: nieuwe mogelijkheden voor beheer gericht op een veerkrachtig bos- en heidelandschap*. Alterra, Wageningen.
- Bijlsma, R.J., den Ouden, J. & Siebel, H.N. (2009) Oude eikenbossen: nieuwe inzichten en kansen voor het beheer. *De Levende Natuur*, 110, 77-82.
- Bijlsma, R.J., Koomen, A.J.M., Janssen, J.A.M., Haveman, R., de Waal, R.W., Weeda, E.J., Lammertsma, D.R., Loeb, R. & Maas, G.J. (2008) *Natura 2000 habitattypen in Gelderland*. Alterra, Wageningen.
- Bijlsma, R.J., van Dorland, G.J., Bal, D. & Janssen, J.A.M. (2010) *Oude bossen en oude bosgroeiplaatsen: een referentie voor het karteren van de habitattypen beuken-eikenbossen met hulst en oude eikenbossen*. Alterra Wageningen UR, Wageningen.
- Bijlsma, R.J., Vogels, J., Siebel, H., van den Burg, A. & de Waal, R. (2012) Van heidegebruik naar -beheer, Nieuwe inzichten voor het herstel van droge heide. *Vakblad Natuur Bos Landschap*.

- Bijlsma, R.J., Waal, R.W., Hommel, P.W.F.M. & Diemont, W.H. (2009b) Heide met een dikke H: een miskend onderdeel van een veerkrachtig heidelandschap. *Vakblad natuur bos landschap / Stichting Vakblad Natuur Bos Landschap*, 6, 2-5.
- Bjorkman, E. (1960) *Monotropa hypopitys* L. - An epiparasite on tree roots. *Physiologia Plantarum*, 13, 308-327.
- Bobbink, R. & Willems, J.H. (2001) *OBN preadvies kalkgraslanden*. Expertisecentrum LNV, Wageningen.
- Bobbink, R. (1989) *Brachypodium pinnatum* and the species diversity in chalk grassland. Dissertatie Rijksuniversiteit Utrecht.
- Bobbink, R., Bijlsma, R.J., Brouwer, E., Eichhorn, K., Haveman, R., Hommel, P., van Noordwijk, T., Schaminée, J., Verberk, W., de Waal, R., Wallis de Vries, M. (2008) *Preadvies hellingbossen in Zuid-Limburg*. Rapport DK nr. 2008/094-O
- Bobbink, R., Haveman, R. & Kuiters, L. (2009) *Branden als EGM-maatregel*. Ministerie LNV, Ede.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J.W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L. & De Vries, W. (2010) Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30-59.
- Bobbink, R., Hornung, M. & Roelofs, J.G.M. (1998) The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 86, 717-738.
- Boertmann, D. (2010) The genus *Hygrocybe*. *Fungi of Northern Europe* 1, 2nd ed. Svampetryk, Greve, Denmark.
- Bollen, J. (2003) Kroonjuwelen en andere mycologische snuisterijen 7: de dijk langs het Juliana-kanaal tussen Geulle en Elsloo. *Coolia* 46: 25-28.
- Bon, M. & van Haluwyn, C. (1981) *Lactarietum lacunarum*, nouvelle association fongique des lieux inondables. *Docum. mycol.* 11 (44): 19-27.
- Boomsliuter, M. (2009) Exotische paddenstoelen: een bedreiging voor de Nederlandse mycoflora? *Coolia*, 52, 173-179.
- Bos, L. (1998) Het jaar na de brand bij Kootwijk, *Coolia* 41:8-16.
- Bos, L. (2001) Het verdere verloop van de brandplekpaddestoelen in Kootwijk, *Coolia* 44: 92-101.
- Boschop (2012) Veldwerkplaats Natuurbrand.
- Bouwma, I.M., Ozinga, W.A., van der Sluis, T., Griffioen, A., van der Veen, M. & de Knegt, B. (2012) Dutch nature conservation objectives from a European perspective. *WOt-rapport 310* (ed. Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu). Wageningen.
- Boxman, A.W., Blanck, K., Brandrud, T.E., Emmett, B.A., Gundersen, P., Hogervorst, R.F., Kjønaas, O.J., Persson, H. & Timmermann, V. (1998) Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project. *Forest Ecology and Management*, 101, 65-79.
- Boxman, A.W., van der Ven, P.J.M. & Roelofs, J.G.M. (1998) Ecosystem recovery after a decrease in nitrogen input to a Scots pine stand at Ysselsteyn, the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, 101, 155-163.
- Brandrud, T.E. & Timmermann, V. (1998) Ectomycorrhizal fungi in the NITREX site at Gardsjon, Sweden; below and above-ground responses to experimentally-changed nitrogen inputs 1990-1995. *Forest Ecology and Management*, 101, 207-214.
- Brandrud, T.E., Bendiksen, E., Hofton, T.H., Høiland, K. & Jordal, J.B. (2010) Norsk rødliste for arter 2010.
- Bratton, J.H. (2003) Habitat management to conserve fungi: a literature review. *CCW Natural Science Report No. 03/10/1* Countryside Council for Wales.
- Braun, B., Konold, W. (1998) Kopf-Weiden, Kulturgeschichte und Bedeutung der Kopfweiden in Südwestdeutschlands, *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 89:1-240, Ubstadt-Weiher, Karlsruhe.
- Braun, S., Thomas, V.F.D., Quiring, R. & Fluckiger, W. (2010) Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution*, 158, 2043-2052.
- Breda, N., Maillard, P., Montpied, P., Brechet, C., Garbaye, J. & Courty, P.E. (2013) Isotopic evidence in adult oak trees of a mixotrophic lifestyle during spring reactivation. *Soil Biology & Biochemistry*, 58, 136-139.
- Bremer, P. (2007) Gebruik van ecologische gegevens bij de aanwijzing van de zeer kwetsbare gebieden Wet Ammoniak en veehouderij. Voor ammoniak gevoelige Rode Lijsten soorten in kleinere bossen en natuurgebieden binnen de Ecologische hoofdstructuur van Overijssel. Een onderzoek in het kader van de Wet Ammoniak en Veehouderij.
- Bremer, P. (2010) Het nieuwe soortenbeleid en paddenstoelen: De uitwerking in Flevoland. *Coolia*, 53, 6-19.
- Bremer, P., Tjallingii, F., Veerkamp, M. & van Zanen, G. (1992) Paddestoelen in Flevoland. *Natura*, 89, 186-189.
- Bremer, P., van Zanen, C.G.N., Veerkamp, M.T. (2007). The macrofungi on a former sea floor. *Field Mycology* 8, 45-58.
- Brouwer, E. (1996) De Lente-knotszwam (*Clavulinopsis vernalis*), fijnproever of veelvraat? *Coolia* 39, 189-193.
- Brouwer, E. & M. van Tweel (2003) Opsporen en beschermen van de belangrijkste paddenstoelenterreinen van Nederland. *De Levende Natuur* 104, 184-189.

- Bruns, T.D., Bidartondo, M.I. & Taylor, D.L. (2002) Host specificity in ectomycorrhizal communities: What do the exceptions tell us? *Integrative and Comparative Biology*, 42, 352-359.
- Bücking, W., Geischer, B., Winterhoff, W. & Wolf, T. (2001) *Die Bannwälder „Fransosenbusch“ und „Kartoffelacker“ in de Schwetzingen Hardt*. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg.
- Cadish, G. & K.E. Giller (eds). (1997) *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. CAB International, Wallingford.
- Cameron, D.D., Johnson, I., Read, D.J. & Leake, J.R. (2008) Giving and receiving: measuring the carbon cost of mycorrhizas in the green orchid, *Goodyera repens*. *New Phytologist*, 180, 176-184.
- Cameron, D.D., Leake, J.R. & Read, D.J. (2006) Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. *New Phytologist*, 171, 405-416.
- Chrispijn, R. (1994) In het rietland deel 1 -- Jonen. *Coolia* 38 : 119-125.
- Chrispijn, R. (2001) Het Bolarisjaar. *Coolia*, 44, 38-47.
- Clausen, C.A. (2010) Biodeterioration of wood. US Dept. of Agriculture, Forest Service.
- Cleary, M., Arhipova, N., Morrison, D.J., Thomsen, I.M., Sturrock, R.N., Vasaitis, R., Gaitnieks, T. & Stenlid, J.R. (2013). Stump removal to control root disease in Canada and Scandinavia: A synthesis of results from long-term trials. *Forest Ecology and Management* 290: 5-14.
- Clemmensen, K.E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R.D., Wardle, D.A. & Lindahl, B.D. (2013) Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science*, 339, 1615-1618.
- Comandini, O., Rinaldi, A.C. & Kuyper, T.W. (2012) Measuring and estimating ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge. *Mycorrhiza: Occurrence in Natural and Restored Environments* (ed. M. Pagano), pp. 165-200. Nova Science Publishers, New York.
- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E.A. & Bidartondo, M.I. (2010) Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecology Letters*, 13, 1103-1113.
- Crockatt, M.E. (2012) Are there edge effects on forest fungi and if so do they matter? *Fungal Biology Reviews*, 26, 94-101.
- Dahlberg, A., Genney, D.R. & Heilmann-Clausen, J. (2010) Developing a comprehensive strategy for fungal conservation in Europe: current status and future needs. *Fungal Ecology*, 3, 50-64.
- Dam, N. & Kuyper, T.W. (2013) *Veldgids Plaatjeszwammen en Boleten*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- De Meulder, H. (2004) Onderzoek naar het voorkomen van paddestoelen op Lisodde (*Typha*) (deel 4). *AMK Mededelingen* 2004: 53-62.
- De Vries, B. & Arnolds, E. (1994) Veranderingen in de mycoflora van drie jeneverbesstruwelen. *Coolia*, 37, 51-71.
- De Vries, B. & Kuyper, T.W. (1994) Paddestoelen en bosbemesting. *Paddestoelen en natuurbeheer: wat kan de beheerder?*, 66-73.
- De Vries, B. (2001) Resupinate fungi op Jeneverbes, voorlopige balans. *Coolia*, 44, 208-214.
- De Vries, B. (2008) Heden en verleden in drie Overijsselse Jeneverbesstruwelen. *Coolia*, 52, 73-76.
- De Vries, B.W.L. & Kuyper, T.W. (1990) Holzbewohnende Pilze auf Eibe (*Taxus baccata*). *Z. Mykol.*, 56, 87-94.
- De Vries, B.W.L. (1976) Over de oecologie van houtbewonende schimmels op *Juniperus communis*. *Coolia*, 19, 118-124.
- De Vries, B.W.L., Jansen, J., Van Dobben, H.F. & Kuyper, T.W. (1995) Partial restoration of fungal and plant species diversity by removal of litter and humus layers in stands of Scots pine in The Netherlands. *Biodiversity and Conservation*, 4, 156-164.
- Deacon, J. (2005) *Wood decay and wood-rotting fungi*. Blackwell Publishing.
- Den Ouden, J. & Mohren, F. (2010) *Bosecologie en bosbeheer*. Acco, Leuven [etc.].
- Den Ouden, J. (2009) Een nieuwe kijk op oude eiken. *De Levende Natuur*, 110, 83-87.
- Deslippe, J.R. & Simard, S.W. (2011) Below-ground carbon transfer among *Betula nana* may increase with warming in Arctic tundra. *New Phytologist*, 192, 689-698.
- Dickie, I.A., Fukami, T., Wilkie, J.P., Allen, R.B. & Buchanan, P.K. (2012) Do assembly history effects attenuate from species to ecosystem properties? A field test with wood-inhabiting fungi. *Ecology Letters*, 15, 133-141.
- Dickie, I.A., Xu, B. & Koide, R.T. (2002) Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist*, 156, 527-535.
- Diemont, W.H., Heijman, W.J.M., Siepel, H. & Webb, N.R. (2013) *Economy and ecology of heathlands*. KNNV Publishing.
- Dijk, G.v., Smolders, F., Fritz, C., Grootjans, A., Straathof, N. & Duinen, G.-J.v. (2012) Ecologische gradiënten op de helling in de Brunsummerheide. *De Levende Natuur*, 113, 174-179.
- Dörfelt, H. & Bresinsky, A. (2003) Die Verbreitung und Ökologie ausgewählter Makromyceten Deutschlands. *Z. Mykol.*, 69, 177-286.
- Dorland, E., L.J.L. van den Berg, R. Bobbink & J.G.M. Roelofs (2003) Bekalking bij het herstel van gedegeneerde heiden en heischrale graslanden. *De Levende Natuur* 104: 144-147.

- Dorland, E., R. Bobbink, M.B. Soons & S.L.F. Rotthier (2011) Dalende stikstofdepositie is nog niet afdoende voor herstel van droge heischrale graslanden. *De Levende Natuur* 112: 220-224.
- Douhan, G.W., Vincenot, L., Gryta, H. & Selosse, M.A. (2011) Population genetics of ectomycorrhizal fungi: from current knowledge to emerging directions. *Fungal Biology*, 115, 569-597.
- Douwes, R., Raangs, K. & Somhorst, I. (2008) Drie bijzondere Gordijnzwammen in noordelijke sparrenbosjes. *Coolia* 51:18-23.
- Drees, M.J.M. (2011) Konijn en Jeneverbes. *De Levende Natuur*, 112, 174-177.
- Duckett, J.G. & Read, D.J. (1995) Ericoid mycorrhizas and rhizoid ascomycete associations in liverworts share the same mycobiont - Isolation of the partners and resynthesis of the associations in vitro. *New Phytologist*, 129, 439-477.
- Egerton-Warburton, L.M., Querejeta, J.I. & Allen, M.F. (2007) Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany*, 58, 1473-1483.
- Egli, S., Ayer, F., Peter, M., Eilmann, B. & Rigling, A. (2010) Is forest mushroom productivity driven by tree growth? Results from a thinning experiment. *Ann. For. Sci.*, 67, 509.
- Ekblad, A., Wallander, H., Godbold, D.L., Cruz, C., Johnson, D., Baldrian, P., Björk, R.G., Epron, D., Kieliszewska-Rokicka, B., Kjoller, R., Kraigher, H., Matzner, E., Neumann, J. & Plassard, C. (2013) The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling. *Plant and Soil*, 1-27.
- Ellenberg, H. (1988) *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge University Press.
- Ellis, M.B. & Ellis, J.P. (1997) *Microfungi on Land Plants*, 2nd ed. Richmond Publishing, Slough.
- Emmer, I.M. (1995) Humus form development and succession of dwarf shrub vegetation in grass dominated primary *Pinus sylvestris* forests. *Annales des Sciences Forestieres*, 52, 561-571.
- Ewald, N. (2002) Stipitate Hydroid Fungi in the New Forest 1999-2001.
- Fanta, J., Siepel, H. & Bijlsma, R.J. (2010) *Inland drift sand landscapes*. KNNV Publishing, Zeist.
- Favre, J. (1948) *Les associations fongiques des haut-marais jurassiens*. Büchler & Co, Bern.
- Fierer, N., Lauber, C.L., Ramirez, K.S., Zaneveld, J., Bradford, M.A. & Knight, R. (2012) Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients. *Isme Journal*, 6, 1007-1017.
- Fukami, T., Dickie, I.A., Wilkie, J.P., Paulus, B.C., Park, D., Roberts, A., Buchanan, P.K. & Allen, R.B. (2010) Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecology Letters*, 13, 675-684.
- Gärdenfors, U. (2005) *Rodlistade Arter i Sverige 2005*. ArtDatabanken.
- Gartner, T.B., Treseder, K.K., Malcolm, G.M. & Sinsabaugh, R.L. (2012) Extracellular enzyme activity in the mycorrhizospheres of a boreal fire chronosequence. *Pedobiologia*, 55, 121-127.
- Gebauer, G. & Meyer, M. (2003) N-15 and C-13 natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytologist*, 160, 209-223.
- Gimingham, C.H. (1960) *Calluna vulgaris*(L) Hull. *Journal of Ecology*, 48, 455-&.
- Green, E.E. (2001) Survey of stipitate hydroid fungi in Berkshire. Peterborough.
- Griffith, G.W. & Roderick, K. (2008) Saprotrophic Basidiomycetes in Grasslands: Distribution and Function. In: L. Boddy, J. Frankland & P. van West (eds). *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. British Mycological Society Symposia Series 28: 275-297.
- Griffith, G.W., Easton, G.L. & Jones, A.W. (2002) Ecology and Diversity of Waxcap (*Hygrocybe* spp.) *Fungi. Bot. J. Scotl.* 54: 7-22.
- Groenendaal, M. & van den Berg, A. (2006) *Clavaria zollingeri* in een wegberm in Nederland. *Coolia* 49: 187-190.
- Groenendaal, M. (2002, 2003) *Verslag mycologisch onderzoek De Kerf*. Rijkswaterstaat, Delft.
- Groenendaal, M. (2004) De Hoornderwegberm op Texel. *Coolia* 47: 169-172.
- Groot Bruinderink, G.W.T.A., Smulders, M.J.M. & Koelewijn, H.P. 2007. Een ecologisch en populatie-genetisch afwegingskader voor herintroducties. *De Levende Natuur* 108: 199-203.
- Hallenberg, N. & Kuffer, N. (2001) Long-distance spore dispersal in wood-inhabiting Basidiomycetes. *Nordic Journal of Botany*, 21, 431-436.
- Harrington, T.J. & Mitchell, D.T. (2002) Colonization of root systems of *Carex flacca* and *C. pilulifera* by *Cortinarius (Dermocybe) cinnamomeus*. *Mycol. Res.* 106: 452-459.
- Hawker, L.E. (1959) Hypogeous fungi of the Bristol district. *Proceedings of the Bristol Naturalists' Society*, 30, 71-85.
- Heilmann-Clausen, J. & Christensen, M. (2000) Introduktion til vedboende svampe. *Svampe* 41: 13 - 25.
- Heilmann-Clausen, J. & Christensen, M. (2003) Fungal diversity on decaying beech logs - implications for sustainable forestry. *Biodiversity and Conservation*, 12, 953-973.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., & Christensen, M. (2005) Cryptogam communities on decaying deciduous wood - does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation* 14: 2061-2078.
- Helleman, S. (2012) Het Roze grondschiifje, een oude bekende die nieuw blijkt te zijn. *Coolia* 55: 25-26.

- Heller, A. & Keizer, P.J. (1999) Mycologische notities over Borkum en Rottumeroog. *Coolia*, 42, 73-85.
- Heller, A. & Keizer, P.J. (2004) Mykologische Notizen von den niederländisch-deutschen Nordsee-Inseln. *Z. Mykol.*, 70, 3-22.
- Hilber, O. (1982) Die Gattung *Pleurotus* (Fr.) Kummer. *Bibl. Mycol.* 87.
- Hilligers, H. (1983) Beweidingseffecten van Mergellandschappen in enkele Zuidlimburgse natuurreservaten. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 31-32: 24-30.
- Hintikka, V. (1988) On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different ages in South Finland. *Acta Bot. Fennica*, 136, 89-94.
- Hobbie, E.A. & Agerer, R. (2010) Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil*, 327, 71-83.
- Hobbie, E.A., Weber, N.S. & Trappe, J.M. (2001) Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi: the isotopic evidence. *New Phytologist* 150: 601-610.
- Hodge, A., Helgason, T. & Fitter, A.H. (2010) Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 3, 267-273.
- Hoffland, E., Kuyper, T.W., Wallander, H., Plassard, C., Gorbushina, A.A., Haselwandter, K., Holmstrom, S., Landeweert, R., Lundstrom, U.S., Rosling, A., Sen, R., Smits, M.M., van Hees, P.A. & van Breemen, N. (2004) The role of fungi in weathering. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 258-264.
- Hogberg, M.N., Baath, E., Nordgren, A., Arnebrant, K. & Hogberg, P. (2003) Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs - a hypothesis based on field observations in boreal forest. *New Phytologist*, 160, 225-238.
- Högberg, M.N., Briones, J.I., Keel, S.G., Metcalfe, D.B., Campbell, C., Midwood, A.J., Thornton, B., Hurry, V., Linder, S., Näsholm, T., Högberg, P. (2010) Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree belowground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist* 187: 485-493
- Högberg, M.N., Högberg, P. & Myrold, D.D. (2007) Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? *Oecologia*, 150, 590-601.
- Hogberg, N. & Stenlid, J. (1999) Population genetics of *Fomitopsis rosea* - a wood-decay fungus of the old-growth European taiga. *Molecular Ecology*, 8, 703-710.
- Högberg, P., Johannisson, C., Yarwood, S., Callesen, I., Nasholm, T., Myrold, D.D. & Högberg, M.N. (2011) Recovery of ectomycorrhiza after 'nitrogen saturation' of a conifer forest. *New Phytologist*, 189, 515-525.
- Hommel, P., de Waal, R., Muys, B., den Ouden, J. & Spek, t. (2007a) *Terug naar het lindewoud : strooiselkwaliteit als basis voor ecologisch bosbeheer*. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Hommel, P.W.F.M. & de Waal, R.W. (2004) *Bodem, humus en vegetatie onder verschillende loofboomsoorten op de stuwwal bij Doorwerth*. Alterra-rapport 920, Wageningen.
- Hommel, P.W.F.M., Griek, M., Haveman, R. & de Waal, R.W. (2007b) *Verjonging van jeneverbes (Juniperus communis L.) in het Nederlandse heide- en stuifzandlandschap*. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Kennis, Ede.
- Hommel, P.W.F.M., Spek, T. & de Waal, R.W. (2002) *Boomsort, strooiselkwaliteit en ondergroei in loofbossen op verzuringsgevoelige bodem: een verkennend literatuur- en veldonderzoek*. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen.
- Horton, T.R., Bruns, T.D. & Parker, V.T. (1999) Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 77, 93-102.
- Huguet, V., Mccray Batzli, J., Zimpfer, J.F., Normand, P., Dawson, J.O. & Fernandez, M.P. (2001) Diversity and Specificity of *Frankia* Strains in Nodules of Sympatric *Myrica gale*, *Alnus incana* and *Shepherdia canadensis* Determined by rrs-Gene Polymorphism. *Appl. Environm. Microbiol.* 67: 2116-2122.
- Humphrey, J.W., Newton, A.C., Peace, A.J. & Holden, E. (2000) The importance of conifer plantations in northern Britain as a habitat for native fungi. *Biological Conservation*, 96, 241-252.
- Husson, B. (1982) De mycoflora van de Westduinen op Goeree. *Zuidhollands Landschap* 3, 10-12.
- Hynson, N.A., Weiss, M., Preiss, K., Gebauer, G. & Treseder, K.K. (2013) Fungal host specificity is not a bottleneck for the germination of Pyroleae species (Ericaceae) in a Bavarian forest. *Molecular Ecology*, 22, 1473-1481.
- Ijpelaar, P. (1985) Veranderingen in de mycoflora van Eikenbossen op arme zandgrond. *Veranderingen in de paddenstoelenflora (mycoflora)* (ed. E. Arnolds), pp. 70-73. KNNV, Hoogwoud.
- Ishida, T.A., Nara, K., Tanaka, M., Kinoshita, A. & Hogetsu, T. (2008) Germination and infectivity of ectomycorrhizal fungal spores in relation to their ecological traits during primary succession. *New Phytologist*, 180, 491-500.
- Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., Wijdeven, S.M.J., Moraal, L.G., Veerkamp, M.T. & Bijlsma, R.J. (2005) *Dood hout en biodiversiteit : een literatuurstudie naar het voorkomen van dood hout in de Nederlandse bossen en het belang ervan voor de duurzame instandhouding van geleedpotigen, paddenstoelen en mossen*. Alterra, Wageningen.
- Jahn, H. & Jahn, M.A. (1986) Konstanz und Fluktuation der Pilzvegetation in Norra Warleda, Uppland. Beobachtungen auf einem schwedischen Bauernhof, 1945-1980. *Westfälische Pilzbriefe*, 11, 352-381.

- Jahn, H. (1990) *Pilze an Bäumen*. 2e Auflage. Patzer Verlag, Berlin, Hannover.
- Jalink, L.M. (1999) Op zoek naar de mycologische kroonjuwelen van Nederland 1. De 200 meest waardevolle hokken van Nederland. *Coolia*, 42, 143-162.
- Jalink, L.M. (2011) *Wasplaatgraslanden in de Amsterdamse Waterleidingduinen*. De resultaten van bijna 10 jaar monitoring. Myco-consult / Waternet, pp. 78.
- Jalink, L.M. & Nauta, M.M. (1984) *Mycosociologie van berkenbossen in Drenthe*. Rapport Rijksuniversiteit, Leiden
- Jalink, L.M. & Nauta, M.M. (2002a) Kroonjuwelen en andere mycologische snuisterijen - 6: Een broekbos in de kwelzone aan de binnenduinrand. *Coolia*, 45, 223-226.
- Jalink, L.M. & Nauta, M.M. (2002b) Paddestoelen in struwelen in de kalkrijke duinen. 98-100 *De Levende Natuur*, 103, 98-100.
- Jalink, L.M. (1995) De Aardsterren van Nederland en België. *Coolia*, 38 Supplement.
- Jalink, L.M., Nauta, M.M. & Becker, A.G. (2000) *De mycoflora van het Groot Zwartveld en enkele andere duingraslanden in de Amsterdamse Waterleidingduinen in relatie tot beheer en vegetatie*. Rapport Gemeentewaterleidingen, Amsterdam & Myco-consult, Oegstgeest.
- James, T.Y., Porter, D., Hamrick, J.L. & Vilgalys, R. (1999) Evidence for limited intercontinental gene flow in the cosmopolitan mushroom, *Schizophyllum commune*. *Evolution*, 53, 1665-1677.
- Jansen, A.E. (1981) *The vegetation and macrofungi of acid oakwoods in the North-East Netherlands*. Proefschrift Wageningen, Wageningen University.
- 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. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 35, 191-208.
- Jansen, P. & Kuiper, L. (2001) *Hakhout : suggesties voor het beheer*. SBH, Wageningen.
- Janssen, I.A., Dieleman, W., Luyssaert, S., Subke, J-A., Reichstein, M., Ceulemans, R., Ciais, P., Dolman, A.J., Grace, J., Matteucci, G., Papale, D., Piao, S.L., Schulze, E-D., Tay, J. & Law, B.E. (2010) Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience* 3: 315-322.
- Jongmans, A.G., vanBree, N., Lundstrom, U., vanHees, P.A.W., Finlay, R.D., Srinivasan, M., Unestam, T., Giesler, R., Melkerud, P.A. & Olsson, M. (1997) Rock-eating fungi. *Nature*, 389, 682-683.
- Joop, P. & Bal, D. (2008) *Toelichting Soortentrichter en Soortenlijst - Verantwoordingsdocument*. LNV Directie Kennis.
- Jordal, J.B. (1997) *Sopp i naturbeitemarker i Norge*. Direktorat for naturforvaltning, Oslo.
- Junninen, K. & Komonen, A. (2011a) Conservation ecology of boreal polypores: A review. *Biological Conservation* 144: 11-20.
- Junninen, K. & Komonen, A. (2011b) Corrigendum to "Conservation ecology of boreal polypores: A review". *Biological Conservation* 144: 1779.
- Junninen, K. (2007) *Conservation of polypore diversity in managed forests of boreal Fennoscandia*. Dissertationes Forestales 39. University of Joensuu, The Finnish Society of Forest Science.
- Kalamees, K. & Silver, S. (1988) Fungal productivity of pine heaths in North-West Estonia. *Acta Botanica Fennica* 136: 95-98.
- Kårén, O. & Nylund, J.E. (1997) Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 75, 1628-1642.
- Keizer, G.J. (2004) Paddenstoelen en zwammen op houtspaanders (I). *Natura*, 2004, 82-83.
- Keizer, P.J. & Arnolds, E.J.M. (1990) Mycocoenology of marshy forests and scrubs, I. Host range of wood-decomposing Aphyllophorales and Heterobasidiomycetes. In: *Forest components* (eds. R.A.A. Oldeman, P. Schmidt, E. Arnolds). Wageningen Agric. Univ. Papers 90-6, 77-92.
- Keizer, P.J. (1985) *Oecologie en taxonomie van houtbewonende aphyllophorales in moerasbossen in Drenthe*. Rapport Landbouwhogeschool Wageningen/ Rijksuniversiteit Utrecht.
- Keizer, P.J. (1993) *The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees*. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen.
- Keizer, P.J. (1994) Mycocoenology of roadside verges planted with common oaks (*Quercus robur* L) in Drenthe, The Netherlands. *Nova Hedwigia*, 58, 405-436.
- Keizer, P.J. (1997) Het belang van coniferenbossen voor de mycoflora in Nederland. *De Levende Natuur*, 98, 122-128.
- Keizer, P.J. (2002) Paddenstoelen in natuurterreinen in Zuid-Limburg en hun indicatie voor het beheer. *Natuurhistorisch Maandblad* 91: 59-66.
- Keizer, P.J. (2007) Paddestoelen. *Desoortenvanhetleefgebiedenbeleid* (ed. V.J. Kalkman), pp. 17-63. EIS-Nederland, Leiden.
- Keizer, P.J. (2008) *Paddestoelen langs het Drongelens Kanaal*. Rapport in opdracht van Waterschap Aa en Maas. 28 pp.
- Keizer, P.J. (2009) *Paddenstoelen bij iepen*. In: Heybroek, H.M., Goudzwaard, L. & Kaljee, H., 2009. Iep of Olm. Karakterboom van de Lage Landen. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Keizer, P.J., (2003a) *Paddestoelvriendelijk Natuurbeheer*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Keizer, P.J., (2003b) The influence of nature management on the macromycete flora. In: *Fungi of Europe: investigation, recording and conservation*. Ed. By D.N. Pegler, L. Boddy, B. Ing and P.M. Kirk. Kew, Royal Botanic Gardens.

- Keizer, P.J., Dool, E.v.d. & Veerkamp, M.T. (1995) Kleibospaddestoelen II. Utrechtse kleiboslanen - Verspreiding, oecologie en waardering. *Coolia* 38: 54-68.
- Kelderman, P.H. (1994) *Parasolzwammen van Zuid-Limburg*. Natuurhistorisch Genootschap Limburg, Maastricht.
- Kemmers, R.H., P. Brinkman, J. Bloem, J. Faber & W. van der Putten. Is bodembiodiversiteit van belang voor herstel van beekdalvegetaties? *De Levende Natuur* 112:4-9.
- Kemmers, R.H. (2011) Effecten van verzuring op bodemleven en stikstofstromen; een verkenning van mogelijkheden voor herstelmaatregelen. Alterra, Wageningen.
- Kemmers, R.H., Dirkse, G.M., Hille, M. & Mekking, P. (2005) Bosbrand leidt tot bodemverrijking. *Boomblad* 17: 12-13.
- Kemmers, R.H., van Delft, S.P.J., Boxman, A.W. & Veerkamp, M.T. (2011a) Monitoring proefprojecten plaggen in naaldbos van de arme zandgronden. Eindrapportage 2011. (ed. OBN), pp. 116. Bosschap / Ministerie van EL&I.
- Kemmers, R.H., van Delft, S.P.J., van Riel, M.C., Hommel, P.W.F.M., Jansen, A.J., Klaver, B., Loeb, R., Runhaar, J. & Smeenge, H. (2011b) *Landschapssleutel : een leidraad voor een landschapsanalyse*. Alterra, Wageningen.
- Kennedy, P.G., Higgins, L.M., Rogers, R.H. & Weber, M.G. (2011) Colonization-Competition Tradeoffs as a Mechanism Driving Successional Dynamics in Ectomycorrhizal Fungal Communities. *Plos One*, 6.
- Kjøller, R., Nilsson, L.-O., Hansen, K., Schmidt, I.K., Vesterdal, L. & Gundersen, P. (2012) Dramatic changes in ectomycorrhizal community composition, root tip abundance and mycelial production along a stand-scale nitrogen deposition gradient. *New Phytologist*, 194, 278-286.
- Kjøller, R., Olsrud, M. & Michelsen, A. (2010) Co-existing ericaceous plant species in a subarctic mire community share fungal root endophytes. *Fungal Ecology*, 3, 205-214.
- Knorr, M., Frey, S.D. & Curtis, P.S. (2005) Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis. *Ecology*, 86, 3252-3257.
- Knudsen, H. & Vesterholt, J. (2012) *Funga nordica : agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Nordsvamp, Copenhagen.
- Knudsson, T. (2009) Åtgärdsprogram för Svampar i kalkrika ädellövbärande fodermarker 2009–2013. Stockholm.
- Koljalg, U., Dahlberg, A., Taylor, A.F.S., Larsson, E., Hallenberg, N., Stenlid, J., Larsson, K.H., Fransson, P.M., Karen, O. & Jonsson, L. (2000) Diversity and abundance of resupinate theleporoid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. *Molecular Ecology*, 9, 1985-1996.
- Komonen, A. (2001) Structure of insect communities inhabiting old-growth forest specialist bracket fungi. *Ecological Entomology* 26: 63-75.
- Kooijman, A.M., Van der Hagen, H. & Noordijk, E. (2012) Stikstof in de duinen: alles in beeld? *Landschap*, 29, 147-154.
- Kooijman, A.M., van Hinsberg, A., Noordijk, H., van Til, M. & Cusell, C. (2010) Stikstofdepositie in kalkrijke en kalkarme duinen: gaat het wel zo goed? *De Levende Natuur*, 111, 166-170.
- Kost, G. & Haas, H. (1989) Die Pilzflora von Bannwäldern in Baden-Württemberg. Mykologische und Ökologische untersuchungen in Waldschutzgebieten. Band 4.
- Kraepelin, G. & Michaelis, H. (1997) Veränderungen in der Makropilzflora eines Jungkiefernbestandes im Berliner Grunewald nach Kalkdüngung. *Z. Mykol.*, 63, 99-126.
- Krieglsteiner, G.J. (1993) Einführung in die Ökologische Erfassung der Grosspilze Mitteleuropas (DGfM-Pilzkartierung 2000. Bestandsmonitoring Pilze) für die pilz freunde und Naturschützer der DGfM mit besonderer Berücksichtigung der Wald gesellschaften. *Beihefte zur Zeitschrift für Mykologie*, 8, 1-240.
- Kropp, B.R. & Langlois, C.G. (1990) Ectomycorrhizae in reforestation. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 20, 438-451.
- Kuiters, A.T. (2004) Begrazing in Nederland. Alterra, www.synbiosys.alterra.nl/begrazing/
- Kuyper, T.W. & Arnolds, E. (1996) *Flora en fauna 2030 - Fase III. Deelrapport Paddestoelen*. Nederlandse Mycologische Vereniging, Wijster & De Vlinderstichting i.o.v. Min. VROM.
- Kuyper, T.W. (2002) Bedrog in de mycorrhizawereld of hoe de mycorrhizaschimmel toch profiteerde. *Coolia*, 45, 205-207.
- Kuyper, T.W. (2004) Mycorrhizavormende schimmels en orchideeen. *Coolia*, 47, 207-210.
- Kuyper, T.W. (2006) *Netwerken in de bodem*. Inaugurele rede, Wageningen University.
- Kuyper, T.W. (2007) Ectomycorrhizavormende ascomyceten. *Coolia*, 50, 171-176.
- Kuyper, T.W. (2008) Paddenstoeleneilanden. *Coolia*, 51, 72-75.
- Kuyper, T.W. (2013) Die Auswirkungen von Stickstoffeinträgen auf Artengemeinschaften von Pilzen. *Zeitschrift für Mykologie*, 79, 565-581.
- Kuyper, T.W., Arnolds, E. & De Vries, B. (1999) Mycoflora. In: *Maatregelen om effecten van eutrofiering en verzuring in voedselarme en droge bossen met bijzondere natuurwaarden tegen te gaan: de situatie vijf groeiseizoenen na de ingrepen* (ed. P. Schmidt). Wageningen Universiteit, Wageningen.
- Kuyper, T.W., Arnolds, E.J.M., van den Berg, A., Chrispijn, R., Jalink, L. & Veerkamp, M.T. (2006) Paddestoelen in naaldbossen. *De Levende Natuur*, 107, 228-232.
- Kuyper, T.W., Berg, M.P. & Muys, B. (2010) Voedselweb. *Bosecologie en bosbeheer* (eds J. den Ouden & F. Mohren), pp. 177-185. Acco, Leuven.

- Kuyper, T.W., Mekenkamp, E. & Verbeek, M. (1994) Die Pilzflora der Kriechweidengebüsche auf der Watteninsel Terschelling, Z. Mykol. 60(1): 305-316 (1994). Z. Mykol., 60, 305-316.
- Kuyper, Th.W. & J. Schreurs (1984) Enkele opmerkingen over de paddenstoelenflora van de Bemelerberg. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 34: 53-55.
- Kuyper, Th.W. (red.) (1994) Paddenstoelen en natuurbeheer. *Wetensch. Meded. KNNV* 212. KNNV uitgeverij, Utrecht.
- Læssøe, T. & Elborne, S.A. (1984) De danske jordtunger. *Svampe*, 9, 9-22.
- Lammers, H. (2011) Hoe heter hoe beter! *Coolia* 54:71-82.
- Lammers, H., Boudewijns, T. (2012) Een vlamme start loopt met een sisser af!, Brand op de Strabrechtse heide van augustus 2010 – Deel 2. *Coolia* 55: 75-79
- Lammers, H., H. van Hooff, L. Raaijmakers, J. van Kuik & T. Boudewijns (2012) *Niet zomaar een bos...!!* Natuuronderzoek op de cm² in het Coovels Bos. Natuurstudiegroep Coalescens, Helmond.
- Lammers, H., L. Raaijmakers & H. van Hooff (2005) Beekdalmycoflora in het Coovels Bos. *Coolia* 48: 191-196.
- Landeweert, R., Hoffland, E., Finlay, R.D., Kuyper, T.W. & van Breemen, N. (2001) Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 248-254.
- Lang, C., Seven, J. & Polle, A. (2011) Host preferences and differential contributions of deciduous tree species shape mycorrhizal species richness in a mixed Central European forest. *Mycorrhiza*, 21, 297-308.
- Leake, J.R., McKendrick, S.L., Bidartondo, M. & Read, D.J. (2004) Symbiotic germination and development of the myco-heterotroph *Monotropa hypopitys* in nature and its requirement for locally distributed *Tricholoma* spp. *New Phytologist*, 163, 405-423.
- Lehto, T. & Zwiazek, J.J. (2011) Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza*, 21, 71-90.
- Liebrand, C.I.J.M. (1993) *Vegetatie-ontwikkeling op verzwaarde rivierdijken: effect van natuurtechnische maatregelen bij verzwaaring van rivierdijken, 4 jaar na aanleg: fase 1: 1987-1990*. Wageningen UR.
- Lilleskov, E.A., Fahey, T.J. & Lovett, G.M. (2001) Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*, 11, 397-410.
- Lilleskov, E.A., Hobbie, E.A. & Horton, T.R. (2011) Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology*, 4, 174-183.
- Limpens, J., Raymakers, J., Baar, J., Berendse, F. & Zijlstra, J.D. (2003) The interaction between epiphytic algae, a parasitic fungus and Sphagnum as affected by N and P. *Oikos*, 103, 59-68.
- Loep, R. & Weijters, M. (2013) Introductie van soorten via maaisel na herinrichting: ongeduld of wijsheid? *De Levende Natuur* 114: 157-159.
- Löffler, M.A.M. (2008) *Eilanden natuurlijk: natuurlijke ontwikkeling en veerkracht op de Waddeneilanden*. Het Tij Geleerd.
- Londo, G. & R. van der Meijden (1991) (Her-)introductie van plantensoorten: foravervalsing of natuurbehoud? *De Levende Natuur* 92: 176-182.
- Lucassen, E.C.H.E.T., Loeffen, L., Popma, J., Verbaarschot, E., Remke, E., de Kort, S. & Roelofs, J.G.M. (2011) Bodemverzuring lijkt een sleutelrol te spelen in het verstoorde verjongingsproces van Jeneverbes. *De Levende Natuur*, 112, 235-239.
- Lüderitz, M. (2001) Die Großpilze Schleswig-Holsteins - Rote Liste; Band 3 Nichtblätterpilze (Russulales), Täublinge und Milchlinge (Russulales), Bilanzierung und Ausblick. pp. 101. Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein.
- Lüderitz, M. (2005) Svampar i Natura 2000-områden ett projekt för identifiering och indikering av naturtyper [Fungi in Natura 2000 - a project to characterize and indicate habitats]. *Svensk Mykologisk Tidskrift*, 26, 90-95.
- Lüderitz, M. (2010) Großpilzgemeinschaften in Ökosystemen – Mykologisch-ökologische Identifikationsanleitung und Kartierhilfe für die FFH-Lebensraumtypen in Schleswig-Holstein unter Berücksichtigung der umliegenden Regionen in Norddeutschland und Südsandinavien. *Veröffentlichung im Auftrag des LLUR-SH, Flintbek*, pp. 821.
- Masselink, A.K. (1975) *Synsystematiek van de in Drenthe voorkomende gageelstruwelen*. Doctoraalverslag Biologisch Station Wijster.
- Mattheck, C. & Bethge, K. (1998) 1998. The mechanical survival strategy of trees. *Arboricultural Journal*, 22, 369-386.
- McGuire, K.L. (2007) Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology*, 88, 567-574.
- Meulder, H. de. (2004) Onderzoek naar het voorkomen van paddestoelen op Lisodde (*Typha*) (deel 4). *AMK Mededelingen* 2004: 53-62.
- Minkjan, P., Kruk, M. (2010) *Het Knotbomenboek voor Nederland en Vlaanderen*. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Mohren, G.M.J., Vandenburg, J. & Burger, F.W. (1986) Phosphorus deficiency induced by Nitrogen input in Douglas fir in the Netherlands. *Plant and Soil*, 95, 191-200.
- Molina, R. & Trappe, J.M. (1982) Patterns of ectomycorrhizal host specificity and potential among pacific northwest conifers and fungi. *Forest Science*, 28, 423-458.

- Mourik, J., M. van Til & K. Langeveld (1996) Plaggen als beheersmaatregel. *Duin* 19: 27-29.
- Nara, K. (2006) Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist*, 169, 169-178.
- Nauta, M.M. & L.M. Jalink (1996) *Ontwikkelingen in de mycoflora onder invloed van begrazing op het Eiland van Rolvers*. Rapport Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden en Gemeentewaterleidingen Amsterdam.
- Nauta, M.M. & L.M. Jalink (2001) Grasslands in the coastal dunes: the effect of nature management on the mycota. In: D. Moore, M.M. Nauta, S.E. Evans & M. Rotheroe (eds). *Fungal conservation, Issues and Solutions*: 136-143. Cambridge University Press.
- Nauta, M.M. & Vellinga, E.C. (1995) *Atlas van Nederlandse Paddenstoelen*. Balkema, Rotterdam.
- Newton, A.C., Holden, E., Davy, L.M., Ward, S.D., Fleming, L.V. & Watling, R. (2002) Status and distribution of stipitate hydroid fungi in Scottish coniferous forests. *Biological Conservation*, 107, 181-192.
- Nielsen, K.E., Hansen, B., Ladekarl, U.L. & Nornberg, P. (2000) Effects of N-deposition on ion trapping by B-horizons of Danish heathlands. *Plant and Soil*, 223, 265-276.
- Niemela, T., Wallenius, T. & Kotiranta, H. (2002) The kelo tree, a vanishing substrate of specified wood-inhabiting fungi. *Polish Botanical Journal*, 47, 91-101.
- Nijland, R. (2010) Brand meester? *De Levende Natuur* 111: 206-207.
- Nijssen, M., Riksen, M., Sparrius, L., Bijlsma, R.J., van den Burg, A., van Dobben, H., Jungerius, P., Ketner-Oostra, R., Kooiman, A., Kuiters, L., van Swaay, C., van Turnhout, C. & de Waal, R. (2011) *Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van stuifzanden : OBN stuifzandonderzoek 2006-2010*. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie LNV, Ede.
- Nilsson, L.O. & Wallander, H. (2003) Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization. *New Phytologist*, 158, 409-416.
- Nitare, J. (1988) Jordtungor, en svampgrupp på tillbakegang i naturliga fodermarker. *Svensk bot. Tidskr.* 82: 341-368.
- Nitare, J. (2000) *Signalarter Indikatorer på skyddsvärt Skog*. Skogsstyrelsens Förlag, Jönköping.
- Nitare, J. (2005) Signalarter – indikatorer på skyddsvärd skog. Flora över kryptogamer.
- Noordeloos, M.E. (1992) Entoloma s.l. *Fungi Europaei* 5. Giovanna Biella, Saronno.
- Noordeloos, M.E. (2013) Nieuwsbrief paddenstoelenmeetnet – 14. *Coolia* 56, 161-174.
- NMV (2013). NMV Verspreidingsatlas Paddenstoelen online, Nederlandse Mycologische Vereniging, <http://www.verspreidingsatlas.nl/paddenstoelen>
- Norden, B. & Larsson, K.H. (2000) Basidiospore dispersal in the old-growth forest fungus *Phlebia centrifuga* (Basidiomycetes). *Nordic Journal of Botany*, 20, 215-219.
- Nordén, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E. & Ovaskainen, O. (2013) Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology*, 101, 701-712.
- Nygren, C. (2008). Functional diversity in nutrient acquisition by ectomycorrhizal fungi. PhD-thesis, Faculty of Natural Resources and Agricultural Sciences, Department of Forest Mycology and Pathology, University of Uppsala.
- Odor, P., Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., Aude, E., van Dort, K.W., Piltaver, A., Siller, I., Veerkamp, M.T., Walley, R., Standovar, T., van Hees, A.F.M., Kosec, J., Matocec, N., Kraigher, H. & Grebenc, T. (2006) Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation*, 131, 58-71.
- Ohenoja, E. (1988) Effect of forest management procedures on fungal fruit body production in Finland. *Acta Bot. Fenn.*, 136, 81-84.
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., de Maeyer, K. & Smit, R. (1999) Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology*, 1, 127-137.
- Olsthoorn, A.F.M. & Wolf, R.J.A.M. (2006) *Evaluatie van effectgerichte maatregelen in multifunctionele bossen : eindrapport*. Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Directie Kennis, Ede.
- Olsthoorn, A.F.M., Koster, A., Slim, P.A. & Koop, H.G.M.J. (2001) Het effect van gewone esdoorn op de diversiteit van bos. Een oriënterende studie. *Alterra-rapport 201*, pp. 40.
- Onguene, N.A. & Kuyper, T.W. (2002) Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza*, 12, 13-17.
- Öster, M. (2008) Low congruence between the diversity of waxcap (*Hygrocybe* spp.) fungi and vascular plants in semi-natural grasslands. *Basic and Applied Ecology* 9: 514-522.
- Oud, M. (2010) Twijfels over Wasplatendijken. *Tussen Duin & Dijk* 2010: 3
- Oud, M. (2011) Paddenstoelenlaan te Alkmaar groeiplaats van zeldzame boleten. *Natuurbericht.nl*.
- Oud, M. (2013). Een ketting van kroonjuwelen? De stelling van Amsterdam als groeiplaats voor zeldzame graslandpaddenstoelen. *Coolia* 56, 123-128.
- Overdijkink, (1936) *De Weg in het Landschap*. Brochure uitgave Vereeniging „Het Nederlandse Wegen-Congres“, Koninklijke Nederlandse Toeristenbond A.N.W.B., Commissie „De Weg in het Landschap“.
- Ozinga, W.A. & Arnolds, E.J.M. (2003) Mycorrhizapaddenstoelen als leidraad voor beheeradviezen voor bossen op voedselarme zandgrond. *De Levende Natuur*, 104, 177-183.

- Ozinga, W.A. & Baar, J. (1997) Primaire Grove-dennenbossen in stuifzandgebieden als refugia voor zeldzame mycorrhizapaddestoelen. *De Levende Natuur*, 98, 129-133.
- Ozinga, W.A. (1993) Invloed van strooisel van *Deschampsia flexuosa* op de groei van ectomycorrhiza-schimmels. Rapport Biologisch Station Wijster, Wijster.
- Ozinga, W.A. (2001) *Paddestoelenkartering Dwingelderveld 1999/2000*. Buro Bakker Adviesburo voor Ecologie, Assen.
- Ozinga, W.A. (2009). Effect van Wilde zwijnen op vaatplanten en paddenstoelen. In: Groot Bruinderink, G.W.T.A., Lammertsma, D.R., Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., Ozinga, W.A., Stumpel, A.H.P., Baveco, J.M. & de Waal, R.W. (ed.) *Ex ante evaluatie van maatwerk beheer van wilde zwijnen*, 83-85. Wageningen, Alterra rapport 1944.
- Ozinga, W.A., J.H.J. Schaminée, R.M. Bekker, S. Bonn, P. Poschold, O. Tackenberg, J. Bakker & J.M. van Groenendaal (2005) Predictability of plant species composition is constrained by dispersal limitations. *Oikos* 108: 555-561.
- Ozinga, W.A., Romermann, C., Bekker, R.M., Prinzing, A., Tamis, W.L.M., Schaminee, J.H.J., Hennekens, S.M., Thompson, K., Poschold, P., Kleyer, M., Bakker, J.P. & van Groenendaal, J.M. (2009) Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters*, 12, 66-74.
- Ozinga, W.A., van Andel, J. & McD-Alexander, M.P. (1997) Nutritional soil heterogeneity and mycorrhiza as determinants of plant species diversity. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 237-254.
- Peay, K.G., Bruns, T.D., Kennedy, P.G., Bergemann, S.E. & Garbelotto, M. (2007) A strong species-area relationship for eukaryotic soil microbes: island size matters for ectomycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, 10, 470-480.
- Peay, K.G., Garbelotto, M. & Bruns, T.D. (2009) Spore heat resistance plays an important role in disturbance-mediated assemblage shift of ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus muricata* seedlings. *Journal of Ecology*, 97, 537-547.
- Peay, K.G., Garbelotto, M. & Bruns, T.D. (2010) Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: Isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands. *Ecology*, 91, 3631-3640.
- Peay, K.G., Kennedy, P.G. & Bruns, T.D. (2011) Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation? *Fungal Ecology*, 4, 233-240.
- Perez-Moreno, J. & Read, D.J. (2000) Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist*, 145, 301-309.
- Perotto, S., Girlanda, M. & Martino, E. (2002) Ericoid mycorrhizal fungi: some new perspectives on old acquaintances. *Plant and Soil*, 244, 41-53.
- Peters, B., Kater, E. & Geerling, G. (2006) *Cyclisch beheer in uiterwaarden : natuur en veiligheid in de praktijk*. Staatsbosbeheer.
- Petersen, P.M. (1970) Danish fireplace fungi. An ecological investigation on fungi on burns. *Dansk botanisk Arkiv* 27: 1-97.
- Pigott, C.D. (1991) *Tilia cordata* Miller. *Journal of Ecology*, 79, 1147-1207.
- Pilz, D., Molina, R. & Mayo, J. (2006) Effects of thinning young forests on chanterelle mushroom production. *Journal of Forestry*, 104, 9-14.
- Pöhlme, S., Bahram, M., Yamanaka, T., Nara, K., Dai, Y.C., Grebenc, T., Kraigher, H., Toivonen, M., Wang, P.-H., Matsuda, Y., Naadel, T., Kennedy, P.G., Kõljalg, U. & Tedersoo, L. (2013) Biogeography of ectomycorrhizal fungi associated with alders (*Alnus* spp.) in relation to biotic and abiotic variables at the global scale. *New Phytologist*, in press.
- Ponge, J.F. (2003) Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 935-945.
- Pressel, S., Ligrone, R. & Duckett, J.G. (2008) The Ascomycete *Rhizoscyphus ericae* elicits a range of host responses in the rhizoids of leafy liverworts: An experimental and cytological analysis. *Fieldiana Botany*, 47, 59-72.
- Prooijen G.J. van (2008) *Stadsbomen Vademecum 3A: Boomcontrole en onderzoek*. IPC-Groene Ruimte ISBN: 90-74481-17-5
- Prooijen, G.J. van & Kroon, H. (2007) *Stadsbomen vademecum 3C Ziekten en aantastingen*. IPC Groene Ruimte.
- Provincie Drenthe. (2010) *Natuur in Drenthe. Zicht op biodiversiteit (Basisrapport)*. Provincie Drenthe, Assen.
- Rackham, O. (2006) *Woodlands*. Harper Collins, Norwich.
- Rackham, O. (2008) Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*, 180, 571-586.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T. & Makipaa, R. (2012) Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) logs in boreal forests. *Fems Microbiology Ecology*, 81, 494-505.
- Ranius, T., Niklasson, M. & Berg, N. (2009) Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management*, 257, 303-310.
- Rayner, A.D.M. & Boddy, L. (1988) Fungal communities in the decay of wood. *Advances in Microbial Ecology*, 10, 115-166.
- Read, D.J. & Perez-Moreno, J. (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157, 475-492.

- Read, D.J., Duckett, J.G., Francis, R., Ligrone, R. & Russell, A. (2000) Symbiotic fungal associations in 'lower' land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 355, 815-830.
- Read, H. (2000) *Veteran trees: a guide to good management*. Peterborough, English Nature, English Heritage & the Countryside Agency.
- Reijnders, A.F.M. (1964) De paddestoelenflora der Utrechtse rivierkleibossen. *Coolia* 11: 46-50.
- Rinaldi, A.C., Comandini, O. & Kuyper, T.W. (2008) Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity*, 33, 1-45.
- Roobeek, C.F. & Spruijt, T. (2012) De Narcisridderzwam als stofzaadpartner in de duinen van Kennemerland (Noord-Holland). *Coolia*, 55, 171-174.
- Roobeek, C.F. (2009) *Aardtongen in de duinen van Noord-Kennemerland (2005 t/m 2008)*. RO-rapport 09/10. Bergen NH.
- Rosenvald, R. & Lohmus, A. (2008) For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management*, 255, 1-15.
- Rosling, A., Landeweert, R., Lindahl, B.D., Larsson, K.H., Kuyper, T.W., Taylor, A.F.S. & Finlay, R.D. (2003) Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. *New Phytologist*, 159, 775-783.
- Rotheroe, M. (2001) A preliminary survey of waxcap grassland indicator species in South Wales. In: D. Moore, M.M. Nauta, S.E. Evans & M. Rotheroe (eds). *Fungal conservation, Issues and Solutions*: 120-135. Cambridge University Press.
- Ruiter, H. (2005) Stroomdalflora in het dal van de Overijsselse Vecht, hoe lang nog? *De Levende Natuur* 106: 162-165.
- Rydin, H., Diekmann, M. & Hallingback, T. (1997) Biological characteristics, habitat associations, and distribution of macrofungi in Sweden. *Conservation Biology*, 11, 628-640.
- Ryvarden, L. (1991) Genera of Polypores. Nomenclature and taxonomy. *Synopsis fungorum* 5. Fungiflora Oslo, Norway.
- Saravesi, K., Markkola, A., Rautio, P. & Tuomi, J. (2011) Simulated mammal browsing and host gender effects on dual mycorrhizal *Salix repens*. *Botany-Botanique*, 89, 35-42.
- Sayer, E.J. (2006) Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 81, 1-31.
- Schaminée, J., A. Stortelder & V. Westhoff. (1996) *De vegetatie van Nederland* 3. Opulus Press, Uppsala, Leiden.
- Schaminée, J., E. Weeda & V. Westhoff (1995) *De vegetatie van Nederland* 2. Opulus Press, Uppsala, Leiden.
- Schaminée, J.H.J., Hennekens, S.M. & Ozinga, W.A. (2007) Use of the ecological information system SynBioSys for the analysis of large datasets. *Journal of Vegetation Science*, 18, 463-470.
- Schipper, P. & Siebel, H. (2009) Index Natuur en Landschap, onderdeel natuurbeheertypen.
- Schipper, P.C., Harkema, E. & Takman, E. (2010) Landschapsecologische kaart van Nederland. Driebergen.
- Schoonmaker, A.L., Teste, F.P., Simard, S.W. & Guy, R.D. (2007) Tree proximity, soil pathways and common mycorrhizal networks: their influence on the utilization of redistributed water by understory seedlings. *Oecologia*, 154, 455-466.
- Schrama, M., Veen, G.F., Bakker, E.S., Ruifrok, J.L., Bakker, J.P. & Olf, H. (2013) An integrated perspective to explain nitrogen mineralization in grazed ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15, 32-44.
- Schulze, E-D. (ed.). (2000) *Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems*. Ecol. Schweers, A.C.S. (1949) De Hygrophorusweide, een associatie. *Fungus* 19: 17-18.
- Seitzman, B.H., A. Ouimette, R.L. Mixon, E.A. Hobbie & D.S. Hibbett. 2011. Conservation of biotrophy in *Hygrophoraceae* inferred from combined stable isotope and phylogenetic analysis. *Mycologia* 103: 280-290.
- Selosse, M.A., Setaro, S., Glatard, F., Richard, F., Urcelay, C. & Weiss, M. (2007) Sebaciales are common mycorrhizal associates of Ericaceae. *New Phytologist*, 174, 864-878.
- Senn-Irlet, B., Heilmann-Clausen, J., Genney, D.R. & Dahlberg, A. (2007) Guidance for Conservation of Macrofungi in Europe.
- Senn-Irlet, B.I. (1986) *Ökologie, Soziologie und Taxonomie alpine Makromyzeten (Agaricales, Basidiomycetes) der Schweizer Zentralalpen*. Dissertation Universität Bern.
- Shaw, P.J.A. & Kibby, G. (2001) Aliens in the flowerbeds. The fungal biodiversity of ornamental woodchips. *Field mycology* 2: 6-11.
- Shaw, P.J.A., Kibby, G. & Mayes, J. (2003) Effects of thinning treatment on an ectomycorrhizal succession under Scots pine. *Mycological Research*, 107, 317-328.
- Siebel, H. & Reichgelt, A. (2012) Praktijkadvies essentaksterfte, versie 2012. (ed. Bosschap).
- Siepel, H., Siebel, H., Verstrael, T.J., van den Burg, A.B. & Vogels, J.J. (2009) Herstel van lange termijn effecten van verzuring en vermessing in het droog zandlandschap. *De Levende Natuur*, 110, 124-129.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128, 211-225.

- Simard, S.W. (2009) Mycorrhizal networks and complex systems: Contributions of soil ecology science to managing climate change effects in forested ecosystems. *Canadian Journal of Soil Science*, 89, 369-382.
- Smeenge, H. (2006) Holten en strubben in het stroomgebied van de Drentse Aa. *De Levende Natuur*, 107, 8-12.
- Smit, E., Veenman, C. & Baar, J. (2003) Molecular analysis of ectomycorrhizal basidiomycete communities in a *Pinus sylvestris* L. stand reveals long-term increased diversity after removal of litter and humus layers. *Fems Microbiology Ecology*, 45, 49-57.
- Sparrius, L.B. (2011) Inland dunes in The Netherlands: soil, vegetation, nitrogen deposition and invasive species. Proefschrift Universiteit van Amsterdam
- Spek, T. (2004) *Het Drentse esdorpenlandschap : een historisch-geografische studie*. Matrijs, Utrecht.
- Steeman, R. & Veraghtert, W. (2011) Vlaamse mycologen op zoek naar brandplekpaddestoelen, *Natuur.Focus 7*: 149-150.
- Steeman, R. (2012) *Brandplekkenproject KVMV, Drie jaar brandplekken inventariseren*. Lezing op de NMV Floradag 14-4-2012.
- Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. (2012) *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge [etc.].
- Stortelder, A., J. Schaminée & P. Hommel (1999) *De vegetatie van Nederland 5*. Opulus Press, Uppsala, Leiden.
- Strandberg, M. & Johansson, M. (1999) Uptake of nutrients in *Calluna vulgaris* seed plants grown with and without mycorrhiza. *Forest Ecology and Management*, 114, 129-135.
- Strengbom, J. & Nordin, A. (2008) Commercial forest fertilization causes long-term residual effects in ground vegetation of boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 256, 2175-2181.
- Strengbom, J., Nasholm, T. & Ericson, L. (2004) Light, not nitrogen, limits growth of the grass *Deschampsia flexuosa* in boreal forests. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 82, 430-435.
- Strengbom, J., Nordin, A., Nasholm, T. & Ericson, L. (2001) Slow recovery of boreal forest ecosystem following decreased nitrogen input. *Functional Ecology*, 15, 451-457.
- Schwarze, F.W.M.R., J. Engels & C. Mattlack (2000). *Fungal strategies of wood decay in trees*. Springer, Berlin.
- Tack, G., Van den Breemt, P. & Hermy, M. (1993) *Bossen van Vlaanderen : een historische ecologie*. Davidsfonds, Leuven.
- Tarvainen, O., Hamberg, L., Ohenoja, E., Strömmer, R. & Markkola, A. (2012) Responses of fungal and plant communities to partial humus removal in mid-boreal N-enriched forests. *Journal of Environmental Management*, 108, 120-129.
- Tedersoo, L., Arnold, A.E. & Hansen, K. (2013) Novel aspects in the life cycle and biotrophic interactions in Pezizomycetes (Ascomycota, Fungi). *Molecular Ecology*, 22, 1488-1493.
- Tedersoo, L., Koljalg, U., Hallenberg, N. & Larsson, K.H. (2003) Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytologist*, 159, 153-165.
- Tedersoo, L., Partel, K., Jairus, T., Gates, G., Poldmaa, K. & Tamm, H. (2009) Ascomycetes associated with ectomycorrhizas: molecular diversity and ecology with particular reference to the Helotiales. *Environmental Microbiology*, 11, 3166-3178.
- Tedersoo, L., Pellet, P., Koljalg, U. & Selosse, M.A. (2007) Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae. *Oecologia*, 151, 206-217.
- Tedersoo, L., Suva, T., Larsson, E. & Koljalg, U. (2006) Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycological Research*, 110, 734-748.
- Teeven, F. (2012) *Voortgangsbrief dossier Natuurbranden*, Brief Minister van Veiligheid en Justitie aan de Tweede kamer, nummer TK 2010-2011, 26 956 nr.104.
- Termorshuizen, A.J. & Schaffers, A. (1991) The decline of carpophores of ectomycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* L. in the Netherlands- possible causes. *Nova Hedwigia*, 53, 267-289.
- Termorshuizen, A.J. & Veerkamp, M.T. (2010) Mycoflora in spontaneous stands of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in drift sands. *Inland drift sand landscapes* (eds J. Fanta & H. Siepel), pp. 173-188. KNNV Publishing, Zeist.
- Termorshuizen, A.J. (1991) Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands. *Journal of Vegetation Science*, 2, 555-564.
- Termorshuizen, A.J. (1993) The influence of nitrogen fertilizers on ectomycorrhizas and their fungal carpophores in young stands of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 57, 179-189.
- Teste, F.P., Lieffers, V.J. & Strelkov, S.E. (2012) Ectomycorrhizal community responses to intensive forest management: thinning alters impacts of fertilization. *Plant and Soil*, 360, 333-347.
- Teste, F.P., Simard, S.W., Durall, D.M., Guy, R.D., Jones, M.D. & Schoonmaker, A.L. (2009) Access to mycorrhizal networks and roots of trees: importance for seedling survival and resource transfer. *Ecology*, 90, 2808-2822.
- Tjallingii, F. & Tjallingii-Beukers, D. (1983) De IJsselmeerpolders een paddestoelenparadijs. *Coolia* 26: 21 - 30.

- Toftegaard, T., Iason, G.R., Alexander, I.J., Rosendahl, S. & Taylor, A.F.S. (2010) The threatened plant intermediate wintergreen (*Pyrola media*) associates with a wide range of biotrophic fungi in native Scottish pine woods. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3963-3971.
- Tolsma, L.P. (2006) Landgoed Neerijnen, een droom van een kroonjuweel. *Coolia*, 49, 31-36.
- Treseder, K.K. (2004) A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164, 347-355.
- van Breemen, N., Lundstrom, U.S. & Jongmans, A.G. (2000) Do plants drive podzolization via rock-eating mycorrhizal fungi? *Geoderma*, 94, 163-171.
- van Delft, B., de Waal, R., Kemmers, R., Mekking, P. & Sevink, J. (2006) *Field guide humus forms : description and classification of humus forms for ecological applications*. Alterra, Wageningen.
- Van den Berg, F.A. & Snater, H. (2007) Onderzoek stuifzanden aan de kust: Van Limburg Stirumkanaal en Verlaten Veld. *Coolia*, 50, 24-26.
- van den Boom, B., Holtland, J., Lammerts, E. & Takman, B. (2004) *De duinen van Staatsbosbeheer : evaluatie van herstelbeheer in de kuststrook*. Staatsbosbeheer.
- van den Dool, E., Veerkamp, M. & Keizer, P.J. (1997) Kleibospaddestoelen III. Utrechtse kleiboslanen - bijzondere soorten, vroeger en nu. *Coolia* 40 (1997) 73-133.
- van der Heijden, E.W. (2000) Mycorrhizal symbioses of *Salix repens* : diversity and functional significance. PhD-thesis Proefschrift Wageningen Universiteit, Wageningen University.
- van der Heijden, E.W., De Vries, F.W. & Kuyper, T.W. (1999) Mycorrhizal associations of *Salix repens* L. communities in succession of dune ecosystems. I. Above-ground and below-ground views of ectomycorrhizal fungi in relation to soil chemistry. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 77, 1821-1832.
- van der Heijden, M.G.A. & Horton, T.R. (2009) Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97, 1139-1150.
- van der Wal, A., de Boer, W., Gunnewiek, P. & van Veen, J.A. (2009) Possible Mechanism for Spontaneous Establishment of *Calluna vulgaris* in a Recently Abandoned Agricultural Field. *Restoration Ecology*, 17, 308-313.
- van Dobben, H.F. (2010) *Lange-termijn effecten van bekalking op bosvegetatie : bruikbaarheid van oude experimenten*. Alterra, Wageningen.
- van Haperen, A.M.M. (2009) Een wereld van verschil : landschap en plantengroei van de duinen op de Zeeuwse en Zuid-Hollandse Eilanden. Proefschrift Wageningen
- van Haperen, A.M.M., Kooijman, A.M., Nijssen, M., van Steenis, W., Slings, Q.L. & van Roon, J.A. (2013) Beheeradvies Schoorlse Duinen.
- van Mullekom, M., Lucassen, E.C.H.E.T., Weijters, M., Tomassen, H., Bobbink, R. & Smolders, A.J.P. (2013) Van landbouw naar natuur: gericht op zoek naar kansen! *De Levende Natuur*, 114, 120-126.
- van Scholl, L., Kuyper, T.W., Smits, M.M., Landeweert, R., Hoffland, E. & van Breemen, N. (2008) Rock-eating mycorrhizas: their role in plant nutrition and biogeochemical cycles. *Plant and Soil*, 303, 35-47.
- Van Til, M. (2006) Begrazing in de Amsterdamse Waterleidingduinen, tegenvaller of succes? *De Levende Natuur*, 107, 50-55.
- Van Tooren, B.F. & Siebel, H. (2011) Bezinning op naaldbossen. *Coolia*, 54, 103-105.
- Van Tooren, B.F. and B. Odé (2008). Is actieve soortenbescherming kansrijk voor bedreigde inheemse vaatplanten? *De Levende Natuur* 109, 127-130.
- Van Tooren, B.F., Van der Ploeg, N. & Dirks, P. (2006) Paddenstoelen en het beheer van Natuurmonumenten. *Coolia*, 49, 1-3.
- Van Tooren, B.F. & De Graeff, J.J. (2013) Visie Natuurmonumenten op natuur en landschap in 2040. *De Levende Natuur*, 114, 20-24.
- Van Tweel, M. (1994) *Verandering van de begroeiing van Knotwilgen*, Afstudeerscriptie Landbouwuniversiteit Wageningen.
- Van Uytvanck, J. (2011) Grote grazers sturen de ontwikkeling van nieuwe boslandschappen op voormalige landbouwgronden. *De Levende Natuur*, 112, 132-137.
- van Wieren, S.E., Groot Bruinderink, G.W.T.A. & Jorritsma, I.T.M. (1997) *Hoefdieren in het boslandschap*. Backhuys, Leiden.
- Van Zanen, G. (2001) Mijn favoriet: een eigenwijze bundelzwam. *Natura* 2001: 89.
- van Zanen, G., van der Aa, H., Bremer, P., Van Den Berg, A., Veerkamp, M. & De Vries, G. (2000) *Paddestoelen in Flevoland*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Veer, R. van 't & Hoogeboom, D. (2012) *Atlas Natura 2000 Naardermeer en Oostelijke vechtplassen*. Provincie Noord-Holland.
- Veerkamp, M.T. (1992a) *Paddestoelen in de provincie Flevoland*. Provincie Flevoland, [Lelystad].
- Veerkamp, M.T. (1998) Paddestoelen van brandplekken sterk achteruitgegaan, *De Levende Natuur* 99: 62-66.
- Veerkamp, M.T. & Gutter, A. (2006) Stuifzanden in het vizier. *Coolia*, 49, 135-138.
- Veerkamp, M.T. (1992b) *Paddestoelen in bosreservaten*. Agricultural University, Wageningen.
- Veerkamp, M.T. (1995) De diversiteit van paddestoelen in het Nederlandse bos. *Alterra rapport* 1157. Wageningen.
- Veerkamp, M.T. (1999) De paddestoelenflora van het Berken-Zomereiken- en Wintereiken-Beukenbos. *De Levende Natuur*, 100, 173-178.

- Veerkamp, M.T. (2001) *Paddestoelen in acht bosreservaten : Stille Eenzaamheid, Kremboong, Tongerense Hei, Norgerholt, Zwarte Bulten, Mattemburgh, Hollandse Hout en Houtribbos*. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen.
- Veerkamp, M.T. (2003) Het belang van groot dood beukenhout voor paddestoelen. *Nederlands bosbouw tijdschrift* 2003
- Veerkamp, M.T. (2003) *Paddestoelen in bosreservaten : eiken-haagbeukenbossen: Smoddebos, Bentheimer Wald en Samerrott*. Alterra, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen.
- Veerkamp, M.T. (2005) *De diversiteit van paddestoelen in het Nederlandse bos*. Alterra, Wageningen.
- Veerkamp, M.T. (2005) Dood hout en paddenstoelen. In: Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M., Wijdeven, S.M.J., Moraal, L.G., Veerkamp, M.T. en Bijlsma, R.J., 2005. Dood hout en biodiversiteit. *Alterra Rapport*, 1320.
- Veerkamp, M.T., de Vries, B.W.L. & Kuyper, T.W. (1997) Shifts in species composition of lignicolous macromycetes after application of lime in a pine forest. *Mycological Research*, 101, 1251-1256.
- Veerkamp, M.T., Keizer, P.J. & Dool, E.v.d. (1994) Kleibospaddestoelen 1: Geografische verspreiding. *Coolia* 37 136-145.
- Vellinga E.C. (2004) Ecology and distribution of Lepiotaceous fungi (Agaricaceae) – A review. *Nova Hedwigia* 78: 273-299.
- Vellinga, E.C. & Kuyper, T.W. (2012) Uitheemse ectomycorrhizapaddenstoelen. *Coolia*, 55, 55-64.
- Verhagen, R., R. van Diggelen & J. Bakker (2004) Ontgronden van voormalige landbouwgronden: welk resultaat na tien jaar voor de vegetatie? *De Levende Natuur* 105: 44-50.
- Villarreal-Ruiz, L., Anderson, I.C. & Alexander, I.J. (2004) Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *New Phytologist*, 164, 183-192.
- Vincenot, L., Tedersoo, L., Richard, F., Horcine, H., Koljalg, U. & Selosse, M.A. (2008) Fungal associates of *Pyrola rotundifolia*, a mixotrophic Ericaceae, from two Estonian boreal forests. *Mycorrhiza*, 19, 15-25.
- Visser, S. (1995) Ectomycorrhizal fungal succession in Jack pine stands following wildfire. *New Phytologist*, 129, 389-401.
- Vogels, J. (2011) Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen: evaluatie van bestaande en nieuwe herstelmaatregelen (2006-2010). *Rapport OBN152-DZ / DKI nr. 2011* Bosschap, Driebergen.
- Vohnik, M., Sadowsky, J.J., Kohout, P., Lhotakova, Z., Nestby, R. & Kolarik, M. (2012) Novel Root-Fungus Symbiosis in Ericaceae: Sheathed Ericoid Mycorrhiza Formed by a Hitherto Undescribed Basidiomycete with Affinities to Trechisporales. *Plos One*, 7, e39524.
- Wallander, H. & Nylund, J.E. (1992) Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*, 120, 495-503.
- Wallenda, T. & Kottke, I. (1998) Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. pp. 169-187.
- Walley, R. & Veerkamp, M.T. (2005) Houtzwammen op beuk. *Natuur.focus* 4(3):82-88.
- Walley, R., Baeté, H., Christiaens, B., De Keersmaeker, L., Esprit, M., Van de Kerckhove, P. & Vandekerckhove, K. (2005, 2006, 2012) Monitoringprogramma Integrale Bosreservaten. INBO, Brussel.
- Wallis de Vries, M., Wynhoff, I., Zollinger, R., Brouwer, E., van der Burg, R., van Duinen, G.J., Frigge, P. & Termaat, T. (2010) Van Appellussula tot Zompsprinkhaan. Leefgebiedsplan bedreigde soorten van de Brabantse Zandgronden.
- Wallis de Vries, M.F., Bakker, J.P. & van Wieren, S.E. (1998) *Grazing and conservation management*. Kluwer, Dordrecht.
- Watling, R. (2005) Fungal associates of *Salix repens* in northern oceanic Britain and their conservation significance. *Mycological Research*, 109, 1418-1424.
- Weeda, E.J., Schaminée, J.H.J. & Van Duuren, L. (2000-2005) *Atlas van plantengemeenschappen*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Weeda, E.J., Westra, R., Westra, Ch. & Westra, T. (1985-1994) *Nederlandse Oecologische Flora, Wilde planten en hun relaties 1-5*, IVN, Vara, Vewin.
- Weeda, E.J., Ozinga, W.A. & Jagers op Akkerhuis, G.A.J.M. (2006). *Diversiteit hoog houden: bouwstenen voor een geïntegreerd natuurbeheer*. Alterra Rapport 1418.
- Wesseling, M. (2011) Uit de brand. *Bionieuws* 3-9-2011.
- Wiklund, K., Nilsson, L.O. & Jacobsson, S. (1995) Effects of irrigation, fertilization, and artificial drought on Basidioma production in a Norway spruce stand. *Canadian Journal of Botany*, 73, 200-208.
- Willems, J.H (1987) Ons Krijtland Zuid-Limburg VI. Kalkgrasland in Zuid-Limburg. *Wetensch Meded. KNNV* 184.
- Wuyts, K., De Schrijver, A., Vermeiren, F. & Verheyen, K. (2009) Gradual forest edges can mitigate edge effects on throughfall deposition if their size and shape are well considered. *Forest Ecology and Management*, 257, 679-687.
- Zahner, V., Sikora, L. & Pasinelli, G. (2012) Heart rot as a key factor for cavity tree selection in the black woodpecker. *Forest Ecology and Management*, 271, 98-103.

Index tot de soorten

Vetgedrukte paginanummers betreffen afbeeldingen; nummers ≥ 100 betreffen band 2

Agaricus arvensis	199	Astraeus hygrometricus	294
Agaricus augustus	335	Athelopsis recondita	140
Agaricus bernardii	171	Aurantioporus fissilis	370
Agaricus brunneolus	249	Auricularia mesenterica	336
Agaricus campestris	46, 96, 171, 185, 199, 221	Auriscalpium vulgare	46, 47 , 323
	223 , 224	Baeospora myosura	46, 47
Agaricus cupreobrunneus	197, 206, 208	Bankera fuligineoalba	144
Agaricus devoniensis	94, 156, 161	Basidiodendron cinereum	140
Agaricus lividonitidus	197, 203	Belonopsis retincola	103 , 104
Agaricus macrocarpus	163	Biscogniauxia nummularia	57
Agaricus moelleri	274	Bisporella scolochloae	104
Agaricus pampeanus	171	Bjerkandera adusta	61, 62, 329
Agaricus subperonatus	199	Bjerkandera fumosa	246
Agaricus sylvaticus	70	Bolbitius titubans	177, 185, 199, 224
Agaricus urinascens	199, 224, 335	Boletus calopus	295
Agrocybe dura	232	Boletus edulis	33 , 295
Agrocybe elatella	176, 177, 182 , 183, 184, 349	Boletus erythropus	295, 337
Agrocybe pediades	198, 200, 236	Boletus impolitus	41, 96, 248 , 337
Agrocybe pusiola	150, 161, 198	Boletus legaliae	83, 362
Agrocybe rivulosa	377	Boletus luridus	211, 275, 311, 361, 364
Aleuria aurantia	236	Boletus pinophilus	144, 322
Alnicola celluloderma	263, 287	Boletus queletii	286
Alnicola escharoides	47, 261, 263, 356	Boletus radicans	41
Alnicola macrospora	287	Boletus reticulatus	284, 337
Alnicola salicis	256	Boletus rhodoxanthus	286
Alnicola scolecina	261, 263	Boletus satanas	41, 83, 84 , 211, 337, 362
Alnicola spadicea	256, 287	Botryobasidium laeve	140
Alnicola striatula	263	Bovista aestivalis	156, 161
Alnicola subconspersa	263, 264 , 287	Bovista nigrescens	199, 224
Alnicola tantilla	163, 164, 165	Bovista plumbea	199
Amanita ceciliae	41, 96, 337, 359, 362	Bovista pusilla	197, 208
Amanita citrina	270, 275	Bovistella radicata	197, 215, 216
Amanita excelsa	291	Buchwaldoboletus lignicola	323
Amanita franchetii	337	Buglossoporus quercinus	67
Amanita fulva	135	Bulbillomyces farinosus	47
Amanita gemmata	75, 169, 294, 309, 322	Byssomerulius corium	246
Amanita muscaria	33 , 70, 364	Calloria neglecta	239
Amanita olivaceo-grisea	272	Calocybe carnea	199, 363
Amanita pantherina	284, 337, 364	Calocybe gambosa	282
Amanita phalloides	283, 337	Calocybe obscurissima	271, 274
Amanita porphyria	294, 321, 322	Calvatia gigantea	46, 199, 238, 239
Amanita rubescens	70	Calvatia utriformis	199
Amanita solitaria	83, 275, 362	Calycellina alniella	48
Amanita strobiliformis	83, 337, 362	Calyptella capula	239
Amanita submembranacea	272	Camarophylloporus foetens	198, 211
Amanita vaginata	361, 364	Camarophylloporus hymenocephala	197, 211
Amanita virosa	43, 294	Camarophylloporus micacea	197, 211
Amarenomyces ammophilae	150	Camarophylloporus phaeophylla	140
Amaurodon atrocyaneus	140	Camarophylloporus schulzeri	197, 210, 211, 214
Amphinema byssoides	70	Campanella caesia	149, 150, 156
Amylostereum chailletii	321, 323	Cantharellula umbonata	140, 215
Amylostereum laevigatum	139, 140	Cantharellus amethysteus	292, 294
Anthostomella phaeosticta	150	Cantharellus cibarius	75, 94, 97 , 284, 293 , 294
Anthracobia melaloma	373		309, 316, 322, 333
Antrodia heteromorpha	321	Cantharellus tubaeformis	85, 86, 295, 300
Antrodia ramentacea	286	Cenococcum geophilum	70
Antrodiella serpula	61, 261, 263	Ceriphora palustris	103
Arcangeliella stephensii	311	Ceriporiopsis gilvescens	67, 342
Armillaria ectypa	94, 96, 109, 111	Cerrena unicolor	329
Armillaria lutea	47, 58, 59	Chalciporus piperatus	295
Armillaria mellea	47, 58	Cheilymenia gra nulata	226, 227
Armillaria ostoyae	58, 59 , 326, 334	Cheilymenia stercorea	226
Arrhenia lobata	113 , 162	Chlorophyllum olivieri	70
Arrhenia spathulata	155	Chlorophyllum rachodes	199
Ascobolus carbonarius	106	Chroogomphus rutilus	286 , 318, 323
Ascobolus stercoreus	227	Ciboria acerina	259

Ciboria amentacea	48, 261, 263	Coprinopsis stercorea	96, 227
Ciboria lentiformis	48, 262	Coprinopsis tigrinella	104
Ciboria viridifusca	48, 263	Coprinopsis urticicola	102, 104
Clathrus archeri	85	Coprinus comatus	199, 236, 237
Clavaria argillacea	132 , 135, 137, 142, 168, 169	Coprinus sterquilinus	130, 227
	198, 309	Cordyceps militaris	222
Clavaria daulnoyi	172, 198, 232	Corioloopsis gallica	329
Clavaria falcata	199, 224	Corioloopsis trogii	246, 247
Clavaria fragilis	198, 200	Cortinarius albonigrellus	165
Clavaria greletii	172	Cortinarius alboviolaceus	295
Clavaria incarnata	232	Cortinarius alnetorum	263
Clavaria straminea	198, 203	Cortinarius anserinus	41
Clavaria zollingeri	194 , 197	Cortinarius armillatus	70 , 96, 126, 267, 268
Claviceps microcephala	122	Cortinarius balteatocumatilis	41
Claviceps nigricans	102, 104	Cortinarius bibulus	77, 263
Claviceps purpurea	148 , 171, 236, 236	Cortinarius bolaris	75, 294, 332, 333
Clavulinopsis corniculata	198, 200	Cortinarius caerulescens	41
Clavulinopsis fusiformis	197	Cortinarius camphoratus	41, 43, 321, 322
Clavulinopsis helvola	176, 198, 200, 275	Cortinarius caperatus	332
Clavulinopsis laeticolor	198, 200	Cortinarius cavipes	165
Clavulinopsis luteoalba	215	Cortinarius cinnamomeoluteus	163, 255, 256
Clavulinopsis luteoochracea	111, 113, 162	Cortinarius cinnamomeus	75, 175, 206, 295
Clavulinopsis umbrinella	197	Cortinarius comatus	165
Clavulinopsis vernalis	120, 121, 122, 348	Cortinarius croceoconus	175, 206, 208
Clitocybe agrestis	177, 185, 199, 224	Cortinarius croceus	322
Clitocybe amarescens	199, 224	Cortinarius cucumisporus	163, 165
Clitocybe barbularum	156	Cortinarius dumetorum	163, 165
Clitocybe clavipes	70, 296	Cortinarius fuisporus	295, 316, 322
Clitocybe connata	199	Cortinarius helvelloides	263
Clitocybe ditopa	70	Cortinarius helvolus	294
Clitocybe fragrans	70, 338	Cortinarius hinnuleus	337
Clitocybe geotropa	274, 335, 338	Cortinarius huronensis	126
Clitocybe glareosa	208	Cortinarius infractus	275
Clitocybe marginella	70, 154	Cortinarius largus	275, 337, 360
Clitocybe metachroa	53, 70, 249, 275, 296	Cortinarius lilacinopusillus	77, 263
Clitocybe nebularis	46, 53, 70, 249, 250, 275, 296, 312	Cortinarius lividoochraceus	294, 296
Clitocybe phaeophthalma	274	Cortinarius malachius	321 , 322
Clitocybe rivulosa	154, 161, 185, 199, 224	Cortinarius mucosus	144
Clitocybe vibecina	52, 122, 129	Cortinarius pauperculus	165
Clitopilus caelatus	139, 140	Cortinarius pholideus	126, 267, 268
Clitopilus hobsonii	246	Cortinarius porphyropus	75, 294
Clitopilus nitellinus	159, 160	Cortinarius pseudocrassus	311
Clitopilus parilis	140, 203	Cortinarius purpureus	295
Clitopilus popinalis	156, 161, 198, 206, 208	Cortinarius raphanoides	268
Clitopilus scyphoides	198, 200	Cortinarius rubellus	295, 323
Coltricia perennis	135, 309, 310 , 316, 322	Cortinarius sanguineus	292, 294
Conocybe albipes	199	Cortinarius saturninus	330
Conocybe alboradicans	224	Cortinarius scaurus	43, 317, 321, 323
Conocybe brunneidisca	130, 135, 227, 229	Cortinarius semisanguineus	322
Conocybe dunensis	149	Cortinarius septentrionalis	165
Conocybe fuscimarginata	235, 236	Cortinarius torvus	284
Conocybe pubescens	130, 135, 229	Cortinarius tubarius	126, 127
Conocybe rickeniana	199	Cortinarius turgidus	365
Conocybe siliginea	185, 199, 224, 236	Cortinarius uliginosus	255, 256
Conocybe subpubescens	48, 263	Cortinarius urbicus	330
Coprinellus angulatus	373	Cortinarius vibratilis	295
Coprinellus callinus	102	Cortinarius violaceus	295
Coprinellus curtus	227	Craterellus cornucopioides	291, 292 , 295, 332
Coprinellus heptemerus	227	Crepidotus caspari	247
Coprinellus xanthothrix	161	Crepidotus luteolus	239
Coprinopsis ammophilae	148, 149, 161	Crinipellis scabellus	149, 150, 15
Coprinopsis cinerea	227	Cudoniella clavus	263
Coprinopsis cothurnata	227	Cyathus stercoreus	149, 150
Coprinopsis erythrocephala	161	Cyathus striatus	377
Coprinopsis kubicka e	102, 104	Cylindrobasidium evolvens	330
Coprinopsis lagopus	377	Cystoderma amianthinum	177, 199
Coprinopsis macrocephala	227	Cystoderma carcharias	53, 295, 296, 297
Coprinopsis nivea	226 , 227	Cystoderma jasonis	198
Coprinopsis phaespora	239	Cystolepiota bucknallii	274, 376
Coprinopsis picacea	52	Cystolepiota seminuda	52
Coprinopsis semitalis	208	Daedalea quercina	294
Coprinopsis stangliana	211	Daedaleopsis confragosa	246, 254, 256

Deaedaleopsis tricolor	273	Entoloma juncinum	292
Deconica coprophila	227	Entoloma juniperinum	139
Deconica inquilina	199	Entoloma kuehnerianum	206, 208
Deconica merdaria	227	Entoloma lanuginosipes	322
Deconica montana	142, 154, 155, 156, 161, 198	Entoloma lividocyanulum	197
Deconica phillipsii	156	Entoloma longistriatum	197, 200
Deconica subviscida	224	Entoloma minutum	122, 171, 176, 184
Dermoloma cuneifolium	183, 197, 232	Entoloma moliniophilum	121
Dermoloma josserandii	232	Entoloma mougeotii	197, 208
Dermoloma magicum	197, 210, 211	Entoloma neglectum	198, 224
Dermoloma pseudocuneifolium	197, 211	Entoloma niphoides	281, 282
Diatrype bullata	256	Entoloma nitidum	267, 268, 322
Diatrypella verruciformis	47	Entoloma papillatum	198, 200
Diplomitoporus flavescens	286, 318, 323	Entoloma phaeocyathus	149, 161
Disciotis venosa	273, 286	Entoloma poliopus	197
Disciseda bovista	156	Entoloma politum	256
Dumontinia tuberosa	273	Entoloma porphyrophaeum	176 , 197
Elaphocordyceps capitata	295	Entoloma proterum	162
Elaphocordyceps longisegmentis	295, 323	Entoloma prunuloides	197, 210, 212
Elaphocordyceps ophioglossoides	295, 323	Entoloma pseudocoelestinum	176
Elaphomyces granulatus	322	Entoloma pseudoturci	197, 200
Elaphomyces maculatus	41	Entoloma queletii	268
Elaphomyces muricatus	295	Entoloma resutum	165
Entoloma albotomentosum	102, 104, 106, 184	Entoloma rhodopolium	256
Entoloma ameides	197, 211	Entoloma roseum	197
Entoloma anatinum	197	Entoloma rusticoides	198
Entoloma aprile	281	Entoloma sarcitum	197
Entoloma argenteostriatum	203	Entoloma saundersii	336
Entoloma atrocoeruleum	176	Entoloma scabrosum	263
Entoloma atromarginatum	165	Entoloma sepium	281 , 282
Entoloma bisporigerum	256	Entoloma sericellum	198, 200
Entoloma bloxamii	140, 196 , 197, 210, 211	Entoloma sericeoides	232
Entoloma brunneoflocculosum	211	Entoloma sericeum	177, 185, 199, 224
Entoloma byssisedum	106	Entoloma serrulatum	198, 200, 248, 275
Entoloma caccabus	263	Entoloma sodale	197, 212
Entoloma caesiocinctum	176, 198	Entoloma sphagneti	52, 117
Entoloma calaminare	211	Entoloma testaceum	144
Entoloma callirhodon	197	Entoloma tibiicystidiatum	184
Entoloma calthionis	183, 184	Entoloma turbidum	122
Entoloma carbonicola	116	Entoloma turci	197, 200
Entoloma cetratum	52, 53, 161, 322	Entoloma undatum	208
Entoloma chalybaeum	198, 200, 201 , 248, 275	Entoloma vinaceum	135, 154, 198, 214, 215
Entoloma clandestinum	163	Entoloma xanthocaulon	135, 198, 214, 215
Entoloma clypeatum	281, 282, 357	Entoloma xanthochroum	163
Entoloma cocles	197	Epithele typhae	104, 184
Entoloma coeruleofloccosum	165	Erysiphe cruciferarum	236
Entoloma conferendum	121, 122, 176, 177, 179, 180, 184	Erysiphe penicillata	48
Entoloma corvinum	197	Eutypa spinosa	57
Entoloma costatum	232	Exobasidium rostrupii	116, 117
Entoloma cunicolorum	215	Faerberia carbonaria	96, 373
Entoloma cuspidiferum	113	Fistulina hepatica	67 , 290, 294, 333
Entoloma cyanulum	111	Flammula alnicola	47, 261, 263
Entoloma defibulatum	180	Fomes fomentarius	64, 65 , 266
Entoloma elodes	115, 117, 120, 121, 122	Fomitiporia hippophaeicola	159 , 160
Entoloma euchroum	47, 247, 261, 263, 330	Fomitiporia punctata	273
Entoloma excentricum	164, 165	Fomitiporia robusta	67, 290, 336
Entoloma exile	197, 211	Fomitopsis pinicola	55
Entoloma farinasprellum	203	Fomitopsis rosea	67
Entoloma farinogustum	215	Fuscoporia ferrea	61
Entoloma favrei	268	Galerina alluviana	203
Entoloma fernandae	135, 142, 154, 161, 198	Galerina atkinsoniana	185, 198
Entoloma formosum	176, 180	Galerina calyptrata	121, 135, 161, 198
Entoloma griseocyaneum	197, 212, 214	Galerina caulocystidiata	180
Entoloma hebes	274	Galerina cephalotricha	198
Entoloma hirtipes	323	Galerina clavata	199
Entoloma hispidulum	198, 214, 215	Galerina graminea	199
Entoloma incanum	139, 197, 212	Galerina heimansii	263
Entoloma infula	184, 197, 212	Galerina hygrophila	176, 184
Entoloma inutile	135	Galerina hypnorum	121, 198
Entoloma jahnii	102, 106	Galerina jaapii	112, 113, 124, 125 , 184
Entoloma jubatum	197, 215	Galerina lacustris	256
		Galerina mniophila	198

Galerina paludosa	111, 115, 116 , 117	Helvella confusa	271
Galerina pumila	177, 185, 198	Helvella corium	163
Galerina rugisperma	140	Helvella crispa	375
Galerina salicicola	256	Helvella ephippium	271
Galerina sphagnum	117	Helvella lacunosa	375
Galerina stordalii	110, 111, 117	Helvella leucomelaena	323
Galerina tibiicystis	94, 111, 115, 117	Helvella queletii	271
Galerina uncialis	154	Helvella spadicea	271
Galerina unicolor	200	Hemimycena candida	238, 239
Galerina vittiformis	199	Hemimycena lactea	376
Ganoderma adspersum	66, 339	Hemimycena mairei	232
Ganoderma cupreolaccatum	67, 336, 337 , 338	Hemimycena nitriolens	103, 104
Ganoderma lipsiense	246	Hericium cirrhatum	67, 294
Ganoderma lucidum	294	Hericium coralloides	67, 294, 304 , 336, 338
Ganoderma resinaceum	58 , 339	Hericium erinaceus	67, 96, 294, 336, 339
Geastrum berkeleyi	272	Hericium flagellum	67
Geastrum campestre	161, 281, 282	Heterobasidium annosum	326
Geastrum corollinum	160, 282	Heterosphaeria patella	184
Geastrum coronatum	282	Hohenbuehelia culmicola	94, 149
Geastrum fimbriatum	274, 323, 357	Hohenbuehelia fluxilis	256
Geastrum floriforme	140, 160	Hyalopeziza corticola	259
Geastrum fornicatum	272	Hydnellum caeruleum	144
Geastrum minimum	153 , 160, 161	Hydnellum compactum	41, 289, 294, 363, 364
Geastrum pectinatum	318, 323	Hydnellum conrescens	96, 289, 294, 333, 362, 364
Geastrum quadrifidum	322	Hydnellum ferrugineum	144
Geastrum rufescens	272, 274	Hydnellum peckii	144, 316
Geastrum saccatum	160	Hydnellum spongiosipes	289, 294, 312, 333, 362, 364
Geastrum schmidelii	96, 160, 168	Hydnum repandum	291 , 294
Geastrum striatum	160, 281, 282, 356, 357	Hygrocybe acutoconica	198, 206, 208, 345
Geastrum triplex	52, 282, 356, 357	Hygrocybe aurantia	121
Gelatoporia pannocincta	67	Hygrocybe aurantiosplendens	197, 210, 212
Geoglossum arenarium	135, 142, 168, 169	Hygrocybe calciphila	197, 210, 212
Geoglossum cookeianum	197, 200	Hygrocybe cantharellus	179, 180
Geoglossum fallax	197, 208	Hygrocybe ceracea	197, 200
Geoglossum glutinosum	198, 200	Hygrocybe chlorophana	197, 232, 350
Geoglossum simile	121, 124	Hygrocybe citrinovirens	214
Geoglossum umbratile	198, 200	Hygrocybe coccinea	197, 208
Geopora arenicola	161	Hygrocybe coccineocrenata	94, 109, 110 , 111, 115
Geopyxis carbonaria	373		117
Gloeophyllum odoratum	320, 322	Hygrocybe colemanniana	197, 212
Gloeophyllum sepiarium	60	Hygrocybe conica	111, 113, 176, 184, 198, 205
Gloiocephala menieri	102, 103, 104		221, 224, 345, 363
Gomphidius glutinosus	96, 319, 320 , 323, 375	Hygrocybe conicoides	156, 161
Gomphidius roseus	134, 322	Hygrocybe constrictospora	197
Grifola frondosa	294, 360, 364	Hygrocybe flavipes	197, 210, 212
Gymnopilus flavus	199, 231, 232	Hygrocybe fornicata	197, 218, 230, 232
Gymnopilus fulgens	119, 120, 122	Hygrocybe glutinipes	176, 184, 198, 248
Gymnopus androsaceus	52, 120, 122, 129, 133	Hygrocybe helobia	94, 109, 111, 176
	135, 198, 322	Hygrocybe insipida	176, 184, 198, 200
Gymnopus confluens	52, 70, 338	Hygrocybe intermedia	197, 212
Gymnopus dryophilus	70, 120, 122, 198, 363	Hygrocybe irrigata	197, 232
Gymnopus fusipes	67, 333	Hygrocybe lacmus	123, 183, 214, 215
Gymnopus inodorus	333	Hygrocybe laeta	176, 179, 180, 181, 198
Gymnopus luxurians	377	Hygrocybe marchii	232
Gymnopus perforans	319, 322	Hygrocybe miniata	156, 177, 198, 214, 215, 345
Gymnosporangium clavariiforme	57	Hygrocybe mucronella	197, 210, 212
Gyrodon lividus	77, 287	Hygrocybe nitrata	197, 214, 215
Gyromitra esculenta	135, 318 , 322	Hygrocybe obrussea	197, 230, 232
Gyroporus cyanescens	143, 144, 289, 290 , 294, 333	Hygrocybe ortoniana	176
Haasiella venustissima	272, 274	Hygrocybe ovina	214, 215
Hapalopilus croceus	67	Hygrocybe perplexa	197, 211
Haploporus odoratus	67	Hygrocybe phaeococcinea	162, 166, 215
Hebeloma cavipes	360	Hygrocybe pratensis	197, 200
Hebeloma collarium	163, 165	Hygrocybe psittacina	96, 156, 176, 198, 205, 223, 224
Hebeloma crustuliniforme	70, 345	Hygrocybe punicea	190 , 197, 210, 212
Hebeloma cylindrosporum	144, 322	Hygrocybe radiata	137, 232
Hebeloma mesophaeum	70, 312	Hygrocybe russocoriacea	162, 197, 206, 208
Hebeloma psammophilum	150, 161, 163, 165	Hygrocybe splendidissima	197, 212
Hebeloma pusillum	161, 175, 256	Hygrocybe subglobispora	197, 218, 230, 231 , 232
Hebeloma velutipes	254, 312	Hygrocybe substrangulata	162
Helvela acetabulum	283	Hygrocybe virginea	198, 205, 223, 224, 248, 275, 363
Helvella atra	271	Hygrocybe vitellina	197, 208, 215

Hygrophoropsis aurantiaca	154, 161	Lactarius deliciosus	318, 323, 375
Hygrophoropsis macrospora	184	Lactarius deterrimus	320 , 323, 375
Hygrophorus agathosmus	319, 323	Lactarius flavidus	42
Hygrophorus hypothemus	134, 135 , 322	Lactarius helvus	169, 322
Hygrophorus lucorum	319	Lactarius hepaticus	70, 316
Hygrophorus nemoreus	332	Lactarius hysginus	126, 134, 135, 317, 318 , 323
Hygrophorus olivaceoalbus	319	Lactarius lacunarum	256
Hygrophorus penarius	292	Lactarius lilacinus	263
Hygrophorus persoonii	286	Lactarius mairei	337
Hygrophorus pustulatus	323	Lactarius mammosus	352
Hymenogaster arenarius	311	Lactarius necator	70
Hymenogaster olivaceus	311	Lactarius obscuratus	47, 263
Hymenogaster tener	311	Lactarius omphaliformis	77, 263, 287
Hymenoscyphus seminis-alni	48	Lactarius pallidus	42
Hymenoscyphus pseudoalbidus	85	Lactarius pterosporus	42
Hyphoderma cryptocallimon	140	Lactarius pyrogalus	274
Hyphodontia sambuci	148	Lactarius rufus	316
Hypholoma udum	122	Lactarius semisanguifluus	323
Hypholoma dispersum	322	Lactarius serifluus	294
Hypholoma elongatum	115, 117, 122, 177, 185	Lactarius subdulcis	70
Hypholoma ericaeum	179, 180	Lactarius subumbonatus	291, 294
Hypholoma fasciculare	62, 355	Lactarius tabidus	70, 73, 266, 356
Hypholoma laeticolor	184	Lactarius torminosus	287, 361
Hypholoma polytrichum	322	Lactarius trivialis	42, 43, 267, 295, 321, 323
Hypholoma subericaeum	102, 104, 171, 184	Lactarius vietus	126, 268, 287
Hypholoma udum	52, 117, 121	Lactifluus vellereus	42, 295
Hypochnicium lundellii	156	Laetiporus sulphureus	55, 80 , 294, 370
Hypocreopsis lichenoides	254, 255 , 256	Laetisaria fuciformis	203
Hypsizygus ulmarius	336	Lamprospora asperior	102
Incrucipilum sulphurellum	259	Lamprospora tortulae-ruralis	155
Inocybe acuta	256	Leccinum aurantiacum	337
Inocybe adequata	337, 360	Leccinum duriusculum	337
Inocybe agardhii	163, 165	Leccinum niveum	94, 126, 267, 268
Inocybe arenicola	316	Leccinum pseudoscabrum	274
Inocybe asterospora	337	Leccinum quercinum	294, 364
Inocybe bongardii	337	Leccinum versipelle	295
Inocybe calamistrata	263	Lentinellus cochleatus	333
Inocybe calospora	175	Lentinus tigrinus	246, 247, 248 , 330, 369
Inocybe dulcamara	163	Lenzites betulinus	61
Inocybe dunensis	161, 165	Lenzites warnieri	83
Inocybe fraudans	337	Leotia lubrica	295
Inocybe godeyi	272	Lepiota boudieri	274
Inocybe hirtella	375	Lepiota brunneolilacea	149, 161
Inocybe jacobi	295, 345, 352	Lepiota calcicola	274
Inocybe lacera	161, 345	Lepiota clypeolaria	52
Inocybe lanuginosa	295, 333	Lepiota cristata	25, 52
Inocybe paludinella	175	Lepiota echinacea	376
Inocybe salicis	163, 175, 256	Lepiota erminea	156, 161, 198, 206, 208
Inocybe sambucina	144, 294	Lepiota forquignoni	274
Inocybe serotina	161, 165	Lepiota fuscovinacea	274, 376
Inocybe squarrosa	256	Lepiota hymeniderma	273
Inocybe subcarpta	322	Lepiota ochraceofulva	274
Inocybe undulatospora	165	Lepiota oreadiformis	203
Inocybe vulpinella	165, 166	Lepiota perplexa	274
Inonotus cuticularis	294	Lepiota pilodes	274
Inonotus hispidus	370	Lepiota tomentella	274
Kavinia alboviridis	94, 139 , 140	Lepista flaccida	52, 53, 70, 249, 250, 296, 312
Kretschmaria deusta	56	Lepista nuda	70, 199, 249, 312
Kuehneromyces mutabilis	62	Lepista panaeolus	198, 224
Laccaria bicolor	70	Lepista saeva	171, 224
Laccaria laccata	70, 254	Lepista sordida	199, 224, 236
Laccaria maritima	161, 163, 164, 165	Leratiomyces ceres	85, 377
Laccaria proxima	40, 41 , 161, 163	Leratiomyces laetissimus	161
Lacrymaria lacrymabunda	199, 237, 338	Leucoagaricus barsii	161
Lactarius aspideus	256	Leucoagaricus georginae	286
Lactarius aurantiacus	165	Leucoagaricus leucothites	199
Lactarius azonites	41	Leucoagaricus serenus	286
Lactarius blennius	292, 364	Leucocoprinus brebissonii	275
Lactarius camphoratus	294	Lichenomphalia umbellifera	116, 117
Lactarius chrysorrheus	41, 94, 284, 289, 293 , 294	Limacella glioderma	159, 160
	333, 364	Lycoperdon echinatum	272, 274
Lactarius controversus	361, 364	Lycoperdon lividum	156, 198

Lycoperdon mammiforme	365	Mycena seynesii	46, 47 , 323
Lycoperdon nigrescens	70, 198	Mycena speirea	247
Lycoperdon perlatum	52, 70, 312	Mycena vitilis	48, 363
Lyophyllum ambustum	140	Mycenastrum corium	171, 238, 239
Lyophyllum anthracophilum	373	Myriosclerotinia curreyana	184
Lyophyllum cessans	376	Myriosclerotinia duriaeana	102
Lyophyllum gangraenosum	270	Myriostoma coliforme	96, 159, 160, 281, 282
Lyophyllum palustre	94, 111 , 116, 117, 177	Myxomphalia maura	373
Lyophyllum tylicolor	198	Nemania confluens	61
Macrolepiota excoriata	198, 224	Neottiella rutilans	142
Macrolepiota procera	46, 199	Nidularia deformis	256
Macrotyphula fistulosa	48, 261, 263	Nimbomollisia eriophori	112
Macrotyphula juncea	48	Octospora humosa	142, 198
Marasmiellus trabutii	150, 171	Octospora melina	124
Marasmiellus tricolor	198, 224	Octospora neerlandica	155
Marasmius anomalus	155	Ombrophila violacea	263
Marasmius curreyi	102	Omphaliaster asterosporus	140
Marasmius epiphylloides	291	Omphalina acerosa	161, 175, 176, 183, 184, 185
Marasmius limosus	102, 104, 154	Omphalina baeospora	198, 203
Marasmius minutus	246	Omphalina chlorocyanea	120, 122, 198
Marasmius oreades	155, 161, 177, 185, 199, 224, 363	Omphalina galericolor	155, 156
Marasmius rotula	48	Omphalina gerardiana	111, 115, 117
Marasmius torquescens	338	Omphalina mutila	120, 121, 122
Marasmius wynneae	274	Omphalina obscurata	198
Melanoleuca cinereifolia	94, 148, 149, 161	Omphalina oniscus	115
Melanoleuca friesii	161	Omphalina philonotis	117
Melanoleuca poliioleuca	199	Omphalina praticola	211
Melanoleuca verrucipes	37	Omphalina pyxidata	155, 161, 198
Mensularia nodulosa	61, 294	Omphalina velutipes	198, 203
Mensularia radiata	47, 61, 260 , 261, 263	Ophiostoma novi-ulmi	57
Meripilus giganteus	339, 340	Ophiostoma ulmi	57
Meruliopsis taxicola	286	Otidea onotica	295
Microglossum nudipes	210, 211, 212	Pachyphloeus citrinus	311
Microglossum olivaceum	206, 207 , 208	Panaeolina foenisecii	185, 199, 224
Microsphaera alplitoides	85, 332, 334	Panaeolus acuminatus	199, 224
Mitrophora semilibera	273, 282	Panaeolus cinctulus	227
Mollisia amenticola	48	Panaeolus fimicola	177, 185, 199, 224
Monilinia johnsonii	357	Panaeolus guttatus	208
Monilinia oxycocci	116, 117	Panaeolus papilionaceus	226, 227
Morchella esculenta	272, 273 , 282, 342	Panaeolus semiovatus	130, 135, 169, 226 , 227
Mutinus ravenelii	236	Panellus mitis	61, 62
Mycena acicula	48	Parasola leiocephala	199
Mycena adonis	120, 121, 122, 176, 198	Parasola misera	227
Mycena aetites	199, 232	Paxillus filamentosus	356
Mycena amicta	70	Paxillus involutus	38, 70, 316
Mycena belliae	102, 103, 104	Peniophora limitata	247
Mycena bulbosa	184	Peniophora lycii	274
Mycena chlorantha	154, 155 , 156	Peniophora pini	286, 322
Mycena cinerella	129, 177, 198, 363	Peniophora quercina	62
Mycena clavicularis	286, 318, 323	Peniophora tsugae	140
Mycena epipterygia	47, 122, 129, 198	Perenniporia fraxinea	67, 338
Mycena filopes	48	Peziza ammophila	94, 96, 149, 161
Mycena flavescens	275, 338, 363	Peziza boltonii	149
Mycena flavoalba	199	Peziza echinospora	373
Mycena galericulata	56, 61	Peziza limnaea	254, 256
Mycena galopus	46, 52, 70, 120, 122, 154, 161, 198	Peziza subviolacea	373
Mycena hiemalis	47, 247	Peziza vesiculosa	377
Mycena leptcephala	199	Phaeolepiota aurea	238 , 239
Mycena megaspora	120, 122	Phaeolus schweinitzii	55, 317 , 322
Mycena metata	52	Phaeomarasmium erinaceus	61, 256
Mycena niveipes	330	Phallus hadriani	94, 148, 149 , 161
Mycena olida	248, 330	Phallus impudicus	70, 296
Mycena olivaceomarginata	185, 199, 224, 363	Phellinus conchatus	246, 247
Mycena pelianthina	338	Phellinus igniarius	246, 369
Mycena pelliculosa	129, 135, 140, 161, 177, 199, 215	Phellinus tuberculatus	357, 370
Mycena polygramma	330	Phellodon confluens	289, 294, 312, 333, 360, 362, 364
Mycena pseudocorticla	248, 330, 369	Phellodon melaleucus	294, 333, 362, 364
Mycena pura	177, 249, 271, 275	Phellodon niger	294, 333, 362, 364
Mycena rosea	274	Phellodon tomentosus	144, 315
Mycena sanguinolenta	52, 53 , 120, 122, 129, 137	Phlebia subochracea	247, 256
	199, 295, 296	Pholiota astragalina	60, 322
Mycena sepia	199, 203, 363	Pholiota henningsii	94, 109, 111

Pholiota highlandensis	373	Radulomyces confluens	246
Pholiota spumosa	60	Radulomyces hiemalis	140
Pholiota squarrosa	370	Ramaria abietina	319 , 322
Pholiotina arnoldsii	211	Ramaria aurea	291, 294
Pholiotina arrhenii	52, 330	Ramaria botrytis	364, 365
Phylloporia ribis	282	Ramaria eumorpha	139, 140, 322
Phyllotopsis nidulans	342	Ramaria fennica	364, 365
Piptoporus betulinus	55, 356	Ramaria myceliosa	323
Pisolithus arhizus	38	Ramaria stricta	149, 161
Pleurotus eryngii	218 , 231, 232	Ramaria subbotrytis	364
Pleurotus ostreatus	356	Ramariopsis crocea	200
Plicaturopsis crispa	83	Ramariopsis kunzei	198, 200
Pluteus atromarginatus	322	Ramariopsis pulchella	197, 210, 211, 212
Pluteus cervinus	62	Ramariopsis tenuiramosa	198, 200
Pluteus nanus	274	Ramsbottomia asperior	124
Pluteus plautus	161	Ramsbottomia crechqueraultii	124
Pluteus romellii	274	Resinomycena saccharifera	121, 122
Pluteus thomsonii	274	Rhizina undulata	372, 373
Pluteus umbrosus	62	Rhizoctonia solani	235
Podosordaria tulasnei	149, 150	Rhizopogon luteolus	82 , 144, 316, 322
Polyporus brumalis	330	Rhizopogon villosulus	39, 85, 321
Polyporus squamosus	329	Rhizoscyphus ericae	34, 131, 133
Polyporus tuberaster	274, 330	Rhodocollybia butyracea	45 , 46
Polyporus varius	370	Rhodocollybia maculata	295
Porodaedalea pini	67, 323	Rhodotarzetia rosea	116
Poronia erici	149	Rhodotus palmatus	336
Poronia punctata	130, 135, 169, 226, 227, 228 ,	Rickenella fibula	199
Postia balsamea	140	Rickenella swartzii	199
Psathyrella amarescens	377	Rigidoporus ulmarius	67, 336
Psathyrella ammophila	94, 148 , 149, 150, 161	Rimbachia arachnoidea	262
Psathyrella artemisiae	363	Roseodiscus formosus	121, 122, 198
Psathyrella candolleana	271	Russula adusta	144, 309, 322
Psathyrella clivensis	212	Russula alnetorum	77 , 263
Psathyrella corrugis	377	Russula amoenolens	70
Psathyrella cortinarioides	363	Russula aquosa	268
Psathyrella dennyensis	102	Russula cessans	286, 318, 323, 375
Psathyrella dicrani	333	Russula claroflava	267, 268, 287
Psathyrella flexispora	161	Russula cuprea	248
Psathyrella fulvescens	363	Russula cyanoxantha	94, 293, 294
Psathyrella longicauda	161	Russula decolorans	42, 323
Psathyrella lutensis	199, 239	Russula emetica	126, 134, 135
Psathyrella multipedata	330	Russula farinipes	248, 337
Psathyrella noli-tangere	263	Russula fellea	292, 294
Psathyrella panaeoloides	199	Russula fragilis	284
Psathyrella piluliformis	62	Russula grata	337
Psathyrella prona	199	Russula graveolens	364
Psathyrella pseudocorrugis	161	Russula grisea	361, 364
Psathyrella spadiceogrisea	161, 330	Russula laccata	175, 256, 257
Psathyrella typhae	102	Russula mairei	292
Pseudaleuria fibrillosa	203	Russula nauseosa	323
Pseudobaeospora argentea	163, 165	Russula nigricans	295
Pseudobaeospora pyrifera	140	Russula nitida	169, 266, 287
Pseudochaete tabacina	254, 256	Russula ochroleuca	39, 70, 316, 355
Pseudoclitocbe expallens	206, 208	Russula odorata	360, 364
Pseudoinonotus dryadeus	67 , 96, 290, 294, 336	Russula olivacea	359, 365
	338, 339	Russula paludosa	42, 43, 75, 126, 317 , 323
Pseudoomphalina pachyphylla	39	Russula parazurea	70
Pseudoplectania nigrella	322	Russula persicina	163, 165
Pseudotomentella tristis	140	Russula pseudointegra	337, 360
Psilocybe cyanescens	377	Russula puellaris	291
Psilocybe fimetaria	227	Russula queletii	320
Psilocybe glutinosa	180	Russula sanguinea	321, 323, 375
Psilocybe liniformans	227	Russula sardonina	322
Psilocybe puberula	130, 227	Russula solaris	337
Psilocybe semilanceata	96, 177, 184, 199, 200 ,	Russula sphagnophila	126, 268
Psilocybe turficola	117	Russula subrubens	163, 256, 287
Pterula gracilis	104	Russula turci	323
Pterula multifida	323	Russula undulata	337
Pycnoporus cinnabarinus	60	Russula versicolor	345, 361, 364
Pyrenopeziza arenivaga	150	Russula vesca	94, 293, 294
Pyrenopeziza foliicola	48	Russula veteriosa	337
Pyrenophora trichostoma	236	Russula violeipes	42

Russula virescens	291 , 294	Tricholoma imbricatum	322
Russula viscida	337, 359	Tricholoma populinum	364
Russula xerampelina	318, 323	Tricholoma portentosum	143, 144, 289, 316, 322
Rutstroemia conformata	48, 262, 263	Tricholoma psammopus	319
Rutstroemia maritima	149, 150, 161	Tricholoma saponaceum	285, 294, 302 , 360
Rutstroemia myricae	259	Tricholoma scioides	365
Sarcodon joeides	97 , 289, 294, 332, 333, 362, 364	Tricholoma sulphureum	285 , 294, 375
Sarcodon lepidus	294, 363, 364	Tricholoma terreum	285, 286, 323, 375
Sarcodon scabrosus	42, 289, 294, 333, 360 , 363, 364	Tricholoma ustale	294, 364
Sarcodon squamosus	144	Tricholomella constricta	175
Sarcodon underwoodii	289, 294, 332, 363, 364	Trichopeziza sulphurea	239
Sarcodontia crocea	370	Tubaria dispersa	357
Sarcoscypha austriaca	271, 274	Tubaria furfuracea	363
Sarcoscypha coccinea	271 , 274	Tubaria minutalis	150
Schizophyllum commune	60, 61, 62	Tubulicrinis sororius	140
Scleroderma citrinum	70, 249, 270, 275	Tulostoma brumale	154 , 156, 161
Scleroderma verrucosum	70	Tulostoma fimbriatum	156
Scutellinia minor	124	Tulostoma melanocyclum	156
Scutellinia paludicola	124	Typhulius felleus	294, 322
Scutellinia scutellata	263	Typhula erythropus	48
Simocybe haustellaris	271	Typhula incarnata	223
Simocybe maritima	149, 161	Typhula setipes	48
Sistotrema confluens	312	Vascellum pratense	199
Skeletocutis nivea	271	Verpa conica	281
Sowerbyella brevispora	206	Volvariella gloiocephala	199, 236, 238, 239
Sparassis crispa	317 , 322	Vuilleminia alni	48
Squamanita odorata	356	Xerocomus badius	70, 316
Steccherinum bourdotii	48	Xerocomus bubalinus	364
Stereum hirsutum	62, 330	Xerocomus chrysenteron	370
Stereum ochraceoflavum	61	Xerocomus pelletieri	294
Stereum rugosum	329	Xerocomus ripariellus	268
Stereum subtomentosum	47, 62, 247, 330	Xylaria hypoxylon	56, 369
Strobilurus esculentus	46, 47	Xylaria oxyacanthae	282, 357
Strobilurus stephanocystis	46	Xylaria polymorpha	329
Strobilurus tenacellus	46, 323	Xylobolus frustulatus	67
Stropharia caerulea	199, 237		
Stropharia halophila	149		
Stropharia inuncta	199, 238, 239		
Stropharia luteonitens	227		
Stropharia pseudocyanea	161, 184, 199, 224,		
Stropharia rugosoannulata	377		
Stropharia semiglobata	96, 226, 227		
Suillus amabilis	39, 85, 321		
Suillus bovinus	134, 135, 169, 316, 322		
Suillus cavipes	319 , 322		
Suillus collinitus	318, 323, 375, 376		
Suillus flavidus	126, 127		
Suillus granulatus	286 , 318, 323, 373		
Suillus grevillei	319, 322		
Suillus luteus	38, 134, 135, 169 , 322, 352		
Suillus pictus	321		
Suillus placidus	321		
Suillus variegatus	134, 135, 144, 309, 316 , 322		
Suillus viscidus	319		
Taphrina alni	46, 48, 263		
Taphrophila trichella	150		
Tapinella atrotomentosa	55, 322		
Tapinella panuoides	55, 60		
Thanatephorus cucumeris	235, 236		
Thelephora terrestris	70, 324		
Thuemenidium atropurpureum	197, 208		
Trametes hirsuta	60		
Trametes suaveolens	247, 329, 330, 369		
Trametes versicolor	56, 62, 356		
Trichoglossum hirsutum	111, 197, 208		
Tricholoma albobrunneum	144, 322		
Tricholoma album	285		
Tricholoma cingulatum	163, 164 , 165, 285		
Tricholoma columbetta	42, 285, 289, 294, 312		
Tricholoma equestre	96, 144 , 309, 322		
Tricholoma focale	144		
Tricholoma fulvum	267, 268, 324		