

Paddenstoelen in het natuurbeheer

OBN preadvies paddenstoelen – Deel 2: Mycoflora per natuurtype

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 bij deel 2

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

Deel 2: Mycoflora per natuurtype en beheertype

Voor een efficiëntere bescherming van de diversiteit aan paddenstoelen en van de rol die ze spelen in het ecosysteem is een betere herkenning van de voor paddenstoelen waardevolle biotopen een belangrijke eerste stap. In deze tweede band worden de voor paddenstoelen belangrijke biotopen besproken met per hoofdstuk een korte samenvatting. Hierbij wordt de nieuwe indeling in 'natuurtypen' en 'beheertypen' als kapstok gebruikt.

- De indeling in 'natuurtypen' is vooral gebaseerd op abiotische condities (basenrijkdom, nutriëntenrijkdom en waterhuishouding). De natuurtypen zijn bedoeld voor gebruik op landelijk en provinciaal niveau.
- De verdere onderverdeling van 'natuurtypen' in '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 meer informatie over de beheertypen wordt verwezen naar Schipper & Siebel (2009); zie ook <http://www.natuurkennis.nl/>.

Om het gebruik door beheerders te vereenvoudigen komt de nummering van hoofdstukken en paragrafen overeen met de nummering van 'natuurtypen' respectievelijk 'beheertypen' uit de index natuur en landschap. Daarnaast wordt bij de bespreking van de beheertypen zoveel mogelijk aangesloten bij 'Natura 2000-habitattypen' zoals die gebruikt wordt bij het natuurbeleid van de Europese Unie (de Habitatrictlijn; zie § 4.1 in deel 1). Per beheertype wordt een tabel gegeven met een selectie van kenmerkende soorten die gebruikt kunnen worden als 'kwaliteitsindicatoren'. **In band 1 is een uitgebreidere leeswijzer is te vinden (§ 1.4)** inclusief een toelichting van de legenda bij de tabellen met kenmerkende soorten (tabel 1.3).

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.

Inhoudsopgave deel 2

5	Moerassen en rietlanden (N05)	100
5.1	Moeras (N05.01)	100
5.2	Gemaaid rietland (N05.02)	105
6	Voedselarme venen en vochtige heiden (N06)	107
6.1	Veenmosrietland en moerasheide (N06.01)	108
6.2	Trilveen (N06.02)	112
6.3	Hoogveen (N06.03)	114
6.4	Vochtige heide (N06.04)	118
6.5	Zwak gebufferd ven (N06.05)	124
6.6	Zuur ven of hoogveenven (N06.06)	125
7	Droge heiden en stuifzanden (N07)	128
7.1	Droge heiden en stuifzanden (N07.01)	129
7.1.1	Droge heide en stuifzandheide	129
7.1.2	Jeneverbesstruweel	138
7.2	Zandverstuiving (N07.02)	141
7.2.1	Open grasland met Buntgras en Struisgras	142
7.2.2	Stuifzandheiden met Struikhei en met Kraaihei	142
7.2.3	Pionierstadia van het Korstmossen-Dennenbos	142
8	Duinen (N08)	146
8.2	Open duin (N08.02)	147
8.2.1	Witte duinen	147
8.2.2	Grijze duinen	151
8.2.3	Duindoornstruweel	158
8.3	Vochtige duinvallei (N08.03)	162
8.4	Duinheide (N08.04)	167
9	Schorren of kwelders (N09)	171
9.1	Schor of kwelder (N09.01)	171
10	Vochtige en natte schraalgraslanden (N10)	173
10.1	Nat schraalland N10.01)	173
10.1.1	Blauwgrasland	174
10.1.2	Vochtig heischraal grasland	179
10.2	Vochtig hooiland (N10.02)	181
11	Droge schraalgraslanden (N11)	187
11.1	Droog schraalgrasland (N11.01)	188
11.1.1	Droog schraalland op zand en leem in het binnenland	201
11.1.2	Droog schraalland in de duinen	205
11.1.3	Droog schraalland op krijthellingen (kalkgraslanden)	209
11.1.4	Droog heischraal grasland	213
12	Rijke graslanden en akkers (N12)	217
12.1	Bloemdijk (N12.01)	217
12.2	Kruiden- en faunarijk grasland (N12.02)	220
12.2.1	Bodembewonende paddenstoelen	222
12.2.2	Paddenstoelen op mest	225

12.3	Glanshaverhooiland (N12.03)	230
12.4	Zilt- en overstromingsgrasland (N12.04)	233
12.5	Kruiden- en faunarijke akker (N12.05)	235
12.6	Ruigteveld (N12.06)	236
13	Vogelgrasland (N13)	240
13.1	Vochtig weidevogelgrasland (N13.01)	240
13.2	Wintergastenweide (N13.02)	241
14	Vochtige bossen (N14)	243
14.1	Rivier- en beekbegeleitend bos (N14.01)	244
14.2	Hoog- en laagveenbos (N14.02)	250
14.2.1	Wilgenstruweel	253
14.2.2	Gagelstruweel	257
14.2.3	Elzenbroekbos	259
14.2.4	Berkenbroekbos	265
14.3	Haagbeuken- en essenbos (N14.03)	269
15	Droge bossen (N15)	278
15.1	Duinbos (N15.01)	279
15.2	Dennen-, eiken- en beukenbos (N15.02)	288
15.2.1	Mycoflora in relatie tot bostypen	288
15.2.2	Mycoflora in relatie tot het humusprofiel	295
15.3	Effect van reguliere maatregelen op de mycoflora	303
15.3.1	Niets doen	303
15.3.2	Begrazen	304
15.3.3	Dunnen en verwijderen opslag	306
15.3.4	Versterken gradiënten met schrale open habitattypen	307
15.3.5	Stimuleren ontwikkeling van oude humusprofielen	308
15.3.6	Ingrepen in de strooiselhuishouding	308
15.3.7	Stimulering van bomen met goed verterend strooisel	311
15.3.8	Herstel buffercapaciteit van de bodem door bekalken	312
16	Naaldbos met productiefunctie (N16)	313
16.1	Naaldbos met productiefunctie (N16.01 en N16.02)	314
17	Cultuurhistorische bossen (N17)	328
17.1	Vochtig hakhout en middenbos (N17.01)	328
17.2	Droog hakhout (N17.02)	331
17.3	Park- en stinzenbos (N17.03)	334
17.4	Eendenkooi (N17.04)	342
18	Nog om te vormen naar natuur (N00)	343
18.1	Gevolgen maatregelen voor mycologische potenties	344
18.2	Potenties van beheertypen voor de mycoflora	348
19	Kleine groenblauwe landschapselementen (L01)	354
19.2	Houtwal en houtsingel (L01.02)	355
19.5	Knip- of scheerheg (L01.05)	356
19.6	Struweelhaag (L01.06)	357
19.7	Laan en schrale berm met bomen (L01.07/13)	357
19.8	Knotboom (L01.08)	368
19.9	Hoogstamboomgaard (L01.09)	369
19.10	Fortterrein (L02.01)	371
19.11	Brandplekken	371
19.12	Schelpenpaden	375
19.13	Houtsnippers	376

5 Moerassen en rietlanden (N05)

Samenvatting

Dit hoofdstuk omvat twee beheertypen: moerassen (voedselrijke moerassen, waaronder drijftillen, ongemaaide rietlanden en natte strooiselruigtes) en gemaaide rietlanden. Over de mycoflora van deze vegetatietypen is relatief weinig bekend. Er komen bijna 200 kenmerkende soorten paddenstoelen in voor, maar de meeste zijn klein en onopvallend, en worden zelden opgemerkt. Ook van de grotere paddenstoelen staan de meeste soorten als zeldzaam te boek. Sommige zijn gespecialiseerd op bepaalde moerasplanten. Over de relaties tussen paddenstoelen en het beheer van moerassen bestaat onvoldoende kennis. De verschillen in mycologische rijkdom op perceelsniveau zijn vaak groot zonder duidelijke oorzaak. Het is wel bekend dat in ongemaaid rietland veel meer kleine fungi op staande en liggende kruidachtige stengels voorkomen dan in gemaaid rietland. Mogelijk komen in de laatste variant meer bijzondere bodembewonende paddenstoelen voor. Ook over de invloed van het branden van rietland is onvoldoende bekend, maar sommige gebrande rietlanden herbergen een relatief rijke mycoflora.

5.1 Moeras (N05.01)

Karakteristiek

Het beheertype 'Moeras' komt vooral voor in laagveen- en kleigebieden. Het omvat de overgangszones van min of meer voedselrijk, zoet water naar land. De begroeiing wordt veelal gedomineerd door kruidachtige vegetaties maar de bodem kan ook grotendeels onbegroeid zijn. Het beheertype is als zodanig niet opgenomen bij de Natura 2000-habitattypen, maar Galigaanmoerassen (H7210) maken er wel deel van uit. Dit habitatype wordt hier niet afzonderlijk behandeld omdat specifieke mycologische informatie over Galigaanmoerassen vrijwel ontbreekt. De bodem is permanent nat, voedselrijk en matig zuur tot basisch. Kruidenvegetaties op natte, voedselarme, zure grond worden behandeld in hoofdstuk 6, voedselarme venen en vochtige heiden. Moerasvegetaties met een goed ontwikkelde boom- en/of struiklaag zijn onderdeel van hoofdstuk 14, vochtige bossen.

Belangrijke vegetatietypen binnen het beheertype moeras zijn op verbodsniveau (Schaminée et al. 1995; Stortelder et al. 1999):

- Waterscheerling-verbond (*Cicution virosae*). Onbegaanbare kruidenvegetaties op drijftillen, voornamelijk in laagveenmoerassen.
- Riet-verbond (*Phragmition australis*). Hoog opgaande moerasvegetaties, gedomineerd door Riet (*Phragmites australis*) en diverse biezen, voornamelijk in de verlandingszone van laagveenmoerassen en andere grote wateren. In fragmentaire vorm is dit vegetatietype wijd verbreid langs oevers van kanalen, sloten en andere watergangen. Veenmosrietland behoort tot een ander vegetatietype en wordt in hoofdstuk 6 behandeld.

- Verbonden van Scherpe zegge (*Caricion gracilis*) en Stijve zegge (*Caricion elatae*), tezamen Grote-zeggenvegetaties. Middelhoge moerasvegetaties gedomineerd door diverse horstvormende of mattenvormende zeggensoorten. Hiertoe behoort ook het Natura 2000 habitatype 'Galigaanmoerassen', gedomineerd door Galigaan (*Cladium mariscus*). Grote-zeggenvegetaties komen zowel voor in de verlandingszone van laagveenmoerassen als in de benedenloop van laaglandbeken. In fragmentaire vorm worden ze plaatselijk aangetroffen langs oevers van watergangen.
- Moerasspirea-verbond (*Filipendulion*) en Verbond van Harig wilgenroosje (*Epilobion hirsuti*). Hoog opgaande moerasvegetaties, gedomineerd door kruiden met een bijrol voor grasachtige planten, zowel in de verlandingszone van laagveenmoerassen als langs beken en andere waterlopen. Ze worden gekarakteriseerd als natte strooiselruigten; moerassige, matig tot zeer voedselrijke plaatsen waar ophoping van organisch materiaal plaats vindt, hetzij van eigen herkomst, hetzij door aanspoelsel.

In een groot deel van de rietlanden en Grote-zeggenvegetaties vindt beheer plaats. Het bestaat uit periodiek maaien en afvoeren van het maaisel, vaak niet jaarlijks. Soms worden delen van deze vegetatie afgebrand. De gemaaide rietlanden vormen een apart beheertype en worden besproken in § 5.2. Strooiselruigtes worden niet of slechts incidenteel gemaaid en ontstaan vaak uit ongemaaid rietland en verwaarloosde natte graslanden (hoofdstuk 10). Bij het achterwege blijven van enige vorm van beheer kunnen al deze vegetaties overgaan in moerasstruwelen en moerasbossen, maar vooral bij strooiselruigtes kan dat proces vele jaren duren.

Mycoflora

Biodiversiteit

De Standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen telt 183 soorten fungi met een optimum in de hier besproken moerasvegetaties (Arnolds & Van den Berg 2013; tabel 5.1). De diversiteit is dus hoog, hetgeen gezien de hoge productiviteit van deze gemeenschappen en daardoor het vele af te breken organische materiaal niet verbazend is. De soortenlijst van dit milieu is zeker nog niet compleet want er wordt zowel door amateurmycologen als professionals weinig aandacht aan deze vegetaties geschonken. Ze zijn vaak moeilijk toegankelijk en er zijn weinig opvallende paddenstoelen te vinden. Men krijgt in een moeras bepaald niet de indruk dat er veel paddenstoelen staan. Slechts 36 soorten (20%) behoren tot de basidiomyceten, waarvan 28 plaatjeszwammen, vier korstzwammen, twee klokjes (cyphelloïde fungi) en één knotszwammetje. Van de 147 Ascomyceten (80%) zijn er 15 wat grotere bekerzwammen (*Pezizales*). De overige zijn kleine zwammetjes (meestal minder dan een millimeter) uit diverse groepen die vrijwel alleen met de microscoop en gespecialiseerde literatuur op naam kunnen worden gebracht. Anders dan in de meeste andere vegetaties ligt de belangrijkste fructificatieperiode van moeraspaddenstoelen niet in het najaar maar in de zomer, van juni tot half september.

In Nederland zijn geen mycosociologische studies in voedselrijke moerassen verricht, en ook uit het buitenland zijn slechts incidentele meldingen over het voorkomen van kenmerkende soorten gepubliceerd. Gegevens over soortdiversiteit op gemeenschapsniveau zijn dan ook niet voorhanden. Wel publiceerde Chrispijn (1994) over een vier jaar durend inventariserend onderzoek naar grotere paddenstoelen (vooral basidiomyceten) in rietlanden in De Wieden in Noordwest-Overijssel. Hem viel op dat de soortenrijkdom van perceel tot perceel sterk kon verschillen. De meeste percelen waren arm aan soorten, vooral als er een dikke strooisellaag aanwezig was. Paddenstoelen

die dan nog regelmatig voorkomen zijn vrij algemene soorten als de Lisdoddefranjehoed (*Psathyrella typhae*), Witte halminktzwam (*Coprinopsis urticola*) en Oranje grastaailing (*Marasmius curreyi*). Een perceel bij Jonen viel op door een relatief grote soortenrijkdom en het optreden van diverse bijzonderheden, waaronder de Geknopte dwergsatijnzwam (*Entoloma jahonii*) en de Zeggesatijnzwam (*E. albotomentosum*), beide destijds nieuw voor Nederland. Dit rietland had een constante waterstand van één tot twee decimeter onder het maaiveld en werd niet alleen jaarlijks gemaaid, maar na de rietoogst ook gedeeltelijk gebrand.

Andere onderzoekers hebben studies verricht aan paddenstoelen op specifieke moerasplanten, met soms verbazende resultaten. Zo vond De Meulder (2004) in Vlaanderen op levende lisdoddes (*Typha* spec.) en dode resten daarvan in totaal 50 soorten fungi, voor het grootste deel ascomycetjes kleiner dan een millimeter en ook slechts voor een deel specifiek voor lisdodde. Zo'n getal geeft echter wel een indicatie hoe groot de, deels onopvallende, diversiteit van paddenstoelen in moerassen kan zijn.

Functionele diversiteit

De paddenstoelenflora van moerassen wordt gedomineerd door soorten die dode stengels en bladeren van vaatplanten bewonen en afbreken. Maar liefst 78% (142) van alle aangetroffen soorten behoort tot deze groep. Behalve kleine Ascomyceten behoren ook een paar meer opvallende basidiomyceten tot deze groep. Voorbeelden zijn de Rietmycena (*Mycena belliae*) op dode stengels van waterriet (*Phragmites australis*), meestal fructificerend vlak boven de waterlijn; enkele inktzwammetjes, zoals de Grijze halminktzwam (*Coprinopsis kubickae*) meestal op rietstengels en andere moerasgrassen in dichte, vochtige kruidenvegetaties; de Schelpjestaailing (*Gloiocephala menieri*) op afgestorven stengels van lisdodde en het Rietwiltje (*Marasmius limosus*) dat met honderden op dode rietbladeren kan staan.

Daarnaast zijn er 15 (8%) andere soorten die als parasieten hun steentje bijdragen aan het hergebruik van het hoogproductieve plantaardige materiaal, waaronder vijf meeldauwsoorten, Waterbiesmoederkoren (*Claviceps nigricans*) in bloeiwijzen van Gewone waterbies (*Eleocharis palustris*) en het Groot zeggeknolkelkje (*Myriosclerotinia duriaeana*) op afgevallen urtjes van zegges. Een derde groep bestaat uit 18 grondbewonende soorten (10%) die daar strooisel en humus omzetten, waaronder een zestal Wimperzwammen (*Scutellinia* spec.), en de Moerasfranjehoed (*Psathyrella dennyensis*). Hiertoe behoren ook enkele paddenstoelen die pionieren op modderige plekken, slootbagger en drooggevalen bodems van poelen en niet aan vegetatie gebonden zijn, zoals de Modderzwavelkop (*Hypholoma subericaeum*), het Verdrongen mosschijfje (*Lamprospora asperior*) en de Modderinktzwam (*Coprinellus callinus* var. *limicola*). Verder zijn er een paar mosbewonende soorten, houtpaddenstoelen en mycorrhizavormers die een voorkeur voor moerasvegetaties aan de dag leggen.



Figuur 5.1. De Rietviltmollisia (*Belonopsis retincola*) is een van de vele schijfzwammetjes die betrokken is bij de afbraak van resten van moerasplanten. In tegenstelling tot veel andere soorten is deze soort goed te herkennen aan de grijsgele schijfjes op een zwart myceliummatje (foto E. Arnolds).

Betekenis van de mycoflora

Over de werkelijke verspreiding van de vele kleine Ascomyceten in moerasvegetaties is weinig bekend. Veel soorten staan als zeldzaam te boek, maar dat ligt vaak eerder aan de beperkte activiteiten van mycologen dan aan de reële situatie. Sommige soorten uit deze groep blijken in beter onderzochte streken in het nabije buitenland gewoon te zijn. Zo staat het Barcodezwammetje (*Ceriophora palustris*), een saprotroof ascomycetje op dode zeggenbladeren in de nieuwe Standaardlijst als uiterst zeldzaam te boek (Arnolds & van den Berg 2013), terwijl deze soort in Groot-Brittannië voor algemeen doorgaat (Ellis & Ellis 1997). Dat zal in Nederland hoogst waarschijnlijk ook het geval blijken, als er gericht naar gezocht wordt. Van de meer opvallende soorten, zoals de plaatjeszwammen, is de situatie beter bekend.

Van de 183 soorten zijn er slechts 31 (17%) beoordeeld voor de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Van de overige soorten was te weinig informatie voor handen. Van de wel beoordeelde soorten staan maar liefst 23 soorten (74%) op de Rode Lijst. Daarmee zijn moeraspaddenstoelen een van de meest bedreigde groepen van de Nederlandse mycoflora. Vijf soorten staan zelfs aangemerkt als verdwenen, dat wil zeggen dat ze na 1983 niet meer in ons land zijn waargenomen.

De oorzaken van de achteruitgang van zo veel soorten is onbekend. Het is bijvoorbeeld volstrekt onduidelijk waardoor soorten als de Rietmycena (*Mycena belliae*) en Schelpjestaailing (*Gloiocephala menieri*) deze eeuw met meer dan 75% zijn afgenomen, vergeleken met de periode 1900-1983. Het substraat van deze plaatjeszwammen, respectievelijk dood riet en lisdodde in plassengebieden, is nog steeds ruimschoots voorhanden. Men zou kunnen denken aan nadelige veranderingen in de waterkwaliteit of het peilbeheer, maar daarvoor is geen enkele concrete aanwijzing. Als te monitoren Natura-2000 soort wordt alleen de Nitreuze schijnmycena (*Hemimycena nitriolens*) voorgesteld. Deze soort is in Nederland tot nu toe uitsluitend op Galigaan aangetroffen.

Kenmerkende soorten

Tabel 5.1. Kenmerkende paddenstoelen van moerassen (183 soorten, selectie). Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam	Substraat
<i>Belonopsis retincola</i>		MA	OG	Rietviltmollisia	Riet, stengels
<i>Bisporella scolochloae</i>		Z	OG	Rietschijfzwammetje	Riet, stengels
<i>Claviceps nigricans</i>		ZZ	GE-z	Waterbiesmoederkoren	Waterbies, bloeiwijze
<i>Coprinopsis kubickae</i>		VZ	OG	Grijzige halminktzwam	Riet, stengels
<i>Coprinopsis tigrinella</i>		VZ	KW	Gespikkelde halminktzwam	Grassen, stengels
<i>Coprinopsis urticicola</i>		VA	TNB	Witte halminktzwam	Grasachtige planten
<i>Entoloma albotomentosum</i>		Z	KW	Zeggesatijnzwam	Zegges, bladeren, vervilte grasresten
<i>Epithele typhae</i>		VZ	OG	Zeggekorstje	blad Moeraszegge
<i>Gloiocephala menieri</i>		ZZ	BE	Schelpjestaailing	Lisdodde ea, stengels
<i>Hemimycena nitriolens</i>	V	UZ	NB	Nitreuze schijnmycena	Galigaan, bladeren
<i>Hypholoma subericaceum</i>		VA	KW	Modderzwavelkop	Natte grond, bagger
<i>Marasmius limosus</i>		A	TNB	Rietwieltje	Riet, zegges, andere grassen
<i>Mycena belliae</i>		VZ	BE	Rietmycena	Riet, stengels
<i>Pterula gracilis</i>		MA	TNB	Kruidenveertje	Rottende kruiden, o.a. lisdodde, Riet



Figuur 5.2. De Rietmycena (*Mycena belliae*) is een van de weinige plaatjeszwammen die beperkt is tot rietvegetaties. De soort is internationaal zeldzaam en lijkt in Nederland achteruit te gaan (foto R. Chrispijn).

Voorbeeldgebieden

Leekstermeer, De Wieden, Weerribben, Utrechts-Hollandse plassengebied, duinplassen op Texel en Schiermonnikoog.

Knelpunten en maatregelen

Uiteraard is voor het behoud van voedselrijke moerassen en hun kenmerkende mycoflora het handhaven of herstellen van een hoge grondwaterstand en de toevoer van basen- en voedselrijk grondwater essentieel. Naar de invloed van beheer op paddenstoelen in voedselrijke moerassen is nooit onderzoek gedaan, zodat er zeer weinig exact bekend is. Het onderstaande berust op indrukken, opgedaan tijdens mycologisch veldwerk in laagveenmoerassen. Aangezien de overgrote meerderheid van de

soorten leeft van stengels en strooisel van moerasplanten, is 'niets doen' waarschijnlijk de gunstigste beheersvorm is voor veel fungi doordat hierbij zo veel mogelijk organisch materiaal als koloniseerbaar substraat achterblijft. Bovendien bevordert een dichte, hoge vegetatie een vochtig microklimaat, waar zelfs veel moerasfungi prijs op stellen, te meer doordat ze vaak in de zomer fructificeren.

Bij het ontbreken van beheer zullen voedselrijke moerassen zich evenwel vroeger of later ontwikkelen tot moerasstruwelen en bossen. Bovendien hebben zeer voedselrijke moerassen de neiging om te verruigen door uitbreiding van soorten als Moerasspirea (*Filipendula ulmaria*), Harig wilgenroosje (*Epilobium hirsutum*) en Haagwinde (*Convolvulus sepium*), in verdroogde situaties ook Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en Late guldenroede (*Solidago gigantea*). Hierdoor verliezen deze vegetaties grotendeels hun karakteristieke plantensoorten, en daarmee ook de talrijke kenmerkende fungi. Voor het laten voortbestaan van open moerasvegetaties is daarom beheer in de vorm van maaien of branden noodzakelijk. Dit komt in de volgende paragraaf, Gemaaid rietland (§ 5.2), nader aan de orde.

5.2 Gemaaid rietland (N05.02)

Karakteristiek

Dit beheertype bestaat uit rietland dat, meestal jaarlijks, in het winterhalfjaar gemaaid wordt, in verband met de bereikbaarheid en draagkracht van de bodem vaak over ijs. Het type is niet opgenomen bij de Natura 2000-habitattypen. Het riet wordt geheel of grotendeels afgevoerd. Vegetatiekundig horen ook deze rietlanden tot het Riet-verbond zoals dat bij moeras (§ 5.1) besproken is. Door het maaibeheer is de kruidlaag doorgaans minder dicht en zijn er aanmerkelijk minder ruigtekruiden. De strooisellaag is dunner of afwezig en mossen krijgen meer kansen door meer licht en minder concurrentie.

Mycoflora

Biodiversiteit en Functionele diversiteit

Er is geen vergelijkend onderzoek verricht tussen de mycoflora in gemaaide en niet gemaaide rietvelden. Op grond van beperkt mycofloristisch onderzoek bestaat de indruk dat gemaaide rietlanden rijker zijn aan bodembewonende paddenstoelen en soorten die met mossen samen leven, maar armer aan saprotrofe ascomyceetjes op resten van vaatplanten doordat overjarig riet en resten van andere moerasplanten schaarser zijn.

Betekenis van de mycoflora

Op grond van de huidige kennis is het niet mogelijk aan te geven of gemaaide rietlanden in mycologisch opzicht meer of minder waardevol zijn dan ongemaaide varianten in termen van het optreden van zeldzame of bedreigde soorten. Binnen gemaaide rietlanden bestaan op perceelsniveau grote verschillen in mycologische rijkdom (mond. med. R. Chrispijn), maar het is niet duidelijk welke factoren hiervoor verantwoordelijk zijn.

Kenmerkende soorten

Zie tabel 5.1 (moeras).

Voorbeeldgebieden

Zie hoofdstuk 5.1 (moeras).

Knelpunten en maatregelen

Zoals hierboven aangegeven leidt jaarlijks maaien van rietland tot een afname van kleine saprotrofe fungi op vaatplanten en een toename van bodembewonende paddenstoelen en soorten die met mossen samen leven. Maaibeheer kan op den duur toe leiden tot het ontstaan van veenmosrietlanden met een hoge mycologische waarde (zie hoofdstuk 6). In commercieel beheerde rietvelden worden soms herbiciden toegepast ter bestrijding van Haagwinde. Het effect daarvan op de mycoflora is onbekend. Het gebruik van zware machines kan bodemverdichting veroorzaken, een factor die doorgaans als ongunstig voor paddenstoelen wordt beschouwd. Concrete gegevens over de effecten in rietvegetaties zijn echter niet voorhanden (hoofdstuk 20, kennishaat A2).

Soms worden na het maaien van rietland de resten bijeen geharkt en in brand gestoken. Hierdoor ontstaan plekken waar een strooisellaag vrijwel ontbreekt en de bodem enigszins verrijkt wordt met basenrijk materiaal. In Noordwest-Overijssel is geconstateerd dat zulke plekken een gunstig biotoop vormen voor sommige zeldzame paddenstoelen, zoals de Schelpsatijnzwam (*Entoloma byssisedum*), Zeggesatijnzwam (*E. albotomentosum*) en Geknopte dwergsatijnzwam (*E. jahnii*) (Chrispijn 1994). Van de typische soorten voor brandplekken (zie hoofdstuk 19.12) is tot op heden alleen het Brandplekspikkelschijfje (*Ascobolus carbonarius*) sporadisch op half verbrande rietbossen aangetroffen (R. Chrispijn, mond. med.).

Resumerend kunnen we stellen dat de mycoflora van rietlanden gebaat lijkt bij een ruimtelijke afwisseling van de gangbare beheermaatregelen, van niets doen tot maaien en lokaal branden. Specifieke ingrepen ten gunste van paddenstoelen zijn vooralsnog niet bekend.

6 Voedselarme venen en vochtige heiden (N06)

Samenvatting

In dit hoofdstuk wordt de mycoflora besproken van veenmosrietland, moerasheide, trilveen, hoogveen, vennen en vochtige heide.

Veenmosrietlanden hebben een betrekkelijk soortenarme mycoflora, die echter wel enkele zeer zeldzame en internationaal bedreigde soorten omvat. Het gangbare beheer van maaien en afvoeren is ook voor de mycoflora gunstig. Over de paddenstoelenflora van moerasheide is minder informatie voorhanden. Voor zo ver bekend is de mycoflora armer en komen er minder specifieke en zeldzame soorten voor. Het verwijderen van een verzuurde toplaag met veel Haarmos kan, althans in sommige gevallen, ook voor de mycoflora gunstig uitpakken.

De mycoflora van trilvenen is arm aan soorten en vruchtlichamen, maar de samenstelling is nog slecht bekend. De weinige kenmerkende soorten zijn zeldzaam en staan meestal op de Rode Lijst. Er zijn geen specifieke beheeraanbevelingen voor deze groep. Maaien en het verwijderen van opslag lijken niet nadelig voor de paddenstoelen in trilvenen.

Hoogvenen zijn arm aan paddenstoelen maar de soorten die er groeien zijn in het algemeen zeer kenmerkend. In vergelijking met ons omringende landen is de mycoflora sterk verarmd, hetgeen waarschijnlijk wordt veroorzaakt door de hoge stikstofdepositie in Nederland. Die wordt ook als belangrijkste factor beschouwd voor de sterke achteruitgang van hoogveenpaddenstoelen in de afgelopen decennia. Het terugdringen van de stikstofbelasting in hoogvenen heeft dus voor de mycoflora de hoogste prioriteit. Daarnaast is het tegengaan van verdroging essentieel. Maatregelen die daartoe bijdragen zijn gunstig voor de mycoflora. Langdurige inundaties leiden echter tot het verdwijnen van alle paddenstoelen. Opslag van berken en dennen in veenmos gaat gepaard met de vestiging van enkele zeldzame, gespecialiseerde mycorrhizapartners. Het is uit mycologisch oogpunt positief om verspreide boomgroei in hoogvenen toe te laten. De ontwikkeling van open hoogveen naar Berkenbroekbos levert in veel gevallen voor de mycoflora winst op.

Vochtige heide wordt gekenmerkt door 26 soorten paddenstoelen waarvan een groot deel zeldzaam is en/of op de Rode Lijst staat. De meeste soorten zijn betrokken bij de afbraak van strooisel van heide en kruidachtige planten. De rijkdom en samenstelling van de mycoflora hangt sterk af van het successiestadium. De pionierfase na plaggen met overwegend onbegroeide grond is arm aan soorten en vruchtlichamen, maar herbergt wel enkele karakteristieke en (internationaal) zeldzame soorten. In oude, gesloten dopheidevegetaties met een dikke strooisellaag komen meer soorten voor en is het aantal vruchtlichamen vaak zeer groot. Dit zijn overwegend triviale strooiselverteerders die ook in voedselarme bossen optreden, maar er zijn ook enkele zeldzame paddenstoelen die karakteristiek zijn voor volgroeide dopheidegemeenschappen. Beide successiestadia zijn mycologisch belangrijk. De afgelopen decennia heeft er een drastische verschuiving tussen deze

stidia plaats gevonden. De pionierfase is veel algemener geworden en zeer oude dopheidevegetaties zijn juist veel schaarser dan voorheen. De mycoflora is gebaat bij een mozaïekbeheer waarbij jonge en oude vegetaties naast elkaar voorkomen. Speciale aandacht voor de zeldzaam geworden zeer oude stidia is daarbij van belang.

Vergraste vochtige heidevelden, gedomineerd door Pijpenstrootje, zijn bijna even rijk aan soorten paddenstoelen als dopheidevegetaties, maar het aantal vruchtlichamen ligt er veel lager. Ook pijpenstrootjesvelden herbergen enkele kenmerkende soorten. Het is opvallend dat in deze vegetaties soms zeer lokaal ook groeiplaatsen voorkomen van internationaal uiterst zeldzame en bedreigde paddenstoelen. Dat geldt in mindere mate tevens voor dopheidevelden. In zulke gevallen is communicatie tussen mycologen en beheerders over deze bijzondere plekken van groot belang, zodat bij geplande beheeringrepen eventueel maatwerk kan worden verricht om de groeiplaatsen te sparen.

Zwak gebufferde vennen zijn arm aan paddenstoelen. Enkele bijzondere soorten, voornamelijk kleine bekerzwammen, zijn min of meer kenmerkend voor periodiek droogvallende oevers. Voor deze soorten zijn geen specifieke beheermaatregelen nodig. Het gangbare beheer voor het in stand houden van het specifieke milieu volstaat.

Zure vennen worden gekenmerkt door een verlandingsvegetatie waarin veenmossen overheersen. Deze vegetaties hebben vrijwel dezelfde samenstelling als die van hoogvenen en ook de mycoflora is nagenoeg identiek. Het beheer bestaat in principe uit niet ingrijpen en dat volstaat ook voor de mycoflora. In praktijk treedt in hoogveenvenen vaak massale opslag van Zachte berk op, soms ook van Grove den. Deze bomen worden in dit milieu begeleid door enkele zeldzame en kenmerkende mycorrhizapartners. Bij het bestrijden van boomopslag is het uit mycologisch oogpunt gewenst om enkele berken en dennen in de veenmoszone te laten staan. Bij zeer sterke opslag valt het te overwegen om de vorming van Berkenbroekbos toe te laten. Voor paddenstoelen is dat doorgaans een gunstige ontwikkeling.

6.1 Veemosrietland en moerasheide (N06.01)

Karakteristiek

Veenmosrietland (*Pallavicinio-Sphagnetum*) vormt een subtype van het Natura 2000-habitatype Overgangs- en trilvenen (H7140) en wordt vegetatiekundig gerekend tot de het Verbond van Zwarte zegge (*Caricion nigrae*) (Schaminée et al. 1995). Het kan bij natuurlijke successie ontstaan uit trilvenen (§ 6.2) en voedselrijke moerasvegetaties (hoofdstuk 5), in het bijzonder uit gemaaide rietlanden. Bij voortschrijdende verlanding komt de bodem van rietlanden steeds verder boven het grondwater te liggen, waardoor de verzurende invloed van regenwater toeneemt. Bovendien kan het oppervlaktewater steeds moeilijker zijdelings in de kragge doordringen waardoor in het centrum van de kragge een regenwaterlens gaat groeien. Hier kunnen zich veenmossen vestigen die op den duur vrijwel de gehele bodem bedekken. De productiviteit van Riet neemt sterk af en planten van mesotrofe moerassen kunnen zich vestigen, zoals Kamvaren (*Dryopteris cristata*), Ronde zonedauw (*Drosera rotundifolia*) en Moerasviooltje (*Viola palustris*). Veenmosrietland komt goed ontwikkeld uitsluitend voor in laagveenmoerassen en fragmentarisch ook langs sloten in

veenweidegebieden, op het pleistoceen en in de duinen (Schaminée et al. 1995).

Bij verdergaande successie en verschrallend maaibeheer kunnen veenmosrietlanden overgaan in moerasheide (associatie *Sphagno palustris-Ericetum*), vegetatiekundig behorend tot het Hoogveenmos-verbond (*Oxycocco-Ericion*) (Schaminée et al. 1995). Moerasheide vormt een onderdeel van het Natura 2000 habitatype Vochtige heiden (H4010-B). Ook hier zijn diverse veenmossen in de vegetatie dominant, al gaat het deels om andere soorten. Het opvallendste verschil met veenmosrietland is het optreden van dwergstruiken uit de heidefamilie, zoals Gewone dophei (*Erica tetralix*), Kleine veenbes (*Vaccinium oxycoccos*) en Kraaihei (*Empetrum nigrum*). In de moslaag is vaak de uitbreiding van Gewoon haarmos (*Polytrichum commune*) en Rood viltmos (*Aulacomnium palustre*) opvallend. Riet is vrijwel altijd aanwezig, maar dan alleen als ijle, lage sprieten. Zowel veenmosrietlanden als moerasheiden hebben een hoge, vrij stabiele grondwaterstand die niet dieper wegzakt dan vier decimeter onder het maaiveld. Het zijn stadia in de successie naar moerasbos. Ze zijn voor hun voortbestaan dus afhankelijk van een maaibeheer, al hoeft dat niet ieder jaar plaats te vinden.

Mycoflora

Biodiversiteit

Zes soorten paddenstoelen worden in de nieuwe Standaardlijst als kenmerkend voor veenmosrietlanden beschouwd, alle plaatjeszwammen (basidiomyceten) (Arnolds & Van den Berg 2013; tabel 6.1). Van deze soorten zijn er vier geselecteerd als typische soorten voor het Natura 2000 habitatype veenmosrietland; daarnaast twee andere soorten met een bredere ecologische amplitudo (zie tabel 6.1, 6.2). Onder deze paddenstoelen bevinden zich enkele zeer opvallende soorten, zoals twee felrode Wasplaten, het Veenmosvuurzwammetje (*Hygrocybe coccineocrenata*) en het Broze vuurzwammetje (*H. helobia*), die plaatselijk talrijk kunnen optreden en beide in de zomer fructificeren. De laatste soort is oorspronkelijk uit Nederland beschreven uit de omgeving van Nieuwkoop. De overige vier soorten zijn, ook internationaal, zeer zeldzaam. Dat geldt in het bijzonder voor de Moerashoningzwam (*Armillaria ectypa*) en de Veenmosbundelzwam (*Pholiota henningsii*) die in vrijwel alle West-Europese landen op de Rode Lijst staan. Eerstgenoemde soort is in ons land ook waargenomen in blauwgrasland en Wilgenbroek op laagveen.

Door het geringe aantal kenmerkende paddenstoelen lijkt het alsof de mycoflora van dit vegetatietype soortenarm is in vergelijking met hoogvenen (25 kenmerkende soorten) en voedselrijke moerassen (183 soorten). In werkelijkheid zijn veenmosrietlanden mycologisch rijker dan beide genoemde beheertypen, althans aan grotere paddenstoelen, zowel in soorten als aantal vruchtlichamen. Exacte gegevens daarvan ontbreken, want in dit vegetatietype zijn geen proefvlakken systematisch onderzocht. De mycoflora van veenmosrietlanden bevat naast de karakteristieke soorten ook veel paddenstoelen die hier als kenmerkend worden beschouwd voor hoogvenen (§ 6.3), voedselrijke moerassen (§ 5.1, 5.2), trilvenen (§ 6.4) en natte schraallanden (§ 10.1).



Figuur 6.1. Het Veenmosvuurzwammetje (Hygrocybe coccineocrenata) heeft zijn optimum in veenmosrietlanden, waar de soort tussen juni en september lokaal in grote aantallen kan optreden. Daarnaast groeit de soort in iets mesotrofe veentjes op de pleistocene zandgronden (foto H. Huijser).

Over de mycoflora van moerasheiden is minder bekend. De karakteristieke soorten van veenmosrietlanden verdwijnen geleidelijk tijdens de successie. Vooral bij dominantie van Gewoon haarmos resteren voornamelijk enkele algemene zuurminnende strooiselafbrekers en mosbewoners. Waarschijnlijk heeft het zeldzame Turfmosklokje (*Galerina stordalii*) een optimum in moerasheide in laagveengebieden.

Functionele diversiteit

De meeste paddenstoelen in veenmosrietlanden staan tussen veenmossen. Dit wil niet zeggen dat er steeds een functionele relatie tussen deze fungi en levende veenmossen bestaat. Voor twee van de zes kenmerkende soorten wordt dat wel verondersteld, maar de andere vier worden beschouwd als strooiselafbrekers, in dit geval van afgestorven delen van kruidachtige planten, veenmossen en andere mossen. Deze aannames stelen niet op experimenten maar op ervaringsfeiten, bijvoorbeeld dat deze soorten niet constant met levende mossen samengroeien, maar ook incidenteel op kale, natte turf of minerale grond worden waargenomen. Saprotrofe en parasitaire soorten op stengels van planten zijn veel minder talrijk dan in voedselrijke moerassen. Houtpaddenstoelen en mycorrhizavormers ontbreken in principe, tenzij ze vanaf bosranden of geïsoleerde bomen of struiken het open moeras binnendringen.

Betekenis van de mycoflora

Veenmosrietlanden kunnen mycologisch zeer waardevol zijn, maar de lokale verschillen tussen percelen zijn groot zonder dat deze goed begrepen worden. Een constant waterpeil zonder verdrogende effecten aan het maaiveld lijkt van belang voor een goed ontwikkelde mycoflora. Zeer natte plekken zijn arm aan soorten. Veel soorten paddenstoelen zijn nationaal en internationaal zeldzaam. Alle zes de kenmerkende soorten staan op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008).

Kenmerkende soorten

Tabel 6.1. Kenmerkende paddenstoelen voor veenmosrietland en moerasheide (6 soorten). Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3. Toelichting kolom "N2000 soort": X= aangewezen als typische soort; V= voorstel.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam	Substraat
<i>Armillaria ectypa</i>	X	UZ	BE	Moerashoningzwam	Veenmos, veen
<i>Entoloma cyanulum</i>		ZZ	BE	Grootsporig staalsteeltje	Veengrond
<i>Galerina stordalii</i>	V	UZ	EB	Turfmosklokje	Levend veenmos
<i>Hygrocybe coccineocrenata</i>	X	MA	KW	Veenmosvuurzwammetje	Veenmos, veen
<i>Hygrocybe helobia</i>	X	MA	BE	Broos vuurzwammetje	Veenmos, veen
<i>Pholiota henningsii</i>	X	ZZ	EB	Veenmosbundelzwam	Levend veenmos

Zes soorten zijn kenmerkend voor veenmosrietland en moerasheide (tabel 6.1). Een aantal soorten uit nat schraalland, kalkmoerassen en hoogvenen wordt regelmatig in veenmosrietland en moerasheide waargenomen. Ze indiceren samen met de kenmerkende soorten goed ontwikkelde vegetaties. Enkele voorbeelden worden gegeven in tabel 6.2.

Tabel 6.2. Overige indicatieve paddenstoelen voor veenmosrietland en moerasheide (5 soorten).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Clavulinopsis luteoochracea</i>		UZ	GE	Okergele knotszwam
<i>Galerina paludosa</i>		VA	KW	Vlokkig veenmosklokje
<i>Galerina tibiicystis</i>	V	MA	BE	Kaal veenmosklokje
<i>Hygrocybe conica</i> var. <i>conicopalustris</i>		VZ	TNB	Zwartwordende wasplaat (var. <i>conicopalustris</i>)
<i>Lyophyllum palustre</i>	V	VA	KW	Veenmosgrauwkop
<i>Omphalina gerardiana</i>		UZ	VN	Schubbig veenmostrechttertje
<i>Trichoglossum hirsutum</i>		MA	KW	Ruige aardtong



Figuur 6.2. De Veenmosgrauwkop (*Lyophyllum palustre*) groeit zowel in laagvenen als hoogvenen. De soort parasiteert op veenmossen en veroorzaakt uitgebleekte plekken in veenmostapjten (foto E. Arnolds).

Voorbeeldgebieden

De Wieden, Weerribben, Nieuwkoopse plassen, Botshol.

Knelpunten en maatregelen

Het gangbare beheer van veenmosrietland en moerasheide is maaien en afvoeren met lichte apparatuur, eventueel niet ieder jaar. Dit is ook voor de karakteristieke paddenstoelen gunstig omdat hierdoor strooiselophoping wordt voorkomen en de successie naar bos en struweel wordt tegengegaan.

Een knelpunt bij het behoud van veenmosrietland is verzuring met als gevolg dominantie van Gewoon haarmos. Dit proces wordt versneld door verdroging, het wegvallen van basenrijke kwel en door zure neerslag. Een ondiepe begreppeling kan gunstig werken. Soms wordt de bovenste laag van veenmosrietlanden geplagd of op andere wijze verwijderd om verdroging en verzuring tegen te gaan. In het algemeen zijn ingrepen in oudere bodems ongunstig voor paddenstoelen, maar dat hoeft niet altijd het geval te zijn. Van de ernstig bedreigde Veenmosbundelzwam resteert slechts één Nederlandse vindplaats in de Amstelveense Poel bij Amstelveen. Hier is de soort vanaf 1973 bekend en hij wordt hier jaarlijks gemonitord (Van Zanen 2001). In 2005 is de bovenlaag op de groeiplaats om boven genoemde redenen afgeplagd. De paddenstoel verscheen desondanks zowel in 2006 als 2007 op deze plek (Arnolds & Veerkamp 2008).

6.2 Trilveen (N06.02)

Karakteristiek

Trilvenen vormen een subtype van het Natura 2000-habitatype Overgangs- en trilvenen (H7140) en kunnen in voorkomen in laagveengebieden en in natte beekdalen. In laagveengebieden behoren zij vegetatiekundig tot de Associatie van Schorpioenmos en Ronde zegge (*Scorpidio-Caricetum diandrae*), een onderdeel van de kalkmoerassen van het Knopbies-verbond (*Caricion davallianae*), in de beekdalen tot de Associatie van Moerasstruisgras en Zompzegge subassociatie van Ronde zegge (Schaminée et al. 1995). Ze kunnen ontstaan uit watervegetaties, drijftillen of rietlanden en worden gekenmerkt door een soortenrijke kruidlaag met veel zeldzame soorten, zoals Moeraskartelblad (*Pedicularis palustris*), Ronde zegge (*Carex diandra*) en Groenknolorchis (*Liparis loeselii*). Ook de moslaag is soortenrijk en goed ontwikkeld, maar veenmossen spelen een ondergeschikte rol, een opvallend verschil met het veenmosrietland. De kragge is in trilveen veel slapper en drijft vaak op water. De omstandigheden zijn door contact tussen basenrijk kwelwater en zuur regenwater matig voedselrijk en zwak zuur tot neutraal. Trilvenen zijn nationaal en internationaal zeer zeldzaam en kwetsbaar voor milieuveranderingen, zoals verdroging, vermindering van waterkwaliteit, wegvallende kwelstromen en stikstofdepositie. Ze kunnen gemakkelijk overgaan in moerasbos en maaien is vaak moeilijk door de geringe draagkracht van de kragge.

Mycoflora

Biodiversiteit

In de recent verschenen Standaardlijst worden slechts twee soorten als kenmerkend voor trilvenen beschouwd: één plaatjeszwam, het Witgeringd mosklokje (*Galerina jaapii*), en één kleine ascomyceet, het Moerasweekbekertje (*Nimbomollisia eriophori*) (Arnolds & Van den Berg 2013). Daarnaast worden twaalf soorten als typisch voor de verwante kalkmoerassen opgegeven, maar een deel daarvan komt alleen in kalkrijke duinvalleien voor. Enkele opvallende soorten voor trilvenen worden in onderstaande tabel genoemd (tabel 6.3). Er zijn waarschijnlijk meer

kenmerkende soorten voor trilvenen dan we nu weten. Deze vegetaties worden, mede vanwege hun kwetsbaarheid, door mycologen nauwelijks bezocht en indien dat gebeurd is, zijn de waarnemingen opgenomen in verzamellijsten die een aantal moerasbiotopen omvatten. Het is op grond van veldervaringen wel duidelijk dat trilvenen arm zijn aan soorten en dat de dichtheid van vruchtlichamen erg laag is.

Functionele diversiteit

De meeste paddenstoelen in trilvenen groeien saprotroof op de veenbodem of zijn geassocieerd met mossen. Mycorrhizavormers en houtverteeders zijn afwezig, behalve bij eventuele opslag van bomen en struiken.

Betekenis van de mycoflora

De mycologische waarde van trilveen is op grond van de beperkte gegevens niet goed in te schatten. De hieronder genoemde kenmerkende soorten zijn matig algemeen tot zeer zeldzaam en staan meestal op de Rode Lijst.

Kenmerkende soorten

Tabel 6.3 Kenmerkende paddenstoelen voor trilveen en kalkmoeras.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam	Substraat
<i>Arrhenia lobata</i>	V	ZZ	KW	Moerasmosoortje	Slaapmossen
<i>Clavulinopsis luteoohracea</i>		UZ	GE	Okergele knotszwam	Veengrond
<i>Entoloma cuspidiferum</i>	V	Z	GE	Knophaarsatijnzwam	Veengrond
<i>Galerina jaapii</i>	V	MA	BE	Witgeringd mosklokje	Veengrond, mossen
<i>Hygrocybe conica</i> var. <i>conicopalustris</i>		VZ	TNB	Zwartwordende wasplaat (var. <i>conicopalustris</i>)	Veengrond

Voorbeeldgebieden

De Wieden, Weerribben, Kortenhoefse plassen.

Knelpunten en maatregelen

De meeste trilvenen hebben een zeer kwetsbare zode en zijn nauwelijks begaanbaar. Bij een meer draagkrachtige bodem kunnen ze worden gemaaid om de successie te vertragen. Ook het verwijderen van boomopslag draagt daartoe bij. De karakteristieke paddenstoelen zijn daarbij eveneens gebaat. Speciale beheersingrepen ten gunste van paddenstoelen zijn onbekend.



Figuur 6.3. Het Moerasmosoortje (Arrhenia lobata) is een zeldzame parasiet op grote slaapmossen in kalkmoerassen, zowel in trilvenen als natte duinvalleien (foto E. Arnolds).

6.3 Hoogveen (N06.03)

Karakteristiek

Levende hoogvenen vormen het Natura 2000-habitatype H7110. Rustende en regenererende hoogvenen kunnen gerekend worden tot Natura 2000-habitatype H7120, Herstellende hoogvenen. Hoogvenen zijn natuurlijke vegetaties die in de loop van eeuwen opgebouwd zijn door veenmossen (*Sphagnum spec.*), waardoor het contact met het grondwater verloren is gegaan. De plantengroei is hierdoor volledig afhankelijk van zuur, van oorsprong zeer voedselarm regenwater. Bovendien is de veenbodem vrijwel het hele jaar met water verzadigd waardoor de zuurstofvoorziening van plantenwortels belemmerd wordt, alsmede de afbraak van organisch materiaal door schimmels en bacteriën. Hierdoor groeit het veen steeds hoger boven het oorspronkelijke grondwater uit en vormt zich onder de veenmosdeken een dikke laag onveraard veen die tot voor kort als delfstof (turf) werd gewonnen.

Hoogveenvegetaties zijn arm aan soorten maar rijk aan specialisten zoals een heel scala aan veenmossoorten en hogere planten als Kleine veenbes (*Vaccinium oxycoccos*), Lavendelhei (*Andromeda polifolia*) en Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*). Er is van nature een subtiel reliëf aanwezig in de vorm van bulten, vaak met heidesoorten, permanent natte slenken met ondermeer Witte snavelbies (*Rhynchospora alba*), en laagtes met open water (meerstallen). Vegetatiekundig worden de bulten gerekend tot het Hoogveenmos-verbond (*Oxycocco-Ericion*) en de slenken tot het Verbond van Veenmos en Snavelbies (*Rhynchosporion albae*).

De Nederlandse hoogvenen behoren tot de lenshoogvenen met een gewelfd oppervlak (Schaminée et al. 1995). Van oorsprong zijn deze praktisch boomloos, behalve in de randzone waar vaak enige invloed van basenrijker grondwater merkbaar is (de lagg-zone). Bij lichte verdroging en toevoer van stikstof kunnen Zachte berk (*Betula pubescens*) en Grove den (*Pinus sylvestris*) evenwel gemakkelijk opslaan. Kleinere hoogvenen hebben zich lokaal ontwikkeld in depressies in het dekzandlandschap en in oeverzones van vennen. De vegetaties en mycoflora vertonen grote overeenkomst met die van de lenshoogvenen. Details worden besproken in § 6.6.

Mycoflora

Biodiversiteit

Volgens de Standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen hebben 26 soorten fungi hun optimum in hoogvenen (Arnolds & Van den Berg 2013; tabel 6.4). De diversiteit is dus veel lager dan in voedselrijke moerassen, maar alle hoogveensoorten zijn wel in hoge mate gespecialiseerd. Daarmee lijkt de situatie op die bij vaatplanten. Van de kenmerkende soorten horen er veertien (56%) tot de plaatjeszwammen (*Agaricales*, basidiomyceten), twee (8%) tot de bladgasten (*Exobasidiales*, basidiomyceten) en negen (36%) tot de schijfzwammen (*Leotiales*, Ascomyceten). De laatste zijn grotendeels onopvallende, kleine kelkjes en schijfjes op plantenresten. Enkele opvallende soorten worden hieronder in tabel 6.4 genoemd. Evenals in voedselrijke moerassen ligt de belangrijkste fructificatieperiode van hoogveenpaddenstoelen niet in het najaar maar in de zomer, van juni tot half september.

De mycoflora van Nederlandse hoogvenen is, ondanks hun moeilijke begaanbaarheid, aanmerkelijk beter bekend dan die van voedselrijke moerassen. Dat komt doordat ze beter toegankelijk zijn vanaf het land en vaak grenzen aan voedselarme bosgebieden die door mycologen regelmatig worden bezocht. Dat geldt in het bijzonder voor de smalle hoogveenzones rond vennen op de pleistocene zandgronden. Van meer grootschalige hoogveengebieden als het Fochteloërveen, Bargerveen en Engbertsdijkvenen is veel minder bekend. De verspreidingskaarten van typische hoogveenpaddenstoelen vertonen vaak opvallende lege plekken in deze gebieden (NMV 2013), hoewel ze daar hoogstwaarschijnlijk wel te vinden zijn.

Barkman (n.p.) heeft in de jaren tachtig een begin gemaakt met een mycosociologische studie van hoogveenvegetaties in Drenthe, maar de resultaten hiervan zijn nooit gepubliceerd en verloren gegaan. Wel werd al spoedig duidelijk dat deze vegetaties ook op gemeenschapsniveau zeer arm zijn aan soorten en dat de dichtheid van de meeste soorten laag is. Dat wordt bevestigd in mycosociologisch onderzoek in een veenmosvegetatie met Eenarig wollegras in het Emsdatter Venn (Duitsland), waar gemiddeld per proefvlak (n= 3) 3,3 soorten macrofungi werden aangetroffen (Augustin & Runge 1968). In Centraal-Europa is onderzoek verricht aan de mycoflora van montane hoogvenen. Daarbij zijn geen afgebakende proefvlakken onderzocht, maar werden bij alle vondsten in hoogveengebieden notities gemaakt over het microhabitat. In een klassieke studie van 68 hoogvenen in de Zwitserse Jura noemt Favre (1948) 22 paddenstoelen kenmerkend voor veenmosvegetaties, waaronder als frequente soorten Bleke veenmoszwavelkop (*Hypholoma elongatum*, 44 vennen, 147 waarnemingen), Vlokkig veenmosklokje (*Galerina paludosa*, 41/95), Kaal veenmosklokje (*Galerina tibiicystis*, 38/136), Donker veenmostrechttertje (*Omphalina oniscus*, 34/83), Schubbijg veenmostrechttertje (*Omphalina gerardiana*, 26/64), Veenmosvuurzwammetje (*Hygrocybe coccineocrenata*, 25/59) en Veenmossatijnzwam (*Entoloma elodes*, 21/47). De drie eerst genoemde soorten worden in Nederlandse hoogvenen ook geregeld aangetroffen. De vier andere soorten zijn hier zeldzaam tot uiterst zeldzaam en sterk achteruit gegaan.

Vergelijkbare studies in Zuid-Duitsland (Einhellinger 1976, 1977) en Oostenrijk (Krisai 1987), alsmede floristische overzichten van Scandinavië (Knudsen & Vesterholt 2012) en Groot-Brittannië (Legon & Henrici 2005) bevestigen het beeld dat de mycoflora van hoogvenen in Nederland, althans tegenwoordig, zeer arm is in vergelijking tot de ons omringende landen. Arnolds & Veerkamp (2008) constateerden een sterke afname van deze groep paddenstoelen. Bij gebrek aan nauwkeurige historische gegevens is het moeilijk te beoordelen of de mycoflora van Nederlandse hoogvenen ooit even rijk is geweest als in Midden- en Noord-Europa, maar vermoedelijk is dat wel het geval.

Functionele diversiteit

Van de 26 kenmerkende soorten van hoogvenen leven er 13 (50%) uitsluitend of overwegend op levende veenmossen. Daaronder zijn alle meer opvallende en wijd verbreide soorten, die tezamen het leeuwendeel (meer dan 90%) van de vruchtlichamen produceren en het mycologische aspect van hoogvenen bepalen. Van steeds meer soorten, onder andere Mosklokjes, is aangetoond dat de hyfen actief de cellen van veenmossen binnendringen en daaraan nutriënten onttrekken (Redhead 1981; Davey & Currah 2006). In de meeste gevallen is schade aan de gastheer in het veld niet of alleen bij nauwgezet onderzoek waarneembaar. Rond de vruchtlichamen van de Veenmosgrauwkop (*Lyophyllum palustre*) ontstaan echter opvallende uitgebleekte, afgestorven plekken in veenmosdekens (Redhead 1981;

Limpens et al. 2003). Ook zonder vruchtlichamen blijven deze plekken lang zichtbaar.



Figuur 6.4. Het Vlokkig veenmosklokje (Galerina paludosa) is na de Veenmosgrauwkop (Lyophyllum palustre) de talrijkste soort in levende hoogvenen en veenmosrietlanden (foto E. Arnolds).

Daarnaast komen er vijf parasitaire soorten (19%) op vaatplanten voor, bijvoorbeeld de Veenbesbladgast (*Exobasidium rostrupii*) op de onderzijde van de bladeren van Kleine veenbes en het Veenbesrotkelkje (*Monilinia oxycocci*) op bessen van deze plant. Specifieke strooiselafbrekers zijn beperkt tot drie kleine ascomycetjes op afgestorven stengels van grasachtige veenplanten. Drie andere soorten groeien meestal op kaal veen. Daarvan is het Gewoon veentrechtertje (*Lichenomphalia umbellifera*) het meest verbreid. Dit paddenstoeltje groeit in symbiose met groenwieren aan de basis van de steel en is biologisch gezien een licheen.

Een bijzonder microhabitat binnen enigszins verdroogde hoogveengebieden is oppervlakkig verbrand veen, vroeger onderdeel van de boekweitbrandcultuur. Hiervoor zijn twee nationaal en internationaal uiterst zeldzame soorten kenmerkend, de Roze brandplekbekerkzwam (*Rhodotarzetta rosea*) en de Brandpleksatijnzwam (*Entoloma carbonicola*). Karakteristieke soorten van 'gewone' brandplekken waar hout is verbrand (§ 19.11) worden zelden op verbrand veen gevonden.

In de randzone van hoogvenen met opslag van Zachte berk en Grove den kunnen bijzondere mycorrhizapaddenstoelen optreden. Zie verder § 6.6, zure vennen.

Betekenis van de mycoflora

Hoogvenen hebben een vrij arme maar zeer karakteristieke mycoflora met een groot aandeel van gespecialiseerde soorten, vooral paddenstoelen die van veenmossen afhankelijk zijn. Van de 26 kenmerkende soorten staan er niet minder dan 17 (65%) op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). De overige 9 soorten zijn wegens onvoldoende gegevens niet beoordeeld en kunnen dus ook in meer of mindere mate bedreigd zijn. Van de Rode lijstsoorten staan er maar liefst acht (47%) als verdwenen te boek. Ook internationaal zijn de meeste soorten kwetsbaar of bedreigd. Hieruit blijkt dat het behoud van de mycoflora van hoogvenen extra aandacht behoeft.

Kenmerkende soorten

Tabel 6.4. Kenmerkende paddenstoelen voor hoogveenen (26 soorten, selectie).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijs t	Nederlandse naam	Substraat
<i>Entoloma sphagneti</i>	V	Z	EB	Grote veenmossatijnzwam	Veenmos, veen
<i>Exobasidium rostrupii</i>		ZZ	OG	Veenbesbladgast	Blad Kleine veenbes
<i>Galerina paludosa</i>	V	VA	KW	Vlokkig veenmosklokje	Veenmos
<i>Galerina sphagnorum</i>		Z	EB	Hoogveenmosklokje	Veenmos
<i>Galerina tibiicystis</i>		MA	BE	Kaal veenmosklokje	Veenmos
<i>Lichenomphalia umbellifera</i>	V	VZ	BE	Gewoon veentrechtertje	Kaal veen
<i>Lyophyllum palustre</i>	V	VA	KW	Veenmosgrauwkop	Veenmos
<i>Monilinia oxycocci</i>		VN	OG	Veenbesrotkelkje	Bessen Kl. veenbes
<i>Omphalina gerardiana</i>	V	UZ	VN	Schubbig veenmostrechtertje	Veenmos
<i>Omphalina philonotis</i>	V	UZ	EB	Gestreept veenmostrechtertje	Veenmos
<i>Psilocybe turficola</i>		Z	KW	Slank kaalkopje	Veenmos, veen



Figuur 6.5. De Grote veenmossatijnzwam (*Entoloma sphagneti*) groeit bij voorkeur op opdrogende veenmodder in hoogveenslenken. Het is ook internationaal een grote zeldzaamheid (foto E. Arnolds).

Sommige kenmerkende soorten van vochtige heide en veenmosrietlanden worden ook in hoogveenen aangetroffen. Ze zijn eveneens indicatief voor goed ontwikkeld hoogveen. Enkele voorbeelden worden vermeld in tabel 6.5.

Tabel 6.5. Overige indicatieve paddenstoelen voor hoogveenen (5 soorten).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R L	Nederlandse naam	Substraat
<i>Entoloma elodes</i>	V	VZ	KW	Veenmossatijnzwam	Veenmos, strooisel
<i>Galerina stordalii</i>		UZ	BE	Turfmosklokje	Veenmos, veen
<i>Hygrocybe coccineocrenata</i>	V	MA	KW	Veenmosvuurzwammetje	Veenmos, veen
<i>Hypholoma elongatum</i>		A	TNB	Bleke moeraszwavelkop	Veenmos, strooisel
<i>Hypholoma udum</i>		VA	KW	Bruine moeraszwavelkop	Veenmos, strooisel

Knelpunten en maatregelen

Voor hoogveenpaddenstoelen zijn geen speciale beheermaatregelen nodig, maar het in stand houden of herstellen van levende hoogveenen is in ons land al een hele opgave. Hoogveen houdt in principe zichzelf in stand en inwendig beheer zou daarom overbodig moeten zijn. Alle hoogveengebieden in Nederland hebben echter te maken met een verstoorde hydrologie doordat ze

boven de afgegraven omgeving uitsteken. Daardoor is verdroging opgetreden en zijn veenmosvegetaties met hun kenmerkende mycoflora sterk gereduceerd. Om verdroging tegen te gaan worden maatregelen getroffen als het aanbrengen van waterkerende dammen en damwanden (compartimenteren) en het dempen van watergangen in het hoogveen zelf, maar ook in de randzone van het hoogveen. Dit leidt tot verminderde wegzijging van voedselarm water naar de omgeving en een gewenste vernatting van het veen. Soms blijft water langdurig boven het maaiveld stagneren, al dan niet met het doel om hernieuwde groei van Waterveenmos te stimuleren. Dit leidt tot het verdwijnen van de hele mycoflora.

Het grootste knelpunt voor herstel van de ernstig verarmde mycoflora van hoogvenen is de nog steeds de veel te hoge stikstofdepositie in deze van oorsprong uiterst voedselarme ecosystemen. Van Dobben & Van Hinsberg (2008) noemen hoogveenvegetaties zeer gevoelig voor deze externe factor met een uiterst lage kritische waarde van 5 kilo N per hectare. Dit geldt zeer waarschijnlijk ook voor de mycoflora. In Nederland lijkt een reductie van de stikstofdepositie tot dat niveau onhaalbaar, maar men zou desalniettemin moeten streven naar een zo laag mogelijke stikstofdepositie rondom hoogveenkernen (Limpens 2009).

Nederlandse hoogvenen waren van oorsprong vrijwel boomloos. Tegenwoordig slaat op grote schaal Zachte berk op, soms ook Grove den, vooral in de randzone als deze aan bosgebieden grenst. Ook deze bosvorming wordt veroorzaakt door de te hoge stikstofbelasting en versterkt door verdroging (Limpens 2009). Uit mycologisch oogpunt is de ontwikkeling van Berkenbroekbossen niet altijd ongunstig. Uit mycosociologisch onderzoek is gebleken dat de meeste aan veenmos gebonden hoogveenpaddenstoelen zich ook in een veenmosdek onder een boomlaag goed kunnen handhaven (Jalink & Nauta 1984; Arnolds, n.p.) en dat er zich bij berken en dennen in veenmos specifieke en bedreigde mycorrhizavormers kunnen vestigen (zie § 6.6 en 14.2).

Hoogveenbranden komen in Nederland weinig voor. Het lijkt ook niet zinvol om ten behoeve van enkele uiterst zeldzame paddenstoelen gepland tot dergelijk risicovol 'beheer' over te gaan. Het zou wel wenselijk zijn als terreinbeheerders mycologen op de hoogte zouden stellen van eventuele veenbranden, ook als het om kleine oppervlakten gaat. Dan kunnen zij ter plekke nagaan of deze incidenten bijzondere soorten paddenstoelen opleveren.

6.4 Vochtige heide (N06.04)

Karakteristiek

Het beheertype vochtige heide omvat een deel van het gelijknamige Natura 2000-habitatype H4010, namelijk de Vochtige heiden van de hogere zandgronden (H4010A). Het centrale vegetatietype is de Associatie van Gewone Dopheide (*Ericetum tetralicis*), een vrij soortenarme plantengemeenschap die indien goed ontwikkeld wordt gedomineerd door Gewone dophei (*Erica tetralix*). Vegetatiekundig wordt de vochtige heide tot het Dophei-verbond (*Ericion tetralicis*) gerekend (Schaminée et al. 1995). In dopheidevegetaties spelen veenmossen en veenvorming een ondergeschikte rol. Ze groeien meestal op minerale bodems met een dunne, slecht verteerde strooisellaag van enkele centimeters die aan de onderzijde overgaat in zwart, humusrijk of moerig materiaal; soms ook op oppervlakkig veraard veen in

gedegenerende hoogvenen. Dopheidegemeenschappen hebben doorgaans een wisselende (schijn) grondwaterstand van iets boven tot een halve meter onder het maaiveld. De bodem is meestal zuur en voedsel- en basenarm, maar op lemige grond is de grond beter gebufferd en bevat vochtige heide vaak elementen van heischrale graslanden en natte schraallanden (zie hoofdstuk 10). In verdroogde situaties en bij te hoge atmosferische stikstofbelasting vergrassen vochtige heidevegetaties en worden ze gedomineerd door Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*). Deze vegetaties zijn arm aan plantensoorten.

Het beheer van dopheidegemeenschappen kan in principe bestaan uit het periodiek verwijderen van opslag, extensieve begrazing of incidenteel maaien, plaggen of branden. Na plaggen of intensieve begrazing ontstaan tijdelijk karakteristieke pioniergemeenschappen van de Associatie van Moeraswolfsklauw en Snavelbies (*Lycopodio-Rhynchosporium*) (Schaminée et al. 1995). Vochtige heidevegetaties met Gewone dophei worden als zeer gevoelig voor stikstofdepositie beschouwd met een kritische depositiewaarde van 18 kilo N per hectare per jaar (Van Dobben & Van Hinsberg 2008). De depositie is in grote delen van Nederland (veel) te hoog voor een optimale ontwikkeling. Daardoor is het afplaggen van de humusrijke bovengrond met geaccumuleerde stikstof vaker noodzakelijk dan voorheen.

Mycoflora

Biodiversiteit

De Standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen vermeldt 26 soorten fungi met een optimum in vochtige heide (Arnolds & Van den Berg 2013). Het gaat om 14 soorten plaatjeszwammen (*Agaricales*, basidiomyceten), drie Knotszwammen (basidiomyceten) en negen, merendeels kleine en onopvallende, Zakjeszwammen (Ascomyceten) (tabel 6.6). Van deze soorten zijn er zeven kenmerkend voor pijpenstrootjesvelden en tien voor pionierstadia.

De paddenstoelengemeenschappen van volgroeide dopheidevegetaties met een goed ontwikkelde strooisellaag zijn tussen 1974 en 1976 bestudeerd in vier permanente proefvlakken in Drenthe (Arnolds 1981, 1983). Hieruit bleek dat ze met 15-30 soorten per 1000 m² (gemiddeld 24) vrij arm zijn aan soorten, maar vaak rijk aan vruchtlichamen, met maximale dichtheden tussen 800 en 3600 per 1000 m². Dezelfde proefvlakken werden opnieuw van 1997 tot 1999 onderzocht. Er bleken zich grote verschuivingen te hebben voorgedaan (Arnolds in Provincie Drenthe 2010). Het totaal aantal soorten per proefvlak is in de tweede periode met 21 soorten slechts iets lager, maar het aandeel van strooiselpaddenstoelen is sterk afgenomen van 11 naar 7 soorten. Het gemiddelde jaarlijks aantal vruchtlichamen van zes dominante soorten was met een factor acht afgenomen van 2515 naar 313. Deze achteruitgang staat in direct verband met het gevoerde beheer. In de jaren zeventig hadden de proefvlakken een dikke strooisellaag. Gedurende de twintig jaar tot aan het vervolgonderzoek zijn alle proefvlakken vroeger of later geplagd, waardoor het substraat voor strooiselpaddenstoelen vrijwel verdwenen is. Tegenover dit verlies staat de vestiging van enkele pioniersoorten van kale, voedselarme en zure bodem, zoals de Veenvlamhoed (*Gymnopilus fulgens*). De onbegroeide, minerale bodem na het plaggen biedt goede kiemmogelijkheden aan zaden van Ruwe en Zachte berk, Grove den en andere boomsoorten. Dit komt in de mycoflora tot uiting in de sterke toename van soorten ectomycorrhizapaddenstoelen van gemiddeld 0,2 tot 2,5 soorten per proefvlak, een ongewenst neveneffect van de ingreep.

Daarnaast zijn in 1974-1976 drie proefvlakken onderzocht in door Pijpenstrootje gedomineerde vegetaties. Het aantal soorten paddenstoelen lag met 15-19 in dezelfde grootteorde als in dopheidevegetaties maar het totale aantal vruchtlichamen lag met dichtheden tussen 360 en 1150 per 1000 m² een stuk lager. De mycoflora van beide dominantiegemeenschappen vertoont grote overeenkomsten wat betreft de grotere paddenstoelen (Arnolds 1981, 1983). Het strooisel van Pijpenstrootje wordt echter grotendeels afgebroken door kleine schijfzwammetjes (Ascomyceten) die in dopheidevegetaties goeddeels ontbreken. Bij het onderzoek in proefvlakken is deze groep niet bestudeerd.

Van pionierstadia van vochtige heide zijn dergelijke nauwkeurige gegevens niet bekend. Op grond van inventariserend veldwerk is duidelijk dat de mycoflora hier veel armer is aan soorten en vruchtlichamen dan van de volgroeide vegetaties en daarvan qua samenstelling sterk afwijkt. Tenminste vijf soorten paddenstoelen zijn goede kensoorten van de Associatie van Moeraswolfsklauw en Snavelbies, bijvoorbeeld de Veenvlamhoed (*Gymnopilus fulgens*), Lenteknotszwam (*Clavulinopsis vernalis*) en het Wit heidetrechttertje (*Omphalina mutila*) (tabel 6.6).



Figuur 6.6. Het Blauwgroen trechttertje (Omphalina chlorocyanea) is een karakteristieke pionierpaddenstoel op geplagde heide en in voedselarme natuurontwikkelingsgebieden. De soort heeft geprofiteerd van toegenomen plag- en graafactiviteiten en is landelijk sterk toegenomen (foto E. Arnolds).

Functionele diversiteit

Van de 26 kenmerkende soorten van vochtige heide zijn er 19 (73%) betrokken bij de afbraak van strooisel van vaatplanten en leven er 5 (19%) samen met levende mossen. In volgroeide gemeenschappen van Gewone dophei en Pijpenstrootje hoort meer dan 95% van de vruchtlichamen tot de strooiselafbrekers (Arnolds 1981). Dominante soorten zijn bijvoorbeeld het Gewoon eikenbladzwammetje (*Gymnopus dryophilus*), de Paardenhaartaailing (*G. androsaceus*), Melksteelmycena (*Mycena galopus*) en Kleine bloedsteelmycena (*M. sanguinolenta*). Deze soorten zijn niet kenmerkend voor heidevegetaties, maar komen ook veel voor op strooisel in loof- en naaldbossen op zure, voedselarme grond. Enkele zeldzamere strooiselafbrekers zijn wel typisch voor vochtige heidevelden, zoals de Veenmossatijnzwam (*Entoloma elodes*), Veenmycena (*Mycena megaspora*) en Adonismycena (*M. adonis*), de laatste twee ook regelmatig in

Pijpenstrootjesvegetaties. Regelmatige mos-symbionten zijn Oranje en Geelbruin mosklokje (*Galerina calyptrata* en *G. hypnorum*).

Soorten van de heidefamilie vormen ericoïde mycorrhiza waarbij de betreffende schimmels doorgaans geen vruchtlichamen vormen (zie § 7.1). Bij opslag van Grove den en van andere boomsoorten in vochtige heide kunnen wel ectomycorrhizapaddenstoelen groeien. Voor vrijwel alle houtpaddenstoelen zijn de takjes van heidesoorten te dun en te klein.

In begraasde heidevelden kunnen veel zeldzame mestpaddenstoelen voorkomen die gebonden zijn aan mest met een hoog gehalte aan vezelige, droge stof (zie hoofdstuk 12.2). Mest van paarden en runderen is veel rijker aan soorten dan schapenmest.

Betekenis van de mycoflora

Vochtige heide ontleent zijn mycologische betekenis aan saprotrofe strooiselafbrekers van zeer voedselarme, zure vochtige grond. Een groot deel daarvan is zeldzaam, vaak ook in de rest van West-Europa. Van de 26 kenmerkende soorten staan er 14 (54%) op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Voor oudere dopheidegemeenschappen zijn dat onder meer de Bruine moeraszwavelkop (*Hypholoma udum*), Veenmossatijnzwam (*Entoloma elodes*) en Sterspoorsatijnzwam (*Entoloma conferendum*). Pionierstadia na plaggen herbergen vrijwel uitsluitend Rode-lijstsoorten, waaronder bedreigde zeldzaamheden als de Lenteknotszwam (*Clavulinopsis vernalis*) en het Wit heidetrechttertje (*Omphalina mutila*). Een van de kenmerkende soorten voor dit milieu, het Roze grondschildje (*Roseodiscus formosus*), is pas onlangs als nieuwe soort beschreven op grond van een aantal collecties uit Duitsland en Nederland (Helleman 2012).

Ook gemeenschappen met dominantie van horsten Pijpenstrootje hebben hun eigen bijzondere soorten, zoals de Adonismycena (*Mycena adonis*) en Zeggemycena (*Resinomycena saccharifera*). Het is opvallend dat ten minste drie internationaal zeer zeldzame soorten hun enige Nederlandse groeiplaats in dergelijke vegetaties hebben, en wel de Pijpenstrosatijnzwam (*Entoloma moliniophilum*), Langstelige aardtong (*Geoglossum simile*) en Dwergwasplaat (*Hygrocybe aurantia*).

De mycologische waarde verschilt sterk van terrein tot terrein en ook binnen heidevelden zijn bijzondere soorten vaak geconcentreerd op bepaalde plekken. De achtergronden van deze verschillen zijn vaak onbekend. In Drenthe heeft bijvoorbeeld het Doldersummerveld een zeer goed ontwikkelde mycoflora van vochtige heide met over het terrein verspreid veel groeiplaatsen van bijzondere soorten. Op de Dwingeloosche heide zijn daarentegen karakteristieke soorten veel schaarser en slechts lokaal te vinden. De omgeving van het Aekingerbroek in Het Drents-Friese Wold en het Eexterveld bij Anderen zijn opvallend rijk aan pioniers op afgeplagde plekken in vergelijking met andere heidegebieden.

Op landschapsniveau zijn gradiënten van vochtige heide naar beekdal interessant voor paddenstoelen. Een mooie voorbeeld is te vinden in de Brunsummerheide. Hier komen gradiënten voor van hellingveen met daarop een mozaïek van natte heide en hoogveen naar het brongebied van de Roode Beek. Dankzij de invloed van opkwellend water is de bodem hier basenrijker dan in de meeste andere natte heidegebieden in Nederland (Dijk et al. 2012).

Kenmerkende soorten

Tabel 6.6. Kenmerkende paddenstoelen voor vochtige heide (26 soorten, selectie).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam	Substraat
Volgroeide dopheidegemeenschap					
<i>Entoloma conferendum</i>		A	GE	Sterspoorsatijnzwam	Strooisel
<i>Entoloma elodes</i>	V	VZ	KW	Veenmossatijnzwam	Veenmos, strooisel
<i>Hypholoma elongatum</i>		A	TNB	Bleke moeraszwavelkop	Veenmos, strooisel
<i>Hypholoma udum</i>		VA	KW	Bruine moeraszwavelkop	Veenmos, strooisel
<i>Mycena megaspora</i>	V	VA	KW	Veenmycena	Strooisel
Pionierfase na plaggen					
<i>Gymnopilus fulgens</i>	V	VA	KW	Veenvlamhoed	Kale grond
<i>Multiclavula vernalis</i> (= <i>Clavulinopsis vernalis</i>)	V	Z	BE	Lenteknotszwam	Kale grond
<i>Omphalina chlorocyanea</i>	V	MA	TNB	Blauwgroen trechtertje	Kale grond
<i>Omphalina mutila</i>	V	Z	EB	Wit heidetrechttertje	Kale grond
<i>Roseodiscus formosus</i>		Z	GE	Roze grondschildje	Kale grond
Dominantiegemeenschap van Pijpenstrootje					
<i>Claviceps microcephala</i>		A	TNB	Pijpenstrootjesmoederkoren	Aren Pijpenstrootje
<i>Entoloma elodes</i>		VZ	KW	Veenmossatijnzwam	Veenmos, strooisel
<i>Entoloma minutum</i>		VA	TNB	Kleine satijnzwam	Strooisel, grond
<i>Mycena adonis</i>		VA	KW	Adonismycena	Strooisel
<i>Mycena megaspora</i>		VA	KW	Veenmycena	Strooisel
<i>Resinomycena saccharifera</i>		VA	TNB	Zeggemycena	Blad Pijpenstrootje

Oude, mycologisch goed ontwikkelde dopheidevegetaties worden gekenmerkt door hoge dichtheden (vaak meer dan 100 vruchtlichamen per 1000 m²) van een aantal strooiselafbrekers die ook in voedselarme, zure bossen voorkomen. De belangrijkste daarvan worden genoemd in tabel 6.7.

Tabel 6.7. Overige indicatieve paddenstoelen voor oude vochtige heide, bij dichtheden groter dan 100 vruchtlichamen per 1000 m² (7 soorten).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R L	Nederlandse naam
<i>Clitocybe vibecina</i>		ZA	TNB	Gestreepte trechterzwam
<i>Entoloma turbidum</i>	V	VA	KW	Zilversteelsatijnzwam
<i>Gymnopus androsaceus</i>		ZA	TNB	Paardenhaartaailing
<i>Gymnopus dryophilus</i>		ZA	TNB	Gewoon eikenbladzwammetje
<i>Mycena epipterygia</i>		ZA	KW	Graskleefsteelmycena
<i>Mycena galopus</i>		ZA	KW	Melksteelmycena
<i>Mycena sanguinolenta</i>		ZA	GE	Kleine bloedsteelmycena



Figuur 6.7. De Veenmycena (*Mycena megaspora*) groeit in natte heidevelden zowel op strooisel van Gewone dophei als van Pijpenstrootje (foto E. Arnolds).

Voorbeeldgebieden

Doldersummerveld, Dwingeloosche Heide, Leemputten van Staverden, Balloërveld, Needse Achterveld, Kampina, Brunssummerheide.

Knelpunten en maatregelen

De gangbare beheermaatregelen in vochtige heide zijn hierboven reeds genoemd onder de karakteristiek van de vegetatie. De invloed van maaien op de mycoflora lijkt gering en hoofdzakelijk te bestaan uit een tijdelijke reductie van de fructificatie door een minder gunstig microklimaat. Begrazing heeft op de kenmerkende heidesoorten geen merkbaar effect. Op de strooiselrijke mest van grote grazers kunnen zich bijzondere mestfungi vestigen die bijdragen aan de totale mycologische waarde van heideterreinen (§ 12.2).

Over de effecten van branden van vochtige heide op de mycoflora is vrijwel niets bekend. Logischerwijs zullen door het (gedeeltelijk) verbranden van de strooisellaag de afbrekers van strooisel worden gereduceerd. Wel is duidelijk dat er zich niet of nauwelijks typische brandplekpaddestoelen vestigen (§ 19.11). Daarvoor wordt de bodem bij heidebranden te weinig verhit en zijn de bodemchemische veranderingen te gering.

De paddenstoelenflora is gebaat bij een gemiddeld hoge grondwaterstand, typisch voor dopheidegemeenschappen. Inundatie is evenwel, ook in de wintermaanden, zeer ongunstig voor de karakteristieke mycoflora.

Het periodiek plaggen van vochtige heidevelden heeft ingrijpende gevolgen voor de mycoflora. Met de vegetatie en de strooisellaag worden vrijwel alle mycelia van paddenstoelen afgevoerd. De successie moet van voren af aan beginnen op een min of meer minerale ondergrond. Zoals hierboven geschetst is het pionierstadium met een lage, open vegetatie mycologisch interessant door het optreden van een vrij groot aantal kenmerkende soorten die praktisch allemaal zeldzaam zijn en/of op de Rode Lijst staan. Door het frequente plaggen van de laatste decennia zijn oude dopheidegemeenschappen met een dikke strooisellaag echter schaars geworden, met een sterke reductie van de saprotrofe mycoflora als gevolg. Het is dus voor terreinbeheerders de kunst om een evenwicht te vinden tussen de verschillende successiestadia in de heidevelden. In de huidige situatie is het zaak om met de resterende oude dopheidevegetaties zorgvuldig om te gaan en niet te plaggen tenzij dit noodzakelijk is door ongewenste ontwikkelingen van het systeem. Dit geldt uiteraard des te meer als van bepaalde stukken heide bekend is dat daar zeer zeldzame soorten voorkomen. In Drenthe is bijvoorbeeld indertijd op het Scharreveld bij Westerbork zonder noodzaak een stuk vochtige heide geplagd dat de grootste Nederlandse populatie herbergde van de internationaal zeer zeldzame en bedreigde Violetgrijze wasplaat (*Hygrocybe lacmus*). De soort is hier nooit terug gevonden, noch in enig ander heideterrein in Nederland. Opgemerkt moet worden dat de beheerder, Het Drentse Landschap, niet op de hoogte was van het bestaan van deze groeiplaats.

Vegetaties met dominantie van Pijpenstrootje worden doorgaans zonder enig probleem afgeplagd omdat de natuurwaarden gering worden geacht. Dat geldt in het algemeen ook voor mycologische waarden, maar er zijn uitzonderingen. Zoals hierboven aangegeven herbergen sommige pijpenstrootjesvegetaties de enige vindplaats van enkele, ook internationaal zeer zeldzame paddenstoelen. We moeten ervan uitgaan dat hier bijzondere milieuomstandigheden heersen, al zijn deze vaak niet direct aanwijsbaar. Het is in die gevallen zaak om de bijzondere vindplaatsen te sparen, indien dit

enigszins mogelijk is. Zo is in het Holtherzand bij Beilen in 2000 een zeer oude pijpenstrootjesvegetatie met enorme horsten en een bijzondere mycoflora geplagd, waaronder een kort tevoren ontdekte vindplaats van de internationaal zeer zeldzame Langstelige aardtong (*Geoglossum simile*), tot op heden de enige in Nederland. Alle zeldzame fungi zijn verdwenen. Ook in dit geval was de beheerder niet op de hoogte van deze groeiplaats. Beide voorvallen tonen de noodzaak aan van een goede uitwisseling van gegevens tussen lokale mycologen en beheerders.

6.5 Zwak gebufferd ven (N06.05)

Karakteristiek

Zwak gebufferde vennen zijn ondiepe, voedselarme waterplassen op zandige of lemige bodems met gewoonlijk een wisselende waterstand, waardoor de oeverzone in de periode augustus-september vaak droogvalt. De kenmerkende vegetaties behoren tot de Oeverkruid-klasse (*Littorelletea*) en herbergen een vrij groot aantal karakteristieke, vaak amfibische plantensoorten die bijna allemaal zeldzaam zijn (Schaminée et al. 1995). Door verschillende oorzaken, zoals toevoer van basenhoudend grondwater, het inwaaien van zand en het vroegere gebruik als wasplaats voor schapen, is het milieu minder zuur dan in de zure vennen (§ 6.6), maar het bufferend vermogen is gering. Deze vennen zijn dan ook erg gevoelig voor verzuring en vermessing (Arts 1990). Het beheer van zwak gebufferde vennen dient gericht te zijn op het handhaven van zwak zuur, voedselarm water en een minerale ondergrond. Naast het in stand houden van de vroegere gebruiksvormen is het periodiek uitbaggeren of het afplaggen van de oeverzone een optie (Schaminée et al. 1995).

Mycoflora

Zwak gebufferde vennen worden in de Standaardlijst van paddenstoelen in Nederland (Arnolds & Van den Berg 2013) niet als apart habitatype onderscheiden omdat er in het water helemaal geen fungi voorkomen en in de periodiek droogvallende oeverzone slechts een zeer beperkt aantal. Een karakteristieke plaatjeszwam die regelmatig in dit milieu gevonden wordt, soms in hoge dichtheden van tientallen vruchtlichamen per vierkante meter, is het Witgeringd mosklokje (*Galerina jaapii*), die daarnaast ook vaak in Kleine-zeggengemeenschappen (*Caricion nigrae*) wordt aangetroffen. Verder worden op droogvallende oevers soms zeldzame bekerzwammetjes aangetroffen met een doorsnede van hooguit een paar millimeter, bijvoorbeeld het Stekelsporig mosschijfje (*Ramsbottomia crechqueraultii*) en de Graslandwimperzwam (*Scutellinia minor*). Deze paddenstoeltjes zijn pioniers van open plekje met enig organisch materiaal, vaak tussen een algenmatje of een ijle mosvegetatie. Bij inundaties of dichtgroeien zijn ze snel verdwenen, waarna ze zich opnieuw moeten vestigen. De verspreiding en ecologie van deze ascomycetjes is nog onvoldoende bekend (Brouwer 1999). Gezien de geringe betekenis van de mycoflora worden geen aanvullende typische Natura-2000 soorten voor dit beheertype voorgesteld.

Tabel 6.8. Kenmerkende paddenstoelen voor zwak gebufferde vennen

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Galerina jaapii</i>	MA	BE	Witgeringd mosklokje
<i>Octospora melina</i>	VZ	OG	Wratsporig mosschijfje
<i>Ramsbottomia asperior</i>	UZ	GE	Verdronken mosschijfje
<i>Ramsbottomia crechqueraultii</i>	VZ	BE	Stekelsporig mosschijfje
<i>Scutellinia minor</i>	Z	EB	Graslandwimperzwam
<i>Scutellinia paludicola</i>	UZ	OG	Moeraswimperzwam

Voorbeeldgebieden

Landgoed De Vossenbergh bij Wijster, Bergvennen, Oisterwijkse vennen.

Knelpunten en maatregelen

De weinige karakteristieke paddenstoelen van oevers van zwak gebufferde vennen hebben baat bij het voortbestaan van goed ontwikkelde vegetaties van de Oeverkruid-klasse en bijbehorende milieucondities. Gezien het pionierkarakter van deze soorten is het uitbaggeren van deze plassen niet bezwaarlijk, evenmin als niet te intensieve betreding of beweiding. Speciale maatregelen ten gunste van de mycoflora zijn niet aan de orde.



Figuur 6.8. Het Witgeringd mosklokje (*Galerina jaapii*) is regelmatig te vinden op de kale oevers van niet te zure vennen (foto E. Arnolds).

6.6 Zuur ven of hoogveenven (N06.06)

Karakteristiek

Zure vennen ofwel hoogveenvennen zijn waterplassen op een zandige ondergrond die uitsluitend of voornamelijk gevoed worden door regenwater. Daardoor zijn ze matig tot sterk zuur en voedselarm. In de vennen vindt hoogveenvorming plaats door de vorming van veenmostapijten, aanvankelijk meestal zwevende vegetaties van Waterveenmos (*Sphagnum cuspidatum*), later ook drijvende pakketten van andere soorten veenmos. Op den duur kan het hele ven dichtgroeien. De vegetaties van dergelijke dichtgroeivende vennen worden tot dezelfde plantengemeenschappen gerekend als de hoogveenvegetaties (§ 6.3). De omgeving bestaat meestal uit heide of bos.

Van nature raken veel dichtgegroeide vennen uiteindelijk bedekt met Berkenbroekbos (zie hst. 14), vooral bij lichte verdroging of verrijking met stikstof. In met veen dichtgegroeide vennen heeft vaak wilde vervening plaats gevonden waardoor onregelmatige veenputten zijn ontstaan. In deze putten begint de successie opnieuw. De vegetaties in de veenputten wijken niet wezenlijk af van de oorspronkelijke verlandingsvegetaties. Inwendig beheer is bij hoogveenvennen in principe niet nodig. In praktijk is het trekken of kappen van boomopslag dikwijls noodzakelijk om het open karakter te handhaven, vooral bij periodieke verdroging en toevoer van nutriënten. Bij uitwendig beheer kan men denken aan herstel van de hydrologie, bijvoorbeeld door het dempen van afwateringsgreppels en isolatie ten opzichte van

toestromend voedselrijk water. Bij vennen in bosgebieden wordt vaak een zone bos rond het ven gekapt uit landschappelijk oogpunt en om de gradiënt naar de drogere omgeving te versterken. Andere motieven zijn ook het tegengaan van wateronttrekking door bomen en beperking van de opslag van bomen in de veenmoszone.

Mycoflora

Zure vennen worden in de Standaardlijst van paddenstoelen in Nederland (Arnolds & Van den Berg 2013) niet als apart habitatype onderscheiden omdat de mycoflora niet wezenlijk verschilt van die in hoogvenen, zoals beschreven in § 6.3. Oeverzones van zure vennen zijn beter toegankelijk dan hoogveenvegetaties en liggen vaker ingebed in bosgebieden. Daardoor worden ze door mycologen vaker bezocht dan grote hoogvenen. Naar schatting is meer dan 90% van de data over hoogveenpaddenstoelen in het bestand van de Nederlandse Mycologische Vereniging verzameld in de oeverzones van zure vennen en veenputten op de pleistocene zandgronden. De indruk bestaat dat de mycoflora van deze hoogveen-verlandingszones ook werkelijk rijker is aan karakteristieke soorten en vruchtlichamen dan grote lenshoogvenen, wellicht omdat er toch vaak enige subtiele invloed is van de iets basenrijkere omgeving. Hieraan is echter geen onderzoek verricht. Voor kenmerkende soorten en indicatorsoorten van open hoogveenvegetaties rond vennen wordt verwezen naar § 6.3 (tabel 6.4, 6.5).

In de randzone van hoogveenvennen is vaak opslag aanwezig van Zachte berk (*Betula pubescens*), in mindere mate van Grove den (*Pinus sylvestris*). De jonge bomen hebben in dit milieu een paar karakteristieke mycorrhizapartners: bij berk de Veenmosgordijnzwam (*Cortinarius tubarius*; figuur 6.9) en bij den de Valse veenmosgordijnzwam (*C. huronensis*) en de uiterst zeldzame Moerasringboleet (*Suillus flavidus*; figuur 6.10). Ook in de overgangen naar omringend bos, waar volgroeide bomen met hun voet in het veenmos staan kunnen zeldzame mycorrhizapaddenstoelen optreden van natte, zure, zeer voedselarme omstandigheden, zoals bij berk de Armbandgordijnzwam (*Cortinarius armillatus*; figuur 3.1) en Witte berkenboleet (*Leccinum niveum*; figuur 14.8); bij den de Naaldbosbraakrussula (*Russula emetica* sensu stricto) en Roodbruine melkzwam (*Lactarius hygginus*). Meer voorbeelden worden gegeven in onderstaande tabel 6.9. Voor de bosopslag rond hoogveenvennen worden hier in het kader van Natura-2000 geen typische soorten voorgesteld. Ze worden wel genoemd bij de Berkenbroekbossen (§ 14.2).

Tabel 6.9. Kenmerkende mycorrhizapaddenstoelen voor boomopslag en bosranden rond hoogveenvennen

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam	Boom
<i>Cortinarius armillatus</i>	Z	EB	Armbandgordijnzwam	berk
<i>Cortinarius huronensis</i>	Z	TNB	Valse veenmosgordijnzwam	den
<i>Cortinarius pholideus</i>	VZ	BE	Bruinschubbige gordijnzwam	berk
<i>Cortinarius tubarius</i>	VZ	BE	Veenmosgordijnzwam	berk
<i>Lactarius hygginus</i>	Z	BE	Roodbruine melkzwam	den
<i>Lactarius vietus</i>	VA	KW	Roodgrijze melkzwam	berk
<i>Leccinum niveum</i>	MA	KW	Witte berkenboleet	berk
<i>Russula emetica</i> ss. str.	MA	NB	Naaldbosbraakrussula	den
<i>Russula paludosa</i>	VA	KW	Appelrussula	den
<i>Russula sphagnophila</i>	Z	BE	Veenmosrussula	berk
<i>Suillus flavidus</i>	UZ	EB	Moerasringboleet	den

Voorbeeldgebieden

Vennen in het Dwingelderveld, Drents-Friese Wold, boswachterij Gieten, Overasseltse en Hatertse vennen, vennen op de Veluwe en in de Kampina.

Knelpunten en maatregelen

In principe hebben hoogveenvennen geen inwendig beheer nodig. In praktijk is het tegengaan van bosopslag toch vaak noodzakelijk om het open hoogveenkarakter van de vennen in stand te houden. Massale berkenopslag is vooral een gevolg van de hoge stikstofdepositie (Limpens 2009). Omdat de spontane opslag mycologisch waardevol kan zijn, verdient het aanbeveling om hier en daar groepjes berken of geïsoleerde dennen te laten staan, zeker als er concrete vindplaatsen van zeldzame en bedreigde soorten bekend zijn. Dit zal echter niet altijd mogelijk zijn vanuit praktisch oogpunt of vanwege andere natuurwaarden. Anderzijds is in sommige gevallen het bestrijden van boomopslag zo vaak noodzakelijk dat het vechten is tegen de bierkaai. Dan zou men kunnen overwegen de vegetatie zich te laten ontwikkelen tot Berkenbroekbos, ook een in ons land zeldzaam vegetatietype met belangrijke natuurwaarden (§ 14.2). Voor de mycoflora is dit vaak gunstig: de meeste hoogveenpaddenstoelen kunnen zich onder een niet te dichte boomlaag goed handhaven (Jalink & Nauta 1984) en er komt een aantal bijzondere mycorrhizavormers bij.



Figuur 6.9. De Veenmosgordijnzwam (Cortinarius tubarius) is een karakteristieke mycorrhizasymbiont bij berkenopslag in veenmostapigten langs zure vennen (foto E. Arnolds).



Figuur 6.10: Bij dennen in de rand van hoogveenvennen komt de uiterst zeldzame Moerasringboleet (Suillus flavidus) voor (foto J.H. Petersen).

7 Droge heiden en stuifzanden (N07)

Samenvatting

In dit hoofdstuk worden twee beheertypen besproken: 'Droge heide' en 'Zandverstuiving'. Het beheertype 'Droge heide' omvat niet alleen heiden, maar ook mozaïeken van heide met kleine bosjes en jeneverbesstruwelen. De drie door Struik- en Kraaihei gedomineerde Natura 2000 habitattypen worden gezamenlijk besproken terwijl Jeneverbesstruweel in een aparte paragraaf behandeld wordt. Er zijn circa 60 paddenstoelensoorten die hun optimum hebben in heiden. Verder zijn er vrij veel soorten van voedselarme bossen die met een lagere frequentie ook voorkomen in heide. De soortensamenstelling hangt vooral samen met (1) het successiestadium van de vegetatie (heidecyclus), (2) het leemgehalte van de bodem, (3) eigenschappen van het humusprofiel en (4) de aanwezigheid van bomen. Van de kenmerkende soorten van heide en stuifzand is 79% opgenomen op de Rode Lijst. Naast vermessing vormt de sterke achteruitgang van oude ongestoorde heidebodems onder invloed van frequent en diep plaggen een belangrijk knelpunt. De verschillende ontwikkelingsstadia in heide herbergen elk hun kenmerkende soorten en een beheer gericht op het handhaven van variatie in ontwikkelingsstadia is in de regel gunstig voor de mycoflora. Vergroting van het aandeel van de volgende, voor paddenstoelen belangrijke elementen kan bijdragen aan een hogere mycologische rijkdom: (1) structuurrijke heide met een oud humusprofiel, (2) heide en grazige paadjes op lemige bodem, (3) overgangen naar oude, mosrijke strubbenbosjes en boomheide. De functionele rol van ericoïde mycorrhiza wordt in een apart kader toegelicht.

Jeneverbesstruwelen herbergen dankzij de grote variatie in micromilieus een hoge diversiteit aan paddenstoelen en vooral jonge successiestadia zijn vaak rijk aan bijzondere soorten. De meeste soorten zijn niet gebonden aan jeneverbesstruwelen, maar komen ook geregeld voor in andere beheertypen. Een knelpunt voor de mycoflora is de vergrijzing van de struwelen en de daarmee samenhangende afname van jonge iets basenrijkere successiestadie.

Verreweg de grootse waarde van stuifzanden voor paddenstoelen ligt niet in het stuifzand zelf maar in pionierbossen van Grove den (en soms Eik) met een schrale en vaak korstmosrijke ondergroei (Korstmossen-Dennenbos). Dergelijke bosjes kunnen een zeer rijke mycoflora herbergen met veel bedreigde mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Door natuurlijke successie in combinatie met een te hoge stikstofdepositie is Korstmossen-Dennenbos met de kenmerkende mycoflora vrijwel uit Nederland verdwenen en nu nog slechts fragmentair aanwezig in enkele stuifzandgebieden en langs de kust. Deze gebieden vervullen hierdoor een refugiumfunctie voor de kenmerkende mycoflora. De belangrijkste randvoorwaarde voor dit bostype en de bijbehorende mycoflora is voldoende winddynamiek op landschapsschaal. Om deze dynamiek te waarborgen zal kap van bosjes plaatselijk noodzakelijk zijn. Door hierbij rekening te houden met de ligging van mycologische rijke bosjes is het in principe mogelijk om de rijke paddenstoelenflora op gebiedsniveau te behouden.

7.1 Droge heiden en stuifzanden (N07.01)

Karakteristiek

Het beheertype 'Droge heide' omvat niet alleen heiden, maar ook mozaïeken van heide met kleine bosjes, jeneverbesstruwelen, kleine open zandige plekken en grazige vegetaties. Het beheertype komt voor op basenarme zand- en leemgronden op de drogere delen van de hogere zandgronden. De vegetatie wordt gekenmerkt door dwergstruiken, met meestal Struikhei als dominante soort. Op ongestoorde bodems kunnen Bosbessoorten, Kraaihei en in iets mindere mate Dophei een hoge bedekking bereiken. Open, zandige plekken zijn vaak rijk aan korstmossen. Het beheertype 'Vochtige heide' (§ 6.4) is tenminste een gedeelte van het jaar vochtig tot zeer nat door de invloed van grondwater of stagnerend regenwater. Bij droge heiden is dit niet het geval, maar in oude 'Droge heide' kan door de aanwezigheid van een dikke amorfe humuslaag toch een vochtiger bodemmilieu ontstaan met vochtminnende planten als Veenbies. Heide in het kustgebied wordt gerekend tot het beheertype 'Duinheide' (§ 8.4). Heischrale graslanden met een hoger aandeel aan grassen en kruiden kunnen in droge heiden op kleine schaal voorkomen op bodems met een hogere basenverzadiging en een hogere beschikbaarheid aan nutriënten. De paddenstoelenflora van heischrale graslanden wordt uitgebreider besproken bij 'Droog schraalland' (§ 11.1).

Binnen dit beheertype komen vier Natura 2000 habitattypen voor die vooral verschillen in vegetatie en bodemtype. Daarnaast kunnen overgangen naar 'Oude eikenbossen' (H9190) zeer waardevol zijn voor paddenstoelen (zie § 15.5). Bij de bespreking van de mycoflora worden de drie door Struik- en Kraaihei gedomineerde habitattypen gezamenlijk besproken terwijl de Jeneverbesstruwelen in een aparte paragraaf behandeld worden.

7.1.1 Droge heide en stuifzandheide

Dit onderdeel omvat drie Natura 2000 habitattypen:

- Droge heiden (H4030)
Droge heide op oude (al dan niet lemige) dekzanden en stuwwallen en in mindere mate op rivierterrassen en tertiaire zanden
- Stuifzandheiden met struikhei (H2310)
Droge heide op leemarme vaaggronden waarin Struikhei domineert.
- Binnenlandse kraaiheibegroeiingen (H2320)
Droge heide op duin- of vlakvaaggronden waarin Kraaihei domineert.

Mycoflora

Biodiversiteit

De soortenrijkdom aan paddenstoelen is in droge heiden niet erg groot, maar sommige soorten kunnen zeer talrijk zijn zoals Paardenhaartaailing (*Gymnopus androsaceus*), Heidekleefsteelmycena (*Mycena pelliculosa*), Graskleefsteelmycena (*Mycena epipterygia*), Grijze mycena (*Mycena cinerella*), Kleine bloedsteelmycena (*Mycena sanguinolenta*), Gestreepte trechterzwam (*Clitocybe vibecina*). Er zijn circa 60 paddenstoelensorten die hun optimum hebben in heideachtige vegetaties (Arnolds & Van den Berg 2013). Verder zijn er vrij veel soorten van droge voedselarme bossen (beheertype 15.2) die met een lagere frequentie ook voorkomen in droge heiden. Bij mycosociologisch onderzoek in Drenthe werden in de 70-er en 80-er jaren in proefvlakken van 1000 m² 15-30 soorten gevonden (Arnolds 1981). Het gaat hierbij vooral om soorten die leven van de afbraak van

heidestrooisel. Dit strooisel is zeer lastig afbreekbaar dankzij een zeer laag gehalte aan stikstof en een hoog gehalte aan lignine en polyfenolen.

Daarnaast zijn er veel soorten die mossen als substraat gebruiken (zoals diverse Mosklokjes, *Galerina spec.*) of die groeien op vezelrijke mest. Doordat schaapskuddes op diverse plekken aangevuld zijn met runderen en paarden ontstond er een nieuw microhabitat: vezelrijke en langzaam verterende mest. Diverse mestpaddenstoelen hebben hiervan geprofiteerd zoals Geringde vlekplaat (*Panaeolus semiovatus*), Paardenvijgbreeksteeltje (*Conocybe brunneidisca*), Donzig breeksteeltje (*C. pubescens*), Harig kaalkopje (*Psilocybe puberula*) en de op de Rode Lijst opgenomen Geringde inktzwam (*Coprinus sterquilinus*) en Grote speldenprikzwam (*Poronia punctata*). Een deel van deze mestpaddenstoelen was vroeger algemeen in boerengraslanden zoals Franjevlekplaat en Kleefsteelstropharia (zie § 12.2.2).

Functionele diversiteit

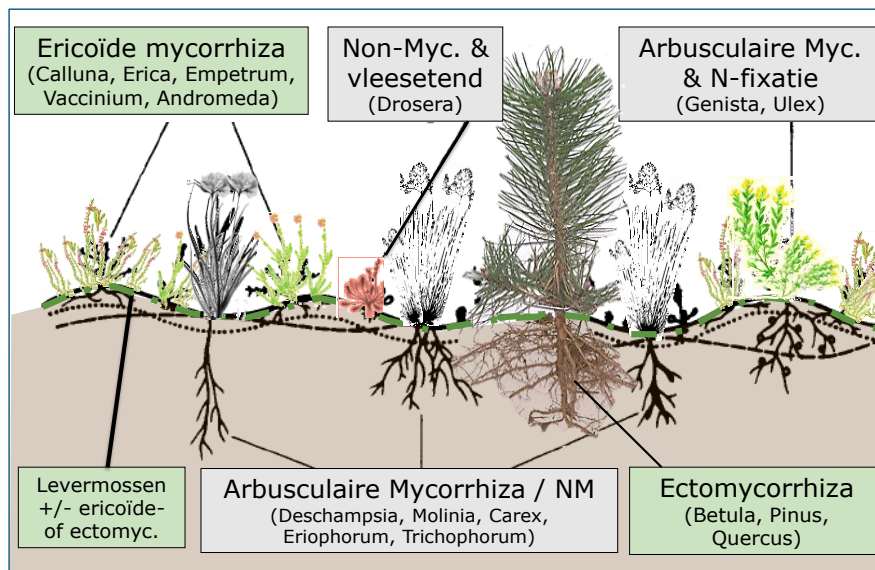
In het heidelandschap kunnen vooral, boomheiden en oudere strubbenbosjes rijk zijn aan paddenstoelen. Voor paddenstoelen is hierbij de aanwezigheid van ectomycorrhiza-vormende boomsoorten van belang zoals eik, berk en den. In dergelijke bosjes groeit het mycelium van strooiselafbrekers vooral in de L- en F-laag van het humusprofiel terwijl het aandeel mycorrhiza-vormende paddenstoelen toeneemt in de H-laag en de daaronder gelegen minerale laag. De mycoflora van kraaiheibegroeiingen vertoont grote overeenkomsten met het habitatype 'Stuifzandheiden met struikhei' (H2310). Het voornaamste verschil is het hogere aandeel aan soorten van een relatief koel en vochtige microklimaat (Arnolds 1981; Barkman 1990). Planten uit de Heide-familie (Struikhei, Dophei, Kraaihei, Lavendelhei, Veenbes, Bosbessen) leven samen met een speciaal mycorrhiza type (ericoïde mycorrhiza) dat geen vruchtlichamen vormt. De functionele rol hiervan wordt in kader 7.1 toegelicht.

Kader 7.1: De functionele betekenis van ericoïde mycorrhiza

De bodem onder een heidevegetatie is zeer voedselarm en in oudere heidebodems ligt een groot deel van de nutriënten vastgelegd in slecht verteerbare en ligninerijke organische verbindingen in de humuslaag. De beschikbaarheid van voedingsstoffen voor planten is daardoor veel lager dan in graslandvegetaties. In soortenrijkere heiden komt vaak een mozaïek voor van plantensoorten met verschillende strategieën om met deze nutriëntenschaarste om te gaan, waaronder drie mycorrhiza-typen (Read 1993, zie figuur 7.1). Hoewel dit rapport richt op ectomycorrhiza-vormende schimmels, maken we hier een uitzondering voor ericoïde mycorrhiza omdat dit mycorrhiza-type een sleutelrol vervult in het heide-ecosysteem.

De drie mycorrhiza-typen verschillen in morfologie, fysiologie en ecologie. Een belangrijk verschil is het vermogen om stikstof op te nemen uit complexe organische verbindingen. Dit vermogen neemt bij de mycorrhiza-typen toe van arbusculaire mycorrhiza, via ectomycorrhiza, naar ericoïde mycorrhiza (Strandberg & Johansson 1999; Perez-Moreno & Read 2000; Read & Perez-Moreno 2003; Gartner et al. 2012). Ericoïde-mycorrhizaschimmels spelen hierdoor een belangrijke rol bij de nutriëntenvoorziening van de planten waarmee ze samenleven. Doordat een groot aandeel van de stikstof in de bodem wordt vastgelegd in het mycelium van schimmels (N-immobilisatie, zie § 3.1.2) helpen de schimmels om de N-beschikbaarheid in het systeem laag te houden. Verder remt het strooisel van heideplanten de mineralisatiesnelheid zodat de netto N-mineralisatie laag blijft (Read &

Stribley 1973; Strandberg & Johansson 1999; van der Wal et al. 2009). Via deze gesloten nutriëntenkringloop werken de heideplanten en hun mycorrhizapartners de geschiktheid van hun eigen bodemmilieu in de hand.

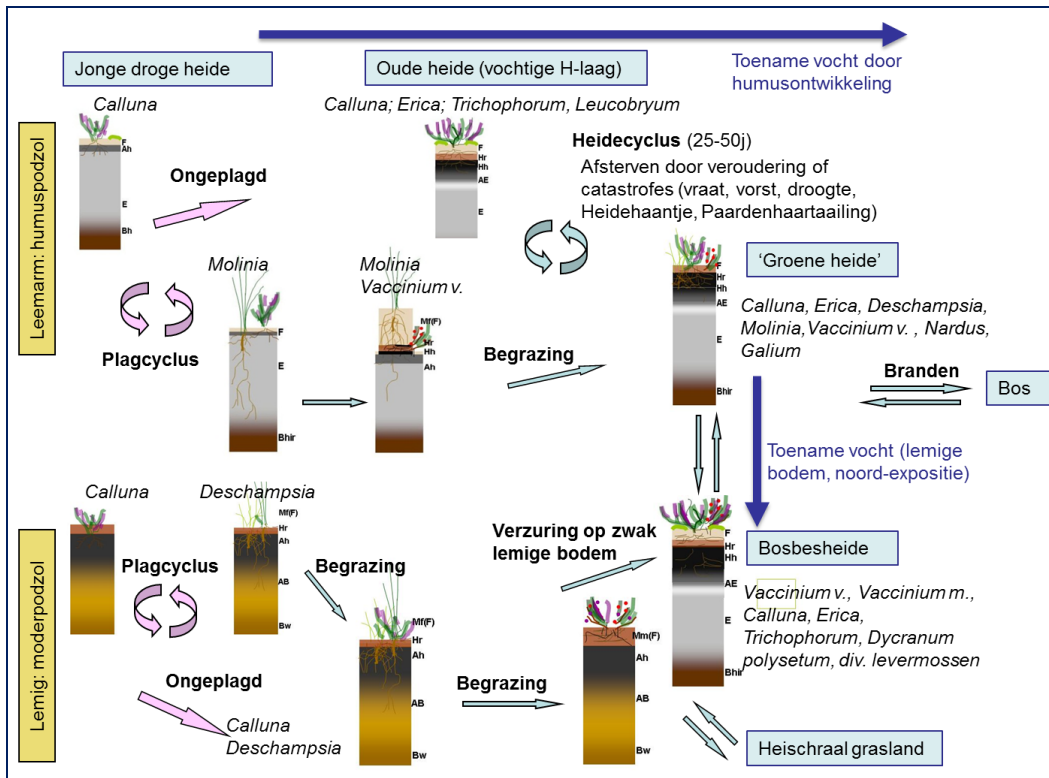


Figuur 7.1: Verschillende mycorrhiza-typen in droge en natte heide.

Ericoïde mycorrhiza komt voor bij planten uit de Heidefamilie (*Ericaceae*) en het blijkt dat verschillende soorten dwergstruiken dezelfde schimmelsoorten kunnen delen (Kjøller et al. 2010). Enkele schimmelsoorten kunnen dwergstruiken en bomen met elkaar kunnen verbinden (Perotto, Girlanda & Martino 2002; Villarreal-Ruiz, Anderson & Alexander 2004) en er zijn zelfs soorten die dwergstruiken en levermossen met elkaar kunnen verbinden (zie kader 7.2). Deze mycorrhiza-verbindingen spelen mogelijk een belangrijke rol bij de regeneratie van heide. Bij de vorming van ericoïde mycorrhiza zijn twee niet verwante groepen schimmels betrokken. In de eerste plaats gaat het om een aantal Zakjeszwammen waarvan het Heidewortelschoteltje (*Rhizoscyphus ericae*) de meest bekende is. Op basis van recent moleculair onderzoek blijkt dat dat ook diverse Steeltjeszwammen uit de groep van de *Sebacinales* ericoïde mycorrhiza kunnen vormen (Selosse et al. 2007; Vohnik et al. 2012).

Sturende milieufactoren

De soortensamenstelling van de mycoflora hangt vooral samen met (1) het successiestadium van de vegetatie (heidecyclus), (2) het leemgehalte van de bodem, (3) eigenschappen van het humusprofiel en (4) de aanwezigheid van bomen. Deze vier factoren worden hieronder apart besproken. De ontwikkeling van vegetatie- en humusprofiel in droge heide wordt schematisch weergegeven in figuur 7.2. Van links naar rechts neemt de ouderdom van de vegetatie en het humusprofiel toe, terwijl van boven naar beneden het leemgehalte toeneemt. Globaal leidt de aanwezigheid van een dikke humuslaag en/of een lemige bodem tot een vochtiger bodemmilieu (de blauwe pijlen) met een hogere diversiteit aan paddenstoelen.



Figuur 7.2: Overzicht van de ontwikkeling van vegetatie en humusprofiel onder invloed van successie, plagen en begrazing (aangepast naar Bijlsma et al. 2009a). De ontwikkeling verschilt tussen leemarme en lemige bodems.

Heidecyclus

Onder invloed van plagen wordt de vegetatiesuccessie en de bodemontwikkeling periodiek weer teruggezet zodat een cyclus ontstaat tussen door struikheide gedomineerde paarse heide en heide met een hoger aandeel aan Pijpenstrootje en/of Bochtige smele. Met het plagen wordt ook een groot deel van de mycelia van strooiselafbrekende paddenstoelen afgevoerd. Er zijn echter enkele soorten die kenmerkend zijn voor deze pionierstadia zoals Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*; figuur 7.3).



Figuur 7.3: De Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*) verschijnt vaak enkele jaren na verwijdering van de strooisellaag. (Foto H. Huijser)

Wanneer er niet geplagd wordt, dan treedt na 25 tot 50 jaar vaak natuurlijke sterfte op van heideplanten zodat de heide structuurrijker wordt (rechts in figuur 7.2). Er ontstaat hierbij in vergelijking met plaggen een kleinschalig en natuurlijk mozaïek van verjongings- en aftakelingsfasen van struikheide. Een belangrijke rol is hierbij weggelegd voor de Paardenhaartaailing (*Gymnopus androsaceus*). Deze soort is vooral bekend als afbreker van dennennaalden en heidestrooisel. De soort kan echter ook optreden als zwakteparasiet op de stengels van heideplanten (Gimingham 1960). Over het algemeen leidt dit slechts tot kleinschalige sterfte van Struikheide zodat de Paardenhaartaailing bij kan dragen aan extra structuur variatie.

De structuurvariatie wordt op niet-geplagde bodem nog verder versterkt onder invloed van extensieve begrazing. Hierdoor ontstaat met name op lemige bodems na verloop van tijd een mozaïek van oude en jonge dwergstruiken, grassen en soorten van heischrale graslanden. De diversiteit van de mycoflora is waarschijnlijk het hoogst in een dergelijke structuurrijke heide waarin zowel jonge als oude successiestadia (links en rechts in figuur 7.2) aanwezig zijn. In sterk door grassen gedomineerde heide komen zeer weinig paddenstoelen voor indien de bodem droog is, terwijl op vochtiger bodems het aantal soorten iets hoger.

Leemgehalte

De ontwikkeling van het humusprofiel en de gevoeligheid voor uitdroging worden sterk bepaald door bodemkenmerken. Het bovenste deel van figuur 7.2 geeft de successie voor heide op leemarme bodems (< 8-12% leem), terwijl het onderste deel van de figuur de ontwikkeling weergeeft op zwak lemige tot lemige bodem. Op lemige bodems treedt podzolering veel langzamer dan op leemarme bodems (Spek 2004; Bijlsma et al. 2012). Op basis van onderzoek door Spek (2004) blijkt dat er in droge bodems met een leemgehalte lager dan circa 10% onder alle vegetatietypen podzolering optreedt ('primaire podzolering'). Boven een leemgehalte van 20-25% treedt er in droge bodems geen podzolering op, zelfs niet als er heide of dennenbos op groeit. De meerderheid van de Pleistocene zandgronden ligt in het traject tussen de twee kritische grenzen (leemgehalte 10-25%). Veel bodems in dit tussengebied zijn door toedoen van intensief landgebruik (ontginning bos, intensieve begrazing) gedegradeerd zodat ook hier podzolgronden ontstonden waarin basische kationen versneld uitspoelden ('secundaire podzolering'). Leemhoudende bodems hebben in vergelijking met leemarme bodems een hoog vochthoudend vermogen en een rijkere mycoflora. Voorbeelden van heide op leemrijke bodem met een rijke mycoflora zijn de Natura 2000 gebieden Havelte-Oost (vrij kalkrijke, rode keileem) en het Boetelerveld.

Kader 7.2: Mycorrhizavormers met levermossen en heideregeneratie

Voor de regeneratie van heide is het van belang dat sommige ericoïde mycorrhizaschimmels ook een symbiose kunnen aangaan met diverse levermossen (Duckett & Read 1995; Read et al. 2000; Pressel et al. 2008). Zo kunnen diverse bebladerde levermossen verbindingen aangaan met het Heidewortelschoteltje (*Rhizoscyphus ericae*). Vertegenwoordigers van de Sebaciniales (en soms ook Tulasnellales) worden aangetroffen bij het geslacht Vetmos (*Aneura*) en bij diverse bebladerde levermossen. Jonge heideplantjes zijn zeer gevoelig voor uitdroging en voor hun overleving op droge bodems is het cruciaal om snel een verbinding aan te gaan met ericoïde mycorrhizaschimmels. Bodems die bedekt zijn met een mat van levermossen met ericoïde mycorrhiza vormen mogelijk een gunstig kiembed voor

heideplantjes. Dergelijke matten komen vooral voor op beschutte noordhellingen en niet te zure bodems met een goede vochtvoorziening (lemige bodems of oudere heidebodems). Met het geïntensiveerde heidebeheer is de oppervlakte oude heidebodems met een rijke begroeiing van levermossen echter sterk verminderd.

Ontwikkeling humusprofiel

Bij een ongestoorde bodemontwikkeling neemt na verloop van tijd de dikte van de humuslaag (Hh-laag) toe (de horizontale pijl in figuur 7.2). Deze Hh-laag bestaat uit volledig gehumificeerd materiaal en is in het veld te herkennen als een zwarte, amorfe, schoensmeerachtige laag (zie figuur 7.4). Een dikke Hh-laag ontstaat vooral onder oude heide op ongestoorde, leemarme bodems met een humuspodzol en de dikke Hh-laag is goed bestand tegen extensieve begrazing en periodiek branden. Voor de mycoflora is van belang dat deze Hh-laag een hoge capaciteit heeft om vocht vast te houden en ze kan daardoor in droge periodes fungeren als een vochtbuffer (Ellenberg 1988; Spek 2004; Bijlsma et al. 2009a,b; Diemont et al. 2013). Oude, nooit geplagde of zeer lang geleden geplagde heide waarin zich gedurende tenminste 80-jaar een dikke humuslaag heeft gevormd zijn voor diverse paddenstoelensoorten mogelijk een waardevol biotoop, maar er is nog geen onderzoek gedaan naar de relatie tussen het voorkomen van paddenstoelen en kenmerken van het humusprofiel (zie hoofdstuk 20, kennislacune A3).



Figuur 7.4: Links: Humusprofiel op leemarm stuifzand onder Struikhei. De vorming van de F/H-laag gaat gepaard met beginnende humuspodzolvorming. Rechts: Humusprofiel onder oude bosbesheide met een duidelijk ontwikkelde Hh-laag van volledig gehumificeerd organisch materiaal (foto R. de Waal).

Oude boomheide als mycologisch waardevol biotoop

Voor ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen vormt de aanwezigheid van bomen een belangrijke bestaansvoorwaarde. Gradiëntrijke boomheiden met oudere Grove dennen en Eiken kunnen een iets rijkere mycoflora herbergen met veel kenmerkende soorten van voedselarme bossen zoals Dennenslijmkop (*Hygrophorus hypothejus*; figuur 7.5), Koeienboleet (*Suillus bovinus*), Bruine ringboleet (*S. luteus*), Fijnschubbige boleet (*S. variegatus*; figuur 16.1), Roze spijkerzwam (*Gomphidius roseus*), Naaldbosbraakrussula (*Russula emetica* ss.) en Roodbruine melkzwam (*Lactarius hysginus*). Vooral de randen van paden en oude wildwissels kunnen een rijke mycoflora herbergen. Over het algemeen worden de meeste soorten gevonden aan de noordzijde van iets oudere bosjes. Een mooi voorbeeld van een boomheide met Grove dennen en overgangen naar droge en natte heide is te vinden in het Natura 2000 gebied Brunsummerheide. Dankzij de relatief goed

gebufferde bodem komen hier soorten voor als Voorjaarskluifzwam (*Gyromitra esculenta*; figuur 16.5).



Figuur 7.5: Dennenslijmkop (*Hygrophorus hypothejus*) is te beschouwen als een kwaliteitsindicator voor boomheide. De soort komt meer voor bij Dennenopslag in heide dan in gesloten Dennenbossen (foto H. Huijser).

Betekenis van de mycoflora

Van de kenmerkende soorten van heide en stuifzand is 79% opgenomen op de Rode Lijst. Vermesting vormt een knelpunt voor veel kenmerkende paddenstoelsoorten. Daarnaast vormt de sterke achteruitgang van oude ongestoorde heidebodems onder invloed van frequent en diep plaggen een onderschat knelpunt. Enkele soorten tonen recent weer enig herstel zoals de Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*; figuur 7.3) die juist geprofiteerd heeft van de plagactiviteiten (Arnolds & Veerkamp 2008).

Tabel 7.1: Kwaliteitsindicatoren voor droge heide.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	FR	R Lijst	Nederlandse naam
Strooiselafbrekers				
<i>Galerina calyptrata</i>		VA	KW	Oranje mosklokje
<i>Gymnopus androsaceus</i>		ZA	TNB	Paardenhaartaailing
<i>Clavaria argillacea</i>	V	VA	KW	Heideknotszwam
<i>Entoloma fernandae</i>		VA	TNB	Heidesatijnzwam
<i>Entoloma inutile</i>		Z	BE	Donkere kegelsatijnzwam
<i>Entoloma vinaceum</i>		VZ	BE	Okervoetsatijnzwam
<i>Entoloma xanthocaulon</i>		VZ	KW	Geelsteelsatijnzwam
<i>Geoglossum arenarium</i>	V	ZZ	EB	Zandaardtong
<i>Mycena pelliculosa</i>		VA	KW	Heidekleefsteelmycena
Paddenstoelen op vezelrijke mest (zie § 12.2.2)				
<i>Conocybe brunneidisca</i>		VZ	TNB	Paardenvijgbreeksteeltje
<i>Conocybe pubescens</i>		VA	TNB	Donzig breeksteeltje
<i>Panaeolus semiovatus</i>		VA	TNB	Geringde vlekplaat
<i>Poronia punctata</i>		VZ	KW	Grote speldenprikzwam
Mycorrhizavormers (in boomheide)				
<i>Amanita fulva</i>		ZA	TNB	Roodbruine slanke amaniet
<i>Coltricia perennis</i>		VA	GE	Echte tolszwam
<i>Hygrophorus hypothejus</i>	V	VA	KW	Dennenslijmkop
<i>Lactarius hygginus</i>		Z	BE	Roodbruine melkzwam
<i>Russula emetica</i>		MA	TNB	Naaldbosbraakrussula
<i>Suillus bovinus</i>		A	TNB	Koeienboleet
<i>Suillus luteus</i>		A	GE	Bruine ringboleet
<i>Suillus variegatus</i>		MA	BE	Fijnschubbige boleet

Voorbeeldgebieden

Havelte-Oost, Nationaal Park Dwingelderveld, Heide bij Roozendaal, Veluwe, Borkeld, Drouwenerzand, Drents-Friese Wold, Leggelderveld.

Voorbeelden van boomheide met een rijke mycoflora zijn te vinden in het Boetelerveld, Brunssummerheide, heide bij Terlet en het Zwiggelerveld.

Knelpunten en maatregelen

De verschillende ontwikkelingsstadia in droge heide herbergen elk hun kenmerkende soorten. Een beheer gericht op het handhaven van variatie in ontwikkelingsstadia via begrazing of periodiek plaggen is in de regel ook gunstig voor de mycoflora. Vergroting van het aandeel van de volgende, voor paddenstoelen belangrijke elementen kan bijdragen aan een hogere mycologische rijkdom: (1) structuurrijke heide met een oud, ongestoord humusprofiel, (2) heide en grazige paadjes op lemige bodem, (3) overgangen naar oude strubbenbosjes en boomheide. Er zijn aanwijzingen dat deze elementen in het historische heidelandschap algemener waren (zie kader 7.3).

Kader 7.3: Een historische referentie voor 'groene heide'

Een deel van de knelpunten voor paddenstoelen hangt samen met veranderingen in landgebruik en beheer ten opzichte van het historische heidesysteem zoals dat tot de late Middeleeuwen voorkwam (Spek 2004; Siepel et al. 2009; Bijlsma et al. 2012; Diemont et al. 2013):

- Er werden vroeger vooral ondiep geplagd waarbij strooisel en houtige resten werden geoogst. Het intensieve steken van diepe plaggen is pas relatief recent ontstaan (vanaf de late Middeleeuwen);
- In de periode voor de opkomst van het intensief steken van diepe plaggen overheerste een structuurrijke 'groene heide' met een dikke humuslaag en met een mozaïek van grassen, kruiden en dwergstruiken. Deze 'groene heide' bevatte daardoor waarschijnlijk veel kenmerkende paddenstoelen van heischrale graslanden en droge bossen;
- Er waren minder scherpe grenzen tussen open en gesloten begroeiingen: Boomheide en strubbenbosjes met Eik, Berk en Grove den vormden tot in de Middeleeuwen een wezenlijk onderdeel van de heide;
- Voor de grootschalige ontginningen kwam een groter aandeel van de heide voor op lemige en mineraalrijke bodem.

Al deze factoren uit het historische heidesysteem (minder diep plaggen, een hoger aandeel 'groene heide', meer boomheide, meer gradiënten naar mineraalrijkere bodems) zijn waarschijnlijk gunstig voor de mycoflora.

Extensieve begrazing

Begrazing is bij uitstek geschikt om structuurrijke heide in stand te houden. In sterk vergraste heide valt begrazing vanuit mycologisch perspectief vaak te prefereren boven intensief plaggen. Op oudere heidebodems met een dominantie van Pijpenstrootje kan langdurige extensieve begrazing leiden tot bosbesheide (Bijlsma et al. 2009a). Op iets lemige bodems met een dominantie van Bochtige smele kan langdurige extensieve begrazing leiden tot structuurrijke 'groene heide'.

Maatwerk bij plaggen en chopperen

De mycoflora van droge heide is gebaat bij een mozaïekbeheer waarbij jonge en oude vegetaties naast elkaar voorkomen. Speciale aandacht voor de

zeldzaam geworden oude heidebodems is daarbij van belang. Het verwijderen van het organische deel van het bodemprofiel via plaggen of chopperen ('diep maaien') is gunstig voor een aantal pionierpaddenstoelen van open en nutriëntenarme bodem. Een kenmerkende soort voor plagplekken is de al genoemde Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*). Vooral op leemhoudende bodems hebben sommige paddenstoelen sterk geprofiteerd van de grote oppervlakten die recent geplagd of ontgrond zijn. Zo werd in een geplagd stukje grazige hei bij Taarlo de bedreigde Bruingestreepte wasplaat (*Hygrocybe radiata*) gevonden, een zeer zeldzaam geworden soort van kalkhoudend, lemig zand (Arnolds 2006).

Met het geïntensiveerde heidebeheer is de oppervlakte oude heide met een ongestoorde bodem sterk verminderd (Bijlsma et al. 2012). Dit heeft bijgedragen aan de achteruitgang van diverse strooiselafbrekende paddenstoelen. Een sprekend voorbeeld is de Kleine bloedsteelmycena (*Mycena sanguinolenta*) die als algemeenste nieuwkomer opgenomen staat op de Rode Lijst van 2008 (Arnolds & Veerkamp 2008). In gebieden waar nog restanten voorkomen van oudere heidebodems is het voor de diversiteit aan paddenstoelen wenselijk om terughoudend te zijn met plaggen. Dit is vooral van belang in heide op leemarme bodem. Diep plaggen heeft waarschijnlijk ook een meer indirect effect op de mycoflora via veranderingen in het bodemmilieu. Zo zorgt het verwijderen van de H-laag op leemarme bodems voor een sterke vermindering van het vochtleverend vermogen van de bodem. Plaggen tot op de minerale laag heeft op deze bodems daardoor over het algemeen waarschijnlijk geen gunstig effect op de mycoflora. Opvallend genoeg neemt na plaggen ook het bufferend vermogen tegen de negatieve effecten van stikstof af. Uit onderzoek met stikstofberekening in Wales en Scandinavië blijkt dat de gevoeligheid van heide en haar schimmelpartners voor een hoge stikstofdepositie afneemt in oude heidebodems met een dikke Hh-laag (Tybirk et al. 2000; Nielsen et al. 2000; Berg & McClaugherty 2008).

Vanuit mycologisch perspectief kunnen de volgende vuistregels gehanteerd worden:

- In oude heidebodems terughoudend zijn met diep plaggen;
- Op minder oude bodems is het effect van (ondiep) plaggen op de mycoflora waarschijnlijk het gunstigst in heiden op niet al te droge en iets lemige bodems;

Toevoegen van basische stoffen

Door het rooien van bomen, plaggen en intensieve beweiding zijn eeuwenlang mineralen afgevoerd zodat de meeste heidebodems mineralogisch sterk verarmd zijn (Spek 2004). De mineralogische verarming is verder versterkt door de effecten van vermessing en verzuring. Op veel plaatsen in het droge zandlandschap is de bodem waarschijnlijk zo sterk verzuurd dat de mycoflora van de mineralogische iets rijkere bodems alleen kunstmatig te herstellen is via het toedienen van basische stoffen. Het effect hiervan op de mycoflora van heide is onbekend. In plaats van het toevoegen van basische stoffen kan de beschikbaarheid van zwakgebufferde plekjes ook verbeterd worden door het blootleggen van lemige lagen (indien aanwezig) en door kleinschalige bodemdynamiek (grondverzet, onderhoud schelpenpadjes).

Oude boomheide gunstig voor mycoflora

Oude boomheide en strubbenbosjes kunnen voor paddenstoelen een belangrijk biotoop vormen. De perspectieven voor het ontstaan van een open boomheide zijn vermoedelijk het gunstigst op oude bodems met een dikke amorfe en compacte humuslaag waarin verjonging van bomen moeilijk

verloopt. Het handhaven van boomheide in geplagde heide is daarentegen is dweilen met de kraan open vanwege de snelle kolonisatie van Grove den.

Ectomycorrhiza-vormende schimmels kunnen fosfaat en basische kationen opnemen van grotere diepten dan ericoïde mycorrhiza en de opgenomen nutriënten ook over grotere afstanden transporteren. De (micro)nutriënten komen via het strooisel van hun boompartner daardoor mogelijk weer iets beter beschikbaar in het ecosysteem in vergelijking met een boomloze heide. Deze hypothese wordt ondersteund door waarnemingen dat onder berken op heide de scherpe overgangen tussen podzol horizonten in de bovengrond verdwijnen en er een veel milder humustype ontstond. Dit effect lijkt vooral op te treden bij eik en berk (De Waal n.p.). Boomheide kan hierdoor mogelijk bijdragen aan het functioneel herstel van het heidelandschap (hypothese). Nader onderzoek naar het effect van diverse beheermaatregelen in bos-heide gradiënten op de mycoflora is belangrijk om het de hypothesen verder te onderbouwen (hoofdstuk 20, kennislacune A2-A3).

Branden

Het verjongen van heide via branden is voor de mycoflora over het algemeen gunstig. Na heibrand stijgt de pH en basenverzadiging. In tegenstelling tot plaggen leidt branden echter niet tot grote verliezen aan P en basische kationen (Ellenberg 1988). Vaak is de beschikbaarheid van P en van basische kationen na branden zelfs hoger. Bovendien heeft branden, in tegenstelling tot plaggen, een gering effect op een eventueel aanwezige Hh laag. Naast het effect op de verjonging van heide, creëert heidebrand een milieu met een zeer specifieke mycoflora. Hier wordt uitgebreider op ingegaan in § 19.11.

7.1.2 Jeneverbesstruweel

Karakteristiek

Jeneverbesstruwelen vormen een karakteristiek onderdeel van droge zandlandschappen. Dit onderdeel van het beheertype komt overeen met gelijknamige Natura 2000 habitatype (H5130). Jeneverbesstruwelen hebben een heel andere vegetatiestructuur dan bossen. Doorgaans worden bossen gekenmerkt door een min of meer gesloten boomlaag en een uniform, gematigd microklimaat. Jeneverbesstruwelen daarentegen bestaan uit een mozaïek van sterk beschaduwde plaatsen in de struiken en open met heide, kruiden en mossen begroeide plaatsen daar tussenin en open, sterk door de zon beschenen plaatsen aan de randen met een weinig begroeide, minerale bodem. Ook de zuidzijde en de noordzijde van een struweel verschillen sterk in microklimaat en paddenstoelenflora (Barkman et al. 1977; de Vries & Arnolds 1994).

Mycoflora

Mede dankzij de grote variatie in micromilieus herbergen Jeneverbesstruwelen een hoge diversiteit aan paddenstoelen en vooral jonge successiestadia zijn vaak rijk aan bijzondere soorten. De mycoflora van jeneverbesstruwelen is in Nederland uitgebreid onderzocht vanuit het voormalig Biologisch Station Wijster (Barkman 1964, 1976; de Vries 1976; de Vries & Arnolds 1994; de Vries 2001). In totaal zijn hierbij meer dan 500 soorten aangetroffen. Door de rijkdom aan micromilieus is het aantal paddenstoelen dat in jeneverbesstruwelen kan groeien erg hoog. Vooral uit het geslacht Satijnzwam (*Entoloma*) komen opvallend vaak zeldzame soorten voor in Jeneverbesstruwelen (de Vries & Arnolds 1994).

De meeste paddenstoelen zijn niet gebonden aan jeneverbesstruwelen, maar komen ook geregeld voor in droge naald- of loofbossen, heiden, hoogvenen, heischrale graslanden of op brandplekken. Toch zijn er circa 35 soorten die hun zwaartepunt hebben in jeneverbesstruwelen (Barkman 1976) waaronder Jeneverbeskorstzwam (*Amylostereum laevigatum*), Grijsbruine zalmplaat (*Clitopilus caelatus*) en Naaldboskoraalzwam (*Ramaria eumorpha*) (zie tabel 7.2). In 1986 beschreven Barkman & Noordeloos de Jeneverbessatijnzwam (*Entoloma juniperinum*), een nieuwe soort voor de wetenschap die voorkomt onder jeneverbes op kalkrijke bodem. Een soort die in ons land gebonden is aan het hout van jeneverbes, is de Koraalspoorstekelzwam (*Kavinia alboviridis*). Deze soort is geselecteerd als 'typische soort' voor het Natura 2000 habitatype. De Koraalspoorstekelzwam maakt dus deel uit van de kwaliteit die volgens de aanwijzingsbesluiten moet worden beschermd. Veel houtafbrekende paddenstoelen op Jeneverbes komen ook voor op andere naaldbomen en de soortensamenstelling vertoont een relatief grote gelijkheid met die van *Taxus* (de Vries & Kuyper 1990). Een overeenkomst tussen beiden inheemse naaldhoutsoorten is de relatieve hoge pH van het hout in vergelijking met dennen.



Figuur 7.6: De Koraalspoorstekelzwam (Kavinia alboviridis) is geselecteerd als 'typische soort' voor het Natura 2000 habitatype Jeneverbesstruweel. De soort groeit vaak op de stamvoet van oudere Jeneverbessen (foto E. Arnolds).

Een ander belangrijk verschil tussen Jeneverbesstruwelen en bossen is het feit dat Jeneverbes arbusculaire mycorrhiza vormt. Het voorkomen van ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen is daardoor beperkt tot opslag van de boomsoorten die ectomycorrhiza vormen (den, eik, berk).

In 'De Vegetatie van Nederland' worden de jeneverbesstruwelen van ons land, mede op basis van de mycologische gegevens van Barkman, in twee associaties ondergebracht, te weten het Gaffeltandmos-Jeneverbesstruweel (*Dicrano-Juniperetum*) op schrale zandgronden en de Associatie van Hondstroos en Jeneverbes (*Roso-Juniperetum*) met een graziger ondergroei op basenrijke zandgronden. Dit tweede type is in Nederland veel zeldzamer en de mycoflora wordt gekenmerkt door het voorkomen van paddenstoelen van heischrale graslanden op kalkhoudende bodem. Voorbeelden met een rijke mycoflora zijn Stekkenkamp (ten zuidoosten van Ommen) en De Borkeld. Vooral dit laatste gebied is rijk aan bijzondere graslandpaddenstoelen als Groensteelsatijnzwam (*Entoloma incanum*), Blauwe molenaarssatijnzwam

(*Entoloma bloxamii*; figuur 11.5), Donkere wasplaat (*Camarophyllopsis phaeophylla*) en Wijnrood porfierzwammetje (*Pseudobaeospora pyrifer*). Vooral de drie laatstgenoemde soorten zijn in Nederland zeer zeldzaam en internationaal bedreigd. Dankzij de rijke mycoflora van dit gebied kon Jan Barkman er voor zorgen dat bij de aanleg de A1 van Apeldoorn naar Enschede dit gebied met een ruime bocht werd ontzien ('De bocht van Barkman').

Een aantal proefvlakken van Barkman uit de jaren '60 zijn door de Vries & Arnolds (1994) opnieuw onderzocht. Uit hun analyse blijkt dat er een verschuiving in de soortensamenstelling heeft plaatsgevonden waarbij soorten van voedselrijkere milieus en van latere successiestadia toegenomen zijn. Soorten van zeer voedselarme en/of minder zure standplaatsen, zoals diverse Wasplaten (*Hygrocybe spec.*), Knotszwammen (*Clavulinopsis spec.*), Koraalzwammen (*Ramariopsis spec.*) en de Grijze vorkplaat (*Cantharellula umbonata*) zijn afgenomen. Dit zijn vooral soorten uit open Jeneverbesstruweel (Hommel et al. 1999).

Tabel 7.2: Kenmerkende paddenstoelen van Jeneverbesstruweel (ca. 35 soorten, selectie). Toelichting kolom "N2000 soort": X= aangewezen als typische soort; V= voorstel.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	FR	R Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers				
<i>Amaurodon atrocyaneus</i>		ZZ	OG	Blauwgroen rouwvliesje
<i>Pseudotomentella tristis</i>		ZZ	OG	Bruin rouwvliesje
Strooiselafbrekers				
<i>Clitopilus caelatus</i>		VZ	BE	Grijsbruine zalmplaat
<i>Clitopilus parilis</i>	V	ZZ	BE	Kleine zalmplaat
<i>Galerina rugisperma</i>		UZ	NB	Zaksporig mosklokje
<i>Geastrum floriforme</i>		Z	GE	Bloemaardster
<i>Lyophyllum ambustum</i>		MA	BE	Knobbelsporig pekzwammetje
<i>Mycena pelliculosa</i>		VA	KW	Heidekleefsteelmycena
<i>Omphaliaster asterosporus</i>		MA	BE	Stersporige trechterzwam
<i>Ramaria eumorpha</i>	V	VZ	BE	Naaldboskoraalzwam
Houtafbrekers				
<i>Amylostereum laevigatum</i>		Z	BE	Jeneverbeskorstzwam
<i>Athelopsis recondita</i>		Z	OG	Geelbruin schorskorstje
<i>Basiodendron cinereum</i>		VZ	OG	Grootsporig harshaarveegje
<i>Botryobasidium laeve</i>		VZ	OG	Kleinporig trosvlies
<i>Hyphoderma cryptocallimon</i>		ZZ	OG	Verborgen harskorstje
<i>Kavinia alboviridis</i>	X	ZZ	BE	Koraalspoorstekelzwam
<i>Peniophorella tsugae</i>		VZ	OG	Breedsporig harskorstje
<i>Postia balsamea</i>		ZZ	BE	Jeneverbeskaaszwam
<i>Radulomyces hiemalis</i>		Z	OG	Mammoetboomkorst
<i>Tubulicrinis sororius</i>	V	Z	OG	Jeneverbesoploskorstje

Voorbeeldgebieden

De Borkeld, Drouwenerzand, Dwingelderveld, Haaksbergerveen, Mantingerzand, Terhorsterzand, Doornspijkse heide, Stekkenkamp.

Knelpunten en maatregelen

Een knelpunt voor het voortbestaan van jeneverbesstruwelen en de bijbehorende paddenstoelenflora wordt gevormd door de vergrijzing van de struwelen en de daarmee samenhangende afname van jonge iets basenrijkere successiestadie. De laatste tien jaar treedt er in Nederland op diverse plekken plotseling weer spontane verjonging op. Waarschijnlijk speelt hierbij niet alleen de betere luchtkwaliteit een rol maar ook de sterke afname van de konijnendichtheid (Hommel et al. 2007b; Drees 2011; Lucassen et al. 2011). Uit OBN-onderzoek blijkt echter dat de huidige verjonging onvoldoende is om

de verouderde jeneverbesstruwelen te vervangen en de karakteristieke ondergroei (inclusief mossen en paddenstoelen) te behouden. Er wordt daarom gepleit voor kleinschalige experimenten met een steviger beheer: rigoreus dunnen en begrazen in nog aaneengesloten maar weinig vitale struwelen. Als uiterste redmiddel kan in gebieden waar de laatste exemplaren dreigen te verdwijnen eventueel gekozen worden voor aanplanten van jeneverbestekken (Hommel et al. 2013). Wanneer door diep plaggen of spitten bodemmateriaal uit de ondergrond aan het maaiveld komt te liggen, dan blijken er bij een eerste verkenning in Nederland en Noordwest Duitsland meer kiemplanten te verschijnen. In potentie kunnen deze experimentele maatregelen voor paddenstoelen gunstig uitpakken, maar hier is nog geen ervaring mee opgedaan.

Voor Jeneverbesstruwelen is brand ongunstig. Niet alleen is de Jeneverbes zelf slecht bestand tegen brand, maar de mycoflora van het dode hout verliest ook haar specifieke karakter. Normaal groeien er geen houtafbrekers van loofbomen op Jeneverbes, maar na een brand wel (de Vries 2008).

7.2 Zandverstuiving (N07.02)

Karakteristiek

Binnenlandse zandverstuivingen worden gekenmerkt door een dynamisch mozaïek van onbegroeid zand en pionierbegroeiingen met een groot aandeel aan mossen, korstmossen en Buntgras (*Corynephorus canescens*) en Heidespurrie (*Spergularia morisonii*). Na pionierstadia met algen en buntgras ontstaat meestal een stadium met overwegend Ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*) gevolgd door korstmosrijke stadia. Bij verdergaande successie ontstaan vegetaties met Fijn schapengras (*Festuca filiformis*) en Zandstruisgras (*Agrostis vinealis*) of stuifzandheiden en bossen met Grove den. In diverse stuifzanden is een sterke onderlinge verwevenheid te zien van een mozaïek van droge heide en stuifzandvegetatie. Grassen kunnen op den duur met name op de overgang naar omringende heiden en bossen gaan domineren. In vergelijking met kustduinen is de bodem van binnenlandse stuifzanden arm aan kationen zoals Na^+ , K^+ , Ca^{2+} en Mg^{2+} (Nijssen et al. 2011; Sparrius 2011).

Binnen dit beheertype komen vier Natura 2000 habitattypen voor waarvan één (het Korstmossen-Dennenbos) voor Nederland niet formeel is aangemeld voor de habitatrichtlijn door het marginale voorkomen. Vanwege de hoge mycologische waarde wordt dit habitatype hier toch opgenomen in de lijst. De habitattypen verschillen vooral in de mate van ontwikkeling van het humusprofiel en voor de bespreking van de voor paddenstoelen belangrijke biotopen sluiten we aan bij deze Natura 2000 habitattypen waarbij we twee habitattypen samen zullen nemen:

- Zandverstuivingen: Open grasland met Buntgras en Struisgras (H2330)
- Stuifzandheiden met Struikhei (H2310) en Kraaiheibegroeiingen (H2320)
- Pionierstadia van het Korstmossen-Dennenbos (H91T0; voor Nederland niet aangemeld)

7.2.1 Open grasland met Buntgras en Struisgras

Het habitatype 'Open grasland met Buntgras en Struisgras' (H2330) omvat begroeiingen die behoren tot het Buntgras verbond (*Corynephorion canescentis*).

Mycoflora

Door het droge microklimaat, de spaarzame vegetatie en het vrijwel ontbreken van een strooisel- en humuslaag, is dit habitatype zeer arm aan paddenstoelen met een zeer gering aantal kenmerkende soorten. Bij mycosociologisch onderzoek in Drenthe werden per duizend vierkante meter slechts vijf tot tien soorten aangetroffen (Arnolds 1981). Ook in vergelijking met open duinen zijn de graslanden in zandverstuivingen relatief arm aan paddenstoelen. Ze herbergen slechts enkele specialistische strooiselafbrekers die goed bestand zijn tegen de zeer droge en voedselarme omstandigheden zoals Zandkaalkopje (*Deconica montana*), Heidesatijnzwam (*Entoloma fernandae*) en diverse aan Haarmossen gebonden Zakjeszwammen zoals Groot oranje mosschijfje (*Octospora humosa*) en Oranje mosbekertje (*Neottiella rutilans*).

7.2.2 Stuifzandheiden met Struikhei en met Kraaihei

In de iets beschuttere delen van stuifzandgebieden komen de habitatypen 'Stuifzandheiden met Struikhei' (H2310) en 'Binnenlandse Kraaiheibegroeiingen' (H2320) voor.

Mycoflora

De paddenstoelenflora van deze habitatypen komt sterk overeen met het habitatype 'Droge heiden' (H4030, zie § 7.1) en voor details over de mycoflora wordt daarom naar de vorige paragraaf verwezen. De mycoflora van deze twee typen stuifzandhei is in vergelijking met 'Droge heiden' soortenarmer doordat paddenstoelensoorten met een hogere vochtbehoefte ontbreken. Pas als de stuifzandheiden ouder worden (>ca. 50 jaar) en zich een duidelijke humuslaag ontwikkeld heeft, krijgen vochtminnende soorten een iets groter aandeel. Een soort die haar optimum heeft in overgangen tussen actief stuifzand en Binnenlandse Kraaiheibegroeiingen en in overgangen tussen Open duinen en Duinheide met Kraaihei, is de Zandaardtong (*Geoglossum arenarium*). In binnenlandse stuifzanden is deze soort vrijwel verdwenen. Deze soort lijkt een binding te hebben met de wortels van heideplanten. In Noordwest Europa komt ze vooral voor bij Kraaihei (Læssøe & Elborne 1984). Ze groeit hier regelmatig samen met de Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*), die een vergelijkbare ecologie heeft, maar iets minder kieskeurig is (zie foto bij § 8.4).

7.2.3 Pionierstadia van het Korstmossen-Dennenbos

Verreweg de grootse waarde van stuifzanden voor paddenstoelen ligt niet in het stuifzand zelf maar in de spontaan ontstane bosjes van Grove den met een schrale en vaak korstmosrijke ondergroei (figuur 6.7). In mindere mate kunnen soms ook Eiken aanwezig zijn. Het gaat hierbij niet zozeer om dennenbossen die aangeplant zijn om de voormalige stuifzanden vast te leggen, maar vooral om spontaan gekiemde bosjes op noordhellingen van stuifduinen en in uitgestoven laagten in actief stuifzand met vrijwel geen strooisellaag.



Figuur 7.7: Goed ontwikkeld Korstmossen-Dennenbos in Zuid-Zweden met een zeer rijke mycoflora (Böda; foto W. Ozinga)

Mycoflora

Korstmossen-Dennenbos kwam in de eerste helft van de twintigste eeuw op ruimere schaal voor, ook buiten stuifzandgebieden, en was zeer rijk aan bijzondere mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Door natuurlijke successie in combinatie met een te hoge stikstofdepositie is Korstmossen-Dennenbos met de kenmerkende mycoflora vrijwel uit Nederland verdwenen en nu nog slechts fragmentair aanwezig in enkele actieve stuifzandgebieden en langs de kust. Deze gebieden vervullen hierdoor een functie als refugium voor de kenmerkende mycoflora. In het resterende Korstmossen-Dennenbos in de stuifzanden is de mycologische waarde geconcentreerd in de jongere bosjes (5-15 jaar oud) en in bosranden terwijl in oudere bossen de bijzondere soorten grotendeels of helemaal verdwenen zijn (Termorshuizen 1991; Ozinga & Baar 1997).

Bosjes met hoge mycologische potenties zijn te herkennen aan een zeer open vegetatie met een hoge bedekking van korstmossen, met name rendiermossen (*Cladonia*, *Cladina*) (Ozinga & Baar 1997; Bijlsma 2009; Sparrius 2011). In goed ontwikkelde vorm vertonen deze pionierbossen enige gelijkenis met het Korstmossen-Dennenbos zoals dat in Centraal en Noord Europa voorkomt. In Centraal Europa staat dit habitatype opgenomen op de Habitatrichtlijn onder de naam 'Central European lichen pine forests' (H91T0). Doordat dit type slechts marginaal voorkomt is dit habitatype in Nederland niet aangemeld voor de habitatrichtlijn. Vergelijkbare bossen in kustduinen staan opgenomen op de habitatrichtlijn onder het habitatype 'Duinbossen' (H2180).

De mycologische rijkdom van het Korstmossen-Dennenbos uit zich vooral in het grote aantal bedreigde mycorrhiza-vormende paddenstoelen (zie tabel 7.3) waaronder opvallend veel Ridderzwammen (*Tricholoma*). Een deel van de kenmerkende soorten vormt niet uitsluitend mycorrhiza met naaldbomen, maar kan voorkomen bij zowel dennen als loofbomen (zoals Glanzende ridderzwam, *Tricholoma portentosum*) of is beperkt tot loofbomen (zoals Indigoboleet, *Gyroporus cyanescens*; zie figuur 15.7). Door het praktische ontbreken van een strooisellaag is de rijkdom aan strooiselafbrekende soorten zeer beperkt met slechts enkele Rode Lijst soorten. Voor de Steenrode

satijnzwam (*Entoloma testaceum*) is het Hulshorsterzand de enige groeiplaats in Nederland.



Figuur 7.8: Vier kwaliteitsindicatoren voor het Korstmossen-Dennenbos: Geschubde stekelzwam (*Sarcodon squamosus*), Slijmige gordijnzwam (*Cortinarius mucosus*), Halsdoekridderzwam (*Tricholoma focale*) en Gele ridderzwam (*Tricholoma equestre*) (foto's W. Ozinga / D. Terwisscha).

Tabel 7.3: Kenmerkende soorten van korstmossrijke pionierbossen in stuifzand. Enkele niet al te zeldzame en goed herkenbare kwaliteitsindicatoren zijn gemarkeerd met een *.

Wetenschappelijke naam	Fr	R. Lijst	Nederlandse naam
<i>Bankera fuligineoalba</i>	VN	VN	Blozende stekelzwam
<i>Boletus pinophilus</i>	UZ	VN	Denneneekhoortjesbrood
<i>Cortinarius mucosus</i>	ZZ	EB	Slijmige gordijnzwam
<i>Gyroporus cyanescens</i> *	MA	BE	Indigoboleet
<i>Hebeloma cylindrosporum</i>	Z	KW	Smalsporige vaalhoed
<i>Hydnellum caeruleum</i>	VN	VN	Blauwgestreepte stekelzwam
<i>Hydnellum ferrugineum</i>	VN	OG	Roodbruine stekelzwam
<i>Hydnellum peckii</i>	VN	VN	Bloeddruppelstekelzwam
<i>Inocybe sambucina</i>	Z	EB	Witte heidevezelkop
<i>Phellodon tomentosus</i>	VN	VN	Dennenstekelzwam
<i>Rhizopogon luteolus</i> *	VA	TNB	Okerkleurige vezeltruffel
<i>Russula adusta</i>	VZ	BE	Rookrussula
<i>Sarcodon squamosus</i>	ZZ	EB	Geschubde stekelzwam
<i>Suillus variegatus</i> *	MA	BE	Fijnschubbige boleet
<i>Tricholoma albobrunneum</i> *	MA	KW	Witbruine ridderzwam
<i>Tricholoma equestre</i> *	MA	BE	Gele ridderzwam
<i>Tricholoma focale</i>	ZZ	EB	Halsdoekridderzwam
<i>Tricholoma portentosum</i> *	MA	BE	Glanzende ridderzwam

Voorbeeldgebieden

Het Hulshorsterzand is het mycologisch rijkste stuifzandgebied in Nederland (Veerkamp & Gutter 2006; Termorshuizen & Veerkamp 2010). Andere stuifzandgebieden met een rijke mycoflora zijn: Havelte-Oost (Havelterzand), Loonse en Drunense Duinen, Mosselse zand en Drouwenerzand. Ook kleine stuifzanden kunnen soms nog een vrij rijke mycoflora herbergen zoals Boswachterij Dorst.

Knelpunten en maatregelen

Cyclisch beheer pionierbossen

Het Korstmossen-Dennenbos is in Nederland slechts een fragmentair voorkomend en tijdelijk successiestadium op vers open zand. De belangrijkste randvoorwaarde voor dit bostype en de bijbehorende mycoflora is voldoende winddynamiek op landschapsschaal. Om deze dynamiek te waarborgen zal kap van bosjes plaatselijk noodzakelijk zijn. Door hierbij rekening te houden met de ligging van mycologische rijke bosjes is het in principe mogelijk om de rijke paddenstoelenflora op gebiedsniveau te behouden. Voorbeelden hiervan zijn het Hulshorsterzand en het Planken Wambuis waar in overleg met de beheerder enkele jonge dennenbosjes voor een deel gespaard werden bij het kappen van bos. Na circa 40 jaar zijn de meeste bijzondere dennenbegeleiders op perceelniveau verdwenen. Het is dan de kunst ervoor te zorgen dat er op landschapniveau weer nieuwe paddenstoelenrijke pionierbossen ontstaan. Dit kan door de bossen na 40 jaar te kappen en de standplaats weer aan het stuifzandgebied toe te voegen. Op deze wijze ontstaat een stuifzandgebied met een patroon van jonge dennenbosjes in verschillende stadia van ontwikkeling langs de randen met een langzaam wisselend patroon. Een dergelijk cyclisch beheer is alleen mogelijk in grote zandverstuivingen (experimentele maatregel). De successie kan waarschijnlijk iets vertraagd worden via periodieke begrazing met schaapskuddes (zie ook Nijssen et al. 2011; Sparrius 2011).

Reductie van stikstofdepositie

De mycoflora van het Korstmossen-Dennenbos herbergt veel soorten die zeer gevoelig zijn voor een hoge stikstofdepositie (zie § 3.1.1). Een belangrijke randvoorwaarde voor het herstel van de mycoflora van pionierbossen is daarom een reductie van de stikstofdepositie. Ook voor de effectiviteit van het beheer is dit van groot belang. De hoge stikstofdepositie heeft een negatief effect op de overleving van korstmossen, terwijl de groei van algen en sommige mossen wordt begunstigd (Sparrius 2011). De stikstofdepositie versnelt hiermee de successie.

8 Duinen (N08)

Samenvatting

In dit hoofdstuk worden drie beheertypen van het duingebied besproken: Open duin, Vochtige duinvallei en Duinheide. In het beheertype 'Open duin' komen de Natura 2000 habitattypen Witte duinen, Duindoornstruweel, en de open delen van het habitatype Grijze duinen aan bod. Heischrale duingraslanden worden elders besproken (§ 11.1.2).

In de Witte duinen, de door Helm gedomineerde stuifzone die aan het strand grenst, komt een 15-tal soorten paddenstoelen voor die geheel tot dit milieu beperkt zijn. Deze soorten leven op ondergestoven organische resten, meestal van Helm, soms ook van andere planten of in mest. Om deze soorten te behouden is de aanwezigheid van actief stuivend duin met Helm noodzakelijk. Het stimuleren van verstuiving is gunstig voor de betrokken paddenstoelen. Maatregelen die verstuiving tegengaan zoals Helm aanplanten, takkenbossen plaatsen e.d. zijn ongunstig.

In de open delen van de kalkrijke grijze duinen is de Duinsterretjes-associatie met 33 kenmerkende soorten paddenstoelen mycologisch van grote betekenis. In deze vegetatie leven relatief veel soorten met aanpassingen aan droogte, zoals Stufzwammen en Aardsterren. Onder invloed van stikstofdepositie en afwezigheid van konijnen kunnen hoge grassen en struikopslag sterk toenemen, met afname van de karakteristieke paddenstoelen als gevolg. Een beheer dat zorgt voor het behoud van een hoog aandeel mosrijke, open vegetatie is voor de paddenstoelen optimaal. De open delen van de kalkarme grijze duinen (Duinbuntgrasassociatie) zijn veel armer aan paddenstoelen. Enkele soorten die er voorkomen zijn gemeenschappelijk met heiden. Door Grijs kronkelsteeltje gedomineerde vegetatie is arm aan paddenstoelen. De grote oppervlakten duingebied met de Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge zijn tamelijk arm aan paddenstoelen; hier leven enige algemeen in grasland voorkomende paddenstoelen. Een belangrijke beheermaatregel kan hier zijn begrazing, om een ontwikkeling naar kortgraziger duingrasland in te zetten en opslag van struiken tegen te gaan. Zuiver duindoornstruweel is relatief arm aan paddenstoelen, maar gemengd met open graslandplekken en andere struweeltypen ontstaan gunstige omstandigheden voor Aardsterren. In gesloten duindoornstruweel zijn beheermaatregelen als regel niet nodig. Een sterke opslag van duindoorn in kruipwilgvegetatie in duinvalleien kan ongewenst zijn en dan kunnen de Duindoorns eventueel verwijderd worden.

De mycoflora van het beheertype 'Duinheide' is betrekkelijk soortenarm en vertoont veel overeenkomsten met die van binnenlandse 'Droge heide'. De mycologische waarde van het beheertype 'Vochtige duinvallei' concentreert zich vooral in Kruipwilgstruweel. Dit komt doordat Kruipwilg ectomycorrhiza kan vormen met een groot aantal paddenstoelensorten. Slechts een klein deel van deze soorten heeft een brede waardkeus en komt ook voor bij andere loof- en naaldbomen. De mycoflora wijkt hierdoor sterk af van die van bossen. Voor paddenstoelen in de duinen kan Kruipwilg daarom beschouwd

worden als een sleutelsoort. De hoogste rijkdom aan bedreigde paddenstoelen is te vinden in jonge successiestadia op ontzilte, maar nog niet sterk ontkalkte duinbodems met een invloed van basenrijk grondwater. Het grootste knelpunt voor de mycoflora wordt gevormd door de versnelde successie van vochtige duinvalleien onder invloed van een gebrek aan dynamiek op landschapsschaal, wateronttrekking, de te hoge stikstofdepositie, en de decimering van de konijnenstand. De beste perspectieven voor een duurzaam behoud zijn aanwezig in gebieden met een aangroeiende kust waar op landschapsschaal ruimte is voor voldoende dynamiek van wind en water zodat de successie vertraagd wordt en er periodiek nieuwe pioniermilieus ontstaan. In Nederland is dit momenteel eigenlijk alleen het geval op de eilandkoppen van enkele Waddeneilanden. In minder dynamische gebieden is actief beheer nodig voor het behoud of herstel van vochtige duinvalleien met een rijke mycoflora.

8.2 Open duin (N08.02)

Onder de noemer 'Open duin' wordt een aantal in duinen gelegen vegetatietypen gerekend die weliswaar alle in het kustduinengebied liggen, maar onderling sterk verschillen. De verschillen in vegetatie hangen samen met milieuverschillen zoals de positie ten opzichte van de zee, de kalkrijkdom van de bodem, de ontwikkelingsduur en het beheer. Dit leidt tot een grote verscheidenheid in vegetatie en daarmee in mycoflora. In dit hoofdstuk komen de volgende vegetatie-eenheden aan de orde, met de onderstaande onderverdeling.

- Witte duinen (dynamische duinen; H2120)
- Grijs duinen (open graslanden op duinzand; H2130)
- Duindoornstruweel (H2160)

8.2.1 Witte duinen

Karakteristiek

De witte duinen omvat de dynamische duinzone die aan het strand grenst: de zeereepduinen. Vegetatiekundig behoort deze strook tot de Biestarwegras-associatie (*Agropyro-Honkenyion peploidis*) en de Helm-associatie (*Elymo-Ammophiletum*). De corresponderende Natura 2000 habitattypen zijn H2110 - Embryonale duinen (de Biestarwegras-associatie) en H2120 - Witte duinen: Wandelende duinen op de strandwal met Helm (*Ammophila arenaria*). In deze zone is het stuivend zand onder invloed van de sterke wind de bepalende milieuvariabele. De vegetatiesuccessie op stuivend zand start met Biestarwegras (*Elytrigia juncea boreoatlantica*). Dit gras kan overleven zonder continue beschikbaarheid van zoet water en is effectief in het invangen van zand. Het jonge duin wordt hierdoor hoger en er kan zich een zekere zoetwatervoorraad ontwikkelen. Hiermee is de belangrijkste groeiconditie voor Helm geschapen. Helm is op de hogere stuivende duinen de enige soort die dominantie bereikt. Om in optimale conditie te blijven, is Helm zelfs afhankelijk van de voortdurende aanvoer van vers zand. Op oudere standplaatsen gaat de plant kwijnen en niet meer bloeien als gevolg van de toename van pathogene schimmels en nematoden die in het wortelmilieu van Helm leven en op deze plant parasiteren (de Rooij-van der Goes et al. 1995; Brinkman et al. 2005). In aangroeiende duinkusten neemt dit vegetatietype een behoorlijk oppervlak in, maar langs de Hollandse duinkust is de stuifzone

dikwijls slechts enkele tot een tiental meters breed. Bij een afslagkust is zo'n zone zo goed als afwezig. In de Helm-associatie is Helm de belangrijkste leverancier van organisch materiaal in de bodem, afkomstig van dode bladscheden, bladen, wortelstokken en wortels.

Mycoflora

Biodiversiteit

In de embryonale duinen komen amper paddenstoelen voor vanwege de hoge zoutconcentratie in de bodem. Enkele soorten kunnen groeien op wrakhout terwijl Biestarwegras geparasiteerd wordt door Moederkoren (*Claviceps purpurea*; figuur 8.1).



Figuur 8.1: Links: Moederkoren (*Claviceps purpurea*) op biestarwegras; rechts Duinfranjehoed (*Psathyrella ammophila*) (foto's P.J. Keizer).

De stuivende witte duinen in de zeereep met Helm behoren wel tot één der merkwaardigste paddenstoelenbiotopen. Deze wereld van striemend zand en een stevige salt-spray herbergt een 15-tal soorten paddenstoelen, die zo goed als alleen in dit milieu voorkomen, plus nog een flinke handvol soorten die dit habitat zo nu en dan als uitstapje kiezen. Enkele ervan hebben ook nog eens heel tere vruchtlichamen zoals Helminktzwam (*Coprinopsis ammophilae*). Vijf soorten kleine Ascomyceten groeien direct en uitsluitend op helm (Arnolds & van den Berg 2013). De rest van de paddenstoelen groeit op de grond of direct aan stengels en dode bladschedes van Helm, soms op mest. De algemeenste soort in de stuifduinen is de Duinfranjehoed (*Psathyrella ammophila*; figuur 8.1). Deze soort geeft goed aan waar het geschikte milieu voor andere zeereep-paddenstoelen aanwezig is. Twee andere vrij algemeen voorkomende soorten zijn de Duinveldridder (*Melanoleuca cinereifolia*) en de Duinstinkzwam (*Phallus hadriani*; figuur 8.2). De enige algemeen op dode bladschedes van Helm groeiende korstzwam is de Witte vlierschorszwam (*Hyphodontia sambuci*). De meeste andere zeereep-paddenstoelen zijn een stuk zeldzamer; sommige zijn in Nederland slechts van enkele vondsten bekend.



Figuur 8.2: De Duinstinkzwam (*Phallus hadriani*) is een typische soort voor het Natura 2000 habitatype 'witte duinen' (foto E. Arnolds).

Een voorbeeld van een soort die af en toe in het buitenduin opduikt, maar gewoonlijk op andere standplaatsen groeit (op loofhout in bos), is de Rechte koraalzwam (*Ramaria stricta*). Op dode grashalmen en bladeren, maar met een zekere voorliefde voor Helm groeit het gelatineschelpje (*Campanella caesia*), die niet strikt tot de stuifduinzone beperkt is. Het Piekhaarzwammetje (*Crinipellis scabellus*) kan in het buitenduin worden gevonden, maar daarbuiten ook in allerlei schrale droge graslanden. Deze groeit in de zeereep op wortelstokken en bladscheden van Duinzwenkgras (*Festuca arenaria*), doorgaans niet op Helm, en is daarom eerder in de lizijde van het eerste stuifduin te vinden, waar dit zwenkgras doorgaans groeit.

Een paar soorten van mest lijken ook een voorkeur voor stuifduinen te hebben. Deze groeien dan meestal op begraven hazenkeutels: Kleine speldenprikzwam (*Poronia erici*), Konijnenmesturtje (*Podosordaria tulasnei*) en het Mestnestzwammetje (*Cyathus stercoreus*), zie tabel 8.1. Ook bij (secundair) stuivende delen van het duinterrein buiten de zeereep zijn enkele soorten van de stuifduinen zoals de Duinfranjehoed (*Psathyrella ammophila*) te vinden. Deze soorten ontbreken in de binnenlandse stuifzanden.

Tabel 8.1: Overzicht van in het zeereepduin voorkomende paddenstoelen. Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3. Toelichting kolom "N2000 soort": X= aangewezen als typische soort; V= voorstel.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Gebonden aan de Helm-associatie; op stengels, bladscheden, wortels				
<i>Conocybe dunensis</i>		ZZ	BE	Duinbreeksteeltje
<i>Coprinopsis ammophilae</i>	V	Z	GE	Helminktzwam
<i>Entoloma phaeocyathus</i>		Z	GE	Grauwe trechtersatijnzwam
<i>Hohenbuehelia culmicola</i>	X	Z	BE	Helmharpoenzwam
<i>Lepiota brunneoililacea</i>		UZ	GE	Zandparasolzwam
<i>Melanoleuca cinereifolia</i>	X	MA	TNB	Duinveldridder
<i>Peziza ammophila</i>	X	VZ	TNB	Zandtulpje
<i>Peziza boltonii</i>		UZ	NB	Violette duinbekerzwam
<i>Phallus hadriani</i>	X	MA	KW	Duinstinkzwam
<i>Psathyrella ammophila</i>	X	MA	TNB	Duinfranjehoed
<i>Rutstroemia maritima</i>	V	UZ	OG	Helmstromakelkje
<i>Simocybe maritima</i>	V	ZZ	GE	Duinmatkopje
<i>Stropharia halophila</i>	V	Z	GE	Helmstropharia

Op bladeren van Helm				
<i>Amarenomyces ammophilae</i>		UZ	NB	Helmgrasvulkaantje
<i>Anthostomella phaeosticta</i>		UZ	NB	Grasschoorsteentje
<i>Pyrenopeziza arenivaga</i>		VN	OG	Helmuitbreekkommetje
<i>Rutstroemia maritima</i>		UZ	OG	Helmstromakelkje
<i>Taphrophila trichella</i>		UZ	NB	Gekroond kruikzwammetje
Op mest in stuifduin				
<i>Agrocybe pusiola</i>		MA	KW	Dwergleemhoed
<i>Cyathus stercoreus</i>	V	VZ	TNB	Mestnestzwammetje
<i>Podosordaria tulasnei</i>		Z	OG	Konijnenmesturtje
Geregeld in stuifduin; er niet toe beperkt				
<i>Campanella caesia</i>		Z	TNB	Gelatineschelpje
<i>Crinipellis scabellus</i>		A	TNB	Piekhaarzwammetje
<i>Hebeloma psammophilum</i>	V	Z	GE	Duinvaalhoed
<i>Marasmiellus trabutii</i> var. <i>longisporus</i>		UZ	KW	Zeerusruitertje (var. <i>longisporus</i>)
<i>Tubaria minutalis</i>		Z	BE	Dwergdonsvoetje

Functionele diversiteit

Alle paddenstoelen van het zeereepduin behoren tot de strooisel afbrekende soorten. Verreweg de belangrijkste leverancier van (dood) organisch materiaal is Helm. Het gaat dan om dode wortels, wortelstokken, resten van dode stengels en resten van dode bladeren en bladscheden. Het lijkt er echter sterk op dat het merendeel van de in tabel 8.1 genoemde soorten niet strikt gebonden is aan het door Helm geproduceerde organische materiaal. De Duinfranjehoed (*Psathyrella ammophila*) en af en toe ook de andere soorten zijn ook te zien bij of op andere organische materialen: ingegraven stuifschermen van wilgentenen of rietmatten, resten van Akkerdistel (*Cirsium arvense*), Zandhaver (*Leymus arearius*) en Biestarwegras. Hieruit valt op te maken dat de bijzondere milieuomstandigheden van steeds nieuw aanstuivend zand voor deze soorten bepalend zijn en niet de eventueel speciale eigenschappen van helmresten. Het zou goed kunnen zijn, dat de betrokken soorten bijzonder zwakke concurrenten zijn, die in de meeste andere milieus het onderspit delven, maar juist wel aangepast zijn aan het stuifduinmilieu. Het steeds aanwaaiende zand zorgt voor een milieu waar andere schimmels zo goed als afwezig zijn, en aldus kunnen de zeereep-paddenstoelen hun kans grijpen. De piek van fructificatie van deze paddenstoelen ligt gewoonlijk laat in het jaar, half november tot in december. Zo dicht bij zee vriest het zelden en de vochtcondities zijn in deze tijd gunstig vanwege de geringe verdamping.

Betekenis van de mycoflora

De Helm-associatie, dus het actief stuivend buitenduin is voor de in tabel 8.1 genoemde soorten paddenstoelen van essentieel belang, en daarom van grote betekenis. Echt uitgebreide stuifduincomplexen zijn in Nederland en ook elders in Europa schaars. Bovendien kunnen in andere landen gelegen gebieden een andere soortensamenstelling hebben, vanwege de andere klimaatomstandigheden. Een gunstige omstandigheid voor het behoud van deze paddenstoelengemeenschap is het waarschijnlijk zeer effectieve verspreidingsmechanisme van de betrokken soorten, eigen aan bewoners van zo'n dynamisch milieu. Hierdoor kunnen nieuw ontstane stuifduincomplexen snel worden gekoloniseerd.

Voorbeeldgebieden

Goeree, Kwade Hoek, Brouwersdam, Hollandse kust: Kennemerstrand, Kerf (zie kader 8.1), plaatselijk op stukken aangroei kust, bijv. als gevolg van zandsuppleties en losgelaten zeereepbeheer, Texel Zuidpunt, Slufter, overige Waddeneilanden: overal waar met helm begroeide stuifduinen liggen, met een ereplaats voor de duinen op Rottumerplaat.

Knelpunten en maatregelen

De paddenstoelen van de zeereepduinen zijn afhankelijk van actief stuivend duin met vitale helmvegetatie. Het bevorderen van verstuiwing resp. het nalaten van het vastleggen van stuifduinen is gunstig voor deze paddenstoelgemeenschap. Uiteraard zal de afweging meer verstuiwing toe te laten altijd gebeuren in een bredere context waarin vooral de veiligheid van de kust een belangrijke rol speelt. Waarschijnlijk is ook het langdurig op één plaats laten voortbestaan van verstuiwing van belang voor het voortbestaan van een aantal zeldzame zeereepduinen.

8.2.2 Grijze duinen

Karakteristiek

Dit onderdeel bestaat uit niet of nauwelijks stuivende duinvegetatie, die op wat grotere afstand van de zee ligt. Het omvat het prioritaire Natura 2000 habitatype 'Grijze duinen' (H2130) met drie subtypen:

- Kalkrijke grijze duinen (H2130-A)
- Kalkarme grijze duinen (H2130-B)
- Heischrale grijze duinen (H2130-C)

Tot de grijze duinen behoren zowel open pioniergraslanden als meer stabiele, gesloten graslanden. De eerste categorie komt in dit hoofdstuk aan de orde, als onderdeel van het beheertype 'Open duin'. Voor de tweede categorie wordt verwezen naar het hoofdstuk over 'Droog schraalland in de duinen' (§ 11.1.2). Graslanden van subtype H2130-C sluiten aan bij binnenlandse vormen van het droge heischrale grasland (zie § 11.1.4).

De kalkrijke grijze duinen omvatten duingraslanden van kalkrijke, weinig tot niet ontkalkte bodem. Een breed scala aan graslandtypen valt hieronder:

- Duinsterretjes-associatie (*Phleo-Tortuletum ruraliformis*; figuur 8.3)
- Verbond der droge kalkrijke duingraslanden (*Polygalo-Koelerion*), besproken in § 11.1.2 vanwege de grote vegetatiekundige en mycologische verwantschap met andere droge schrale graslanden
- Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge (RG *Ammophila arenaria-Carex arenaria*)

In de kalkrijke duinen is de Duinsterretjes-associatie over grote oppervlakten aanwezig op duinkoppen en zuidhellingen. In het gebied van de kalkarme duinen is achter de zeereep een zone van enkele tientallen tot ca. honderd meter breed waar nog genoeg kalkhoudend zand vanuit de zeereep neerwarrelt om de ontwikkeling van een door Duinsterretje (*Syntrichia ruraliformis*) gedomineerde vegetatie mogelijk te maken (de Duinsterretjes-associatie). De sterke wind en nog aanzienlijke zoutinvloed helpen verder mee de ontwikkeling naar een opgaande vegetatie te verhinderen. Elders in de kalkarme duinen komt duinsterretjesvegetatie voor langs schelpenfietspaden. Konijnen spelen een belangrijke rol in het kort houden van de vegetatie en door hun graafwerkzaamheden brengen ze steeds opnieuw vers kalkhoudend bodemmateriaal aan de oppervlakte. Bij afwezigheid van konijnen in combinatie met een hoge stikstofdepositie nemen grassen zoals Duinriet (*Calamagrostis epigejos*) en Rood zwenkgras (*Festuca rubra*) en schijngrassen zoals Zandzegge (*Carex arenaria*) sterk toe en gaat het open, mosrijke karakter van de vegetatie verloren. In de kalkrijke duinen is in de periode 1970-1990 op (iets) ontkalkte plaatsen het mos Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) zeer sterk toegenomen, waarschijnlijk mede onder invloed van stikstofdepositie. Tegenwoordig neemt het Grijs kronkelsteeltje

vooral in kalkrijke duinen weer af en ontstaat er een grazige vegetatie (Sparrius & Kooijman 2012). De vegetatie droogt in de (na)zomer sterk uit omdat de bodem vrijwel geen vocht vasthoudt.



Figuur 8.3: Een pioniervegetatie van kalkrijke grijze duinen behorend tot de Duinsterretjesassociatie met Duinsterretje en verder Zanddoddegras, Muurpeper en Zandpaardenbloem (Foto M.A.P. Horsthuis uit SynBioSys).

De kalkarme grijze duinen omvatten duingraslanden van bodems die van nature kalkarm zijn of waarvan de toplaag ontkalkt is. Dit habitattype omvat de volgende plantengemeenschappen, die dikwijls in mozaïek met elkaar en met duinheide voorkomen:

- Duin-Buntgras-associatie (*Violo-Corynephorum*; figuur 8.4)
- Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge (RG *Ammophila arenaria-Carex arenaria*)
- Rompgemeenschap met Zandzegge (RG *Carex arenaria*)

Het duingebied dat buiten de invloed van de zandregen vanuit de zeereep ligt is in het kalkarme duingebied voor het grootste deel begroeid met een soortenarme helmvegetatie (de Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge). Op het zuiden en zuidwesten gerichte hellingen komt (kwam) op open plekken de Duin-Buntgras-associatie (*Violo-Corynephorum*; figuur 8.4) voor: een gemeenschap met behalve de naamgevende vaatplanten Duinviooltje (*Viola curtisii*) en Buntgras ook Fijn schapengras en Zandzegge. Deze open vegetatie is rijk aan korstmossen, voornamelijk *Cladonia*-soorten, waarbij de witte onderzijden van de bij droogte omgekrulde blaadjes van 'zomersneeuw' (*Cladonia foliacea*) opvallen. De Duin-Buntgras-associatie is sterk achteruit gegaan (Ketner-Oostra & Sýkora 2000). Grote oppervlakten zijn bedekt met een massieve laag Grijs Kronkelsteeltje; figuur 8.4). Na verloop van tijd (bijvoorbeeld enkele tientallen jaren) kan het dominante Grijs kronkelsteeltje afnemen en ontstaat een soortenarme begroeiing met Zandzegge, plaatselijk ook een gevarieerdere vegetatie (Sparrius & Kooijman 2012). Een ander deel van de Duin-Buntgras-associatie is zonder fase van dominantie van Grijs kronkelsteeltje vervangen door een dominantievegetatie van Zandzegge of deze soort gemengd met Rood zwenkgras. Beide ontwikkelingen worden waarschijnlijk sterk versneld door stikstofdepositie.



Figuur 8.4: Kalkarm grijze duinen met links een vegetatie behorend tot de Duin-Buntgrasassociatie met een open kruidlaag en een goed ontwikkelde moslaag met onder andere Duinviooltje. Rechts een dicht tapijt van Grijs kronkelsteeltje (Foto's C.J.W. Bruin resp. R. Knol; beiden uit SynBioSys).

Grote oppervlakten duingebied zijn begroeid met een soortenarme helmvegetatie behorende tot de Rompgemeenschap van Helm en Zandzegge. Deze vegetatie is erg stabiel, maar vanaf de '80-er jaren lijken houtachtige soorten toe te nemen, met soorten als Amerikaanse vogelkers, Berk en lokaal ook Zwarte den Westhoff & van Oosten (1991). De Rompgemeenschap met Zandzegge kan zich ontwikkelen na het achterwege blijven van begrazing in duingraslanden of op kapvlaktes (Schaminée et al. 1996).

Mycoflora

Biodiversiteit

Vanwege het zeer droge karakter van de kalkrijke grijze duinen en de lage biomassa-productie lijkt dit een ongunstig milieu voor paddenstoelen. Niets is echter minder waar. Arnolds & van den Berg (2013) melden 33 soorten paddenstoelen als kenmerkend voor deze plantengemeenschap. Van de 24 soorten basidiomyceten zijn er 12 die behoren tot de Gasteromyceten (onder andere Stuifzwammen en Aardsterren; figuur 8.5), meer dan in enige andere plantengemeenschap. Samen met de gesloten duingraslanden is dit het domein van de Aardsterren, Bovisten en Stuifzwammen.



Figuur 8.5: De Kleine aardster (Geastrum minimum) is kenmerkend voor mosrijke duinvegetatie (foto P.J. Keizer).

Het contrast in paddenstoelenrijkdom en soortendiversiteit tussen duingrasland op kalkrijk en kalkarm duinzand is zeer opvallend. In de Duin-Buntgras-associatie groeien weinig soorten paddenstoelen. In vegetaties die gedomineerd zijn door Grijs kronkelsteeltje treedt soms de Valse hanenkam (*Hygrophoropsis aurantiaca*) talrijk op, vooral in droge jaren en laat in het seizoen. Deze soort kan de dode organische resten uit de compacte zoden van dit mos blijkbaar afbreken. Hier groeien ook geregeld het Duinmosklokje (*Galerina uncialis*) en het Zandkaalkopje (*Deconica montana*), die beide ook in mosrijk grasland op kalkhoudend zand voorkomen. Enkele soorten van heiden groeien tevens in kalkarme duingrasland, zoals de Heidesatijnzwam (*Entoloma fernandae*) en de Okervoetsatijnzwam (*Entoloma vinaceum*).

De Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge is niet bepaald rijk aan paddenstoelen, noch aan echte karakteristieke soorten. De Groene mycena (*Mycena chlorantha*) groeit graag in helmpollen en komt frequent in dit vegetatietype voor. Verder zijn er enige niet-kritische graslandsoorten te vinden, zoals de Bleekrandtrechterzwam (*Clitocybe marginella*) en de Giftige weidetrechterszwam (*C. rivulosa*). In de Rompgemeenschap met Zandzegge kan op den duur een dikke halfverteerde laag van dode bladeren van Zandzegge ontstaan. Incidentele waarnemingen in zo'n bladerenpakket lieten enkele algemene soorten zien zoals Melksteelmycena (*Mycena galopus*), maar ook talrijke exemplaren van het Rietwielkje (*Marasmius limosus*). Deze wordt het meest van dode bladeren van Riet gemeld, maar kan op diverse andere planten en op drogere standplaatsen groeien.

Functionele diversiteit

De kenmerkende soorten van dit milieu hebben allerlei aanpassingen om te overleven in een droog milieu met weinig organisch materiaal. Gasteromyceten, zoals Aardsterren, Bovisten en Stuifzwammen maken van de nood een deugd. Als de langzaam groeiende vruchtlichamen eenmaal gevormd zijn, dan moeten ze vervolgens helemaal uitdrogen. Tijdens dit proces rijpen de sporen en kunnen deze geleidelijk door een kleine opening in hun omgeving terecht komen. Een mooi voorbeeld hiervan is de Gesteelde stuifbal (*Tulostoma brumale*; figuur 8.6). De vruchtlichamen verschijnen vanaf oktober-november en in de daaropvolgende maanden blijven ze in de vegetatie staan om langzaam hun sporen te verspreiden. Rond maart zijn de gesteelde bolletjes nog steeds zichtbaar maar helemaal leeg.



Figuur 8.6: De Gesteelde stuifbal (Tulostoma brumale) is een trouwe kensoort van de Duinsterretjesassociatie (foto P.J. Keizer).

Een andere strategie passen de kleine plaatjeszwammen toe die tussen het mos groeien. Deze verschijnen ook laat in het seizoen, wanneer de beschikbaarheid van vocht iets hoger en constanter is door de sterk afgenomen verdamping. Gedurende de gehele winter, zolang het niet vriest, verschijnen de paddenstoeltjes. Voorbeelden van soorten met deze strategie: Duinmostrechttertje (*Omphalina galericolor*), Roodbruin trechttertje (*O. pyxidata*), en Zandkaalkopje (*Deconica montana*). Een derde strategie om in droogte te kunnen overleven is de vorming van taaie vruchtlichamen die relatief weinig water bevatten en die weer water kunnen opnemen na uitgedroogd te zijn. Deze tactiek passen Taailingen (*Marasmius*) en in mindere mate Ruitertjes (*Marasmiellus*) toe zoals: Duintaailing (*Marasmius anomalus*), piekhaarzwammetje (*Crinipellis scabellus*) en de Weidekringzwam (*Marasmius oreades*) die ook in andere graslanden algemeen is.

Kalkrijke grijze duinen zijn rijk aan mosbewoners. Voorbeelden zijn er zowel bij de Ascomyceten, zoals het Duinsterretjesmosschijfje (*Lamprospora tortulae-ruralis*) en het Duinsterretjesschijfje (*Octospora neerlandica*) als bij de basidiomyceten, zoals het Gesteeld mosoortje (*Arrhenia spathulata*) en het Roodbruin trechttertje (*Omphalina pyxidata*). Toch komen in dit milieu ook wel 'gewone' paddenstoelen voor, zij het relatief weinig. Hoe deze zich in dit milieu handhaven, is een mooi onderwerp voor nadere studie.

De Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge bevat in tegenstelling tot de graslanden van het Verbond der droge kalkrijke duingraslanden weinig karakteristieke soorten. Wat er aan paddenstoelen groeit lijkt op een sterk verarmde vorm van de graslandpaddenstoelenflora op zowel kalkrijke als kalkarme duinbodem, met overwegend algemene, niet erg veeleisende soorten. Alleen de Groene mycena (*Mycena chlorantha*; zie figuur 8.7), die op dode delen van helmpollen groeit, lijkt hier haar optimum te hebben.



Figuur 8.7: De Groene mycena (*Mycena chlorantha*) heeft zijn optimum in open duingraslanden achter de zeereep (foto E. Arnolds)

De kalkarme grijze duinen zijn arm aan paddenstoelen vergeleken met de kalkrijke duinen. In de graslanden op kalkarm zand spelen op mos groeiende soorten een grote rol, met name in vegetaties met veel Grijs kronkelsteeltje. Het gaat hierbij om soorten die op dood en/of levend mos groeien; de laatste kunnen parasitair of symbiotisch levende soorten zijn.

In de Rompgemeenschap met Zandzegge leven de paddenstoelen zowel direct op de verterende bladeren van Zandzegge als op de humus die in de bodem

eronder is opgebouwd. In dit opzicht lijkt de mycoflora van dikke pakketten half verteerde grasachtige bladeren van verschillende plantensoorten nogal op elkaar. Vergelijkbare dominantievegetaties kunnen ook bestaan uit Duinriet, Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en Rietgras (*Phalaris arundinacea*). Dikwijls ontstaan zulke dominanties na het beëindigen van het reguliere begrazings- of maaibeheer. Op de dode bladeren groeien diverse kleine ascomycetjes, bijvoorbeeld Vlieskelkjes en Franjekelkjes (*Hymenoscyphus*- en *Lachnum* soorten) en enkele Korstzwammen zoals het Gestreken elfendoekje (*Hypochnicium lundellii*). Op de sterk verteerde bladeren zijn ook enkele karakteristieke kleine plaatjeszwammen te zien zoals Schelpkaalkopje (*Deconica philipsii*) en Gelatineschelpje (*Campanella caesia*). Soms zijn er nog overlevers aanwezig van voorgaande successiestadia. Dan kunnen verrassingen als Aardtongen (*Geoglossum* sp.) of Wasplaten als het Vuurzwammetje (*Hygrocybe miniata*) of het Papegaaizwammetje (*H. psittacina*) tevoorschijn komen. Deze soorten kunnen soms lang overleven in een minder gunstig geworden vegetatie.

Betekenis van de mycoflora

De betekenis van de mycoflora van de kalkrijke Grijze duinen (H2130-A) is groot. Dat geldt zowel voor de Duinsterretjes-associatie als de graslanden van het Verbond der droge kalkrijke duingraslanden. Het grote aantal soorten paddenstoelen dat er leeft en de aanzienlijke aantallen bedreigde soorten onderstrepen dat. Van de kenmerkende soorten voor de Duinsterretjes-associatie staat 44% op de Rode Lijst (2008) en voor de kenmerkende soorten van het Verbond der kalkrijke duingraslanden is dat percentage 62. Het belang van de duingraslanden is daarom ook zo groot, omdat vrijwel nergens in Nederland nog een aanzienlijk areaal met onbemest, permanent schraalgrasland voorkomt, terwijl talrijke soorten hiervan afhankelijk zijn.

De graslanden in de kalkarme Grijze duinen (H2130-B) zijn van nature duidelijk minder soortenrijk aan paddenstoelen dan de graslanden in de kalkrijke gebieden. Daarmee is hun mycologische betekenis ook een stuk minder groot. Vanuit wetenschappelijk perspectief zijn de overgangen van de Duin-Buntgras-associatie naar andere vegetatietypen als de Duinsterretjes-associatie of duinheide van belang omdat daar de precieze standplaatsvoorkeuren van de betrokken soorten bestudeerd kunnen worden.

Tabel 8.2: Kenmerkende soorten voor open duinvegetaties (grijze duinen)

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Kalkrijke grijze duinen (H2130-A)				
<i>Duinsterretjes-associatie (Phleo-Tortuletum ruraliformis)</i>				
<i>Agaricus devoniensis</i>		MA	TNN	Zeeduinchampignon
<i>Bovista aestivalis</i>		MA	KW	Melige bovist
<i>Clitocybe barbularum</i>		VZ	TNB	Duinmostrechterswam
<i>Clitopilus popinalis</i>		VZ	KW	Zwartwordende zalmplaat
<i>Disciseda bovista</i>	V	Z	BE	Grote kop-op-schotel
<i>Hygrocybe conicoides</i>		VZ	TNB	Duinwasplaat
<i>Lepiota erminea</i>		VA	TNB	Zandparasolzwam
<i>Lycoperdon lividum</i>		A	TNB	Melige stuifzwam
<i>Omphalina galericolor</i>		MA	TNB	Duinmostrechttertje
<i>Tulostoma brumale</i>		MA	TNB	Gesteelde stuifbal
<i>Tulostoma fimbriatum</i>		Z	TNB	Ruwstelige stuifbal
<i>Tulostoma melanocyclum</i>		Z	TNB	Donkerstelige stuifbal
<i>Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge (RG Ammophila arenaria-Carex arenaria)</i>				
<i>Mycena chlorantha</i>		VA	KW	Groene mycena
Kalkarme grijze duinen (H2130-B)				
<i>Duin-Buntgras-associatie (Violo-Corynephorum)</i>				
<i>Deconica montana</i>		A	TNB	Zandkaalkopje

Voorbeeldgebieden

- Kalkrijke grijze duinen (kalkrijk): Katwijk Koepelduinen, Amsterdamse Waterleidingduinen, Duin- en Kruidberg, duinen omgeving Castricum, Egmond, Bergen, Waddeneilanden (plaatselijk bij voldoende instuivend strandzand)
- Kalkarme Grijze duinen: Duinen Schoorl, Vlieland (Kooisplekslid), Terschelling (o.a. Parapluduin).

Knelpunten en maatregelen

Stikstofdepositie als grootste knelpunt

In het gehele duingebied lijkt er een duidelijke invloed van stikstofdepositie te zijn. Dit uit zich in een versnelde toename van de dominantie van grasachtigen en houtige opslag. Dit heeft zeker ook een (negatief) effect op de mycoflora. De gemeten stikstofdepositie blijkt steeds hoger uit te vallen dan de berekende depositie ('Stikstofgat', Velders et al. 2010). Maatregelen die het meest effectief zijn voor het behoud van duingraslanden, die (dreigen te) verruigen door stikstofinput hebben alle gemeen dat de vegetatie door afvoeren van de biomassa kort blijft. Dat leidt tot afvoer van de nutriënten die via atmosferische depositie zijn aangevoerd. Dat kan door begrazen en/of in combinatie met maaien met afvoer van het maaisel. Bij maaibeheer wordt de bodem effectiever verschaald dan door begrazing. Bij verdere toename van hoeveelheid bemestende stoffen in de vegetatie gaan de krachtige groeiers in de vegetatie domineren, ten koste van de kleinere, zwakkere planten. Tevens zien we de bijzondere graslandpaddenstoelen verdwijnen.

Begrazing

Algemeen geldt voor het beheer dat wat gunstig voor de vegetatie is (streven naar soortenrijke kortgrazige vegetatie), ook gunstig is voor de paddenstoelen. Voor het beheer van graslandpaddenstoelen geldt wellicht nog sterker dan voor de groene planten dat continuïteit van de vegetatie en de beheermaatregelen een belangrijk uitgangspunt is.

Maatregelen als begrazing en weggakken van struikopslag kunnen helpen het landschap open te houden. In de droge duinen is begrazing voor paddenstoelen gunstig doordat het verruiging en opslag van struweel helpt tegen te gaan. Bij grote grazers, die dit het meest effectief doen, ontstaan uiteindelijk kleine eilandjes van kort grasland in een tamelijk ruige en hoge graslandvegetatie, waar veel van de kleine schraalgraslandpaddenstoelen (nog) niet kunnen groeien. Daarom is het goed om waar mogelijk het beheer met grote grazers te combineren met kleinere dieren zoals schapen of geiten (figuur 8.8) of met maaibeheer. Begrazing is niet altijd effectief in het voorkomen van vergrassing met Duinriet of zandzegge. Een nadeel van begrazing is dat het erg lastig is te doseren, waardoor lage droge vegetatie kapotgetrapt kan worden en de begrazing op andere plaatsen te weinig intensief blijft.

De Duinsterretjes-associatie bestaat bij de gratie van een voldoende kalkgehalte (in de bodem aanwezig of vanwege zandregen van strandzand), geholpen door konijnenbegrazing en -graverij. Het beheer kan bestaan uit niets doen of het bevorderen van de konijnenstand, ook al zal dat laatste in de praktijk vaak niet eenvoudig zijn. Begrazing met grotere grazers leidt tot vertrappen van de kwetsbare vegetatie en is eveneens onwenselijk vanuit mycologisch perspectief. Alleen de zeer lage mosrijk vegetatie herbergt de karakteristieke paddenstoelen.

De Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge kent een beperkte mycologische waarde. In diverse duinterreinen neemt opslag van struiken, bijvoorbeeld Amerikaanse vogelkers sterk toe. Daarom is begrazing met grote grazers hier een gunstige maatregel om het open duinlandschap te behouden. Tegelijkertijd eten de grazers grassen als Helm en Duinriet niet graag. Daarom blijft onder begrazing deze rompgemeenschap gewoonlijk min of meer ongewijzigd in stand, waardoor het uiteindelijk gunstig effect op paddenstoelen beperkt is.



Figuur 8.8: Begrazing van Helmduin met geiten (foto P.J. Keizer)

Maaien

Maaien met afvoer van het maaisel is voor de hier besproken vegetatietypen meestal geen geschikte beheermethode om bijzondere paddenstoelen te bevorderen (maar wel op plaatsen met gesloten duingrasland, zie § 11.1.2). Op lagere gelegen en vlakke terreinen waar de Rompgemeenschap met Helm en Zandzegge is ontstaan, zou maaibeheer kunnen worden toegepast, vooral als bekend is dat ter plekke een waardevolle vegetatie aanwezig is geweest. Zulke plekken kunnen dan ook (weer) geschikt worden als leefgebied voor konijnen. Deze helpen dan verder het gras kort te houden. Afplaggen van het droge duin kan verstuing en het ontstaan van pionierstadia bevorderen. In oudere en meer ontwikkelde vegetatie is dit voor paddenstoelen doorgaans minder gunstig, omdat veel voor paddenstoelen goede vegetaties een lange ontwikkelingsduur kennen.

In de kalkarme Grijze duinen hoeven in de goed ontwikkelde Duin-Buntgras-associatie (*Violo-Corynephorum*) is voor de paddenstoelen geen beheer nodig. Vergraste of vermoste Duin-Buntgras-vegetaties zijn echter lastig te herstellen mede doordat de droge zanderige bodem is erg gevoelig voor betreding. Begrazing is daardoor minder gunstig, ook omdat zandzegge niet graag gegeten wordt. Afplaggen van Grijs kronkelsteeltje-matten is arbeidsintensief en het mos komt gauw terug.

8.2.3 Duindoornstruweel

Karakteristiek

Duindoornstruweel omvat het gelijknamige Natura 2000 habitatype H2160. Binnen het Ligusterverbond (*Berberidion vulgaris*) komen twee associaties voor waarin Duindoorn (*Hippophaë rhamnoides*) aanwezig is: De associatie

van Duindoorn en Vlier (*Hippophae-Sambucetum*) en de associatie van Duindoorn en Liguster (*Hippophae-Ligustretum*) (Stortelder et al. 1999). De Duindoorn wordt maximaal een jaar of 20 en sterft in de kalkarme duinen dan af, vaak zonder dat verjonging plaats vindt. De groeiplaats wordt dan veelal ingenomen door Gewone vlier (*Sambucus nigra*). De stikstofminnende Vlier vindt het bedje gespreid dankzij de stikstofbindende actinobacteriën (*Frankia*) die in de wortels van Duindoorn leven. Zo helpt de Duindoorn mee aan zijn eigen ondergang, want deze lichtminnende struik gaat in de schaduw van de Vlier kwijnen. Dikwijls zijn in oudere vlierstruwelen nog de halfvergane resten van Duindoorn te vinden.

Mycoflora

Biodiversiteit

Duindoornstruweel is een vegetatietype waar de ijverige onderzoeker gemakkelijk kleerscheuren oploopt; daardoor is duindoornstruweel mogelijk ondervertegenwoordigd bij (mycologische) waarnemingen. Het aantal voor duindoornstruweel kenmerkende soorten is gering (Arnolds & van den Berg 2013): vier Ascomyceten (waarvan één op Gewone vlier en drie op Zuurbes (*Berberis vulgaris*) en één Basidiomycet: de Duindoornvuurzwam (*Fomitiporia hippophaëicola*; figuur 8.9) die een zwakteparasiet is op dikke takken van oude struiken.



Figuur 8.9: Duindoornvuurzwam (*Fomitiporia hippophaëicola*) (foto P.J. Keizer)

In Duindoornstruweel komen soms zeldzame strooiselafbrekende soorten van kalk- en humusrijk milieu voor, zoals de Peperbus (*Myriostoma coliforme*; figuur 15.3), Oranjebruine kleefparasol (*Limacella glioderma*), en de Oranje zalmplaat (*Clitopilus nitellinus*). Deze soorten zijn evenwel niet beperkt tot dit habitat.

Functionele diversiteit

De enige aan Duindoorn gebonden paddenstoel is de necrotroof parasitaire Duindoornvuurzwam (*Fomitiporia hippophaëicola*). Deze soort is talrijk, overal waar oudere Duindoornstruiken staan, vooral waar deze deels afsterven. Bodembewonende paddenstoelen zijn in duindoornstruweel schaars. Mogelijk heeft dat te maken met de aanwezigheid van Actinobacteriën in de wortelknollen van de duindoorn. Deze leggen atmosferische stikstof vast en zorgen voor een hoog stikstofgehalte in de bodem.

Waar duindoornstruweel in mozaïek groeit met duingrasland en andere duinstruweeltypen, ontstaan bijzonder gunstige omstandigheden voor de Peperbus (*Myriostoma coliforme*) en Aardsterren (*Geastrum*), te weten de Tepelaardster, (*G. corollinum*), Bloemaardster (*G. floriforme*), Kleine aardster (*G. minimum*), Viltige aardster (*G. saccatum*), Baretardster (*G. striatum*) en Heideaardster (*G. schmidelii*; figuur 8.11). De mogelijke verklaring hiervoor is de combinatie van voor deze soorten gunstige factoren: kalkhoudende bodem, niet te veel en goed verteerbaar strooisel en door de beschutting een warm microklimaat.

Betekenis van de mycoflora

Duindoornstruweel in strikte zin is in mycologisch opzicht van beperkte betekenis. Echter in gebieden waar de duindoornstruwelen in een ruimtelijk mozaïek voorkomen met open duingrasland en met andere struweeltypen, zijn belangrijke biotopen aanwezig voor diverse Aardstersoorten.

Tabel 8.3: Kwaliteitsindicatoren van Duindoornstruweel

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Clitopilus nitellinus</i>	ZZ	BE	Oranje zalmplaat
<i>Fomitiporia hippophaëicola</i>	VA	TNB	Duindoornvuurzwam
<i>Geastrum schmidelii</i>	MA	BE	Heideaardster
<i>Geastrum striatum</i>	MA	TNB	Baretardster
<i>Limacella glioderma</i>	ZZ	KW	Oranjebruine kleefparasol

Voorbeeldgebieden

Goeree duinen, Voornes Duin, Duinen bij Hoek van Holland, Meijendel, Katwijk Koepelduinen, Duin- en Kruidberg, duinen omgeving Castricum, Egmond, lokaal Schiermonnikoog.

Knelpunten en maatregelen

Voor het behoud van duindoornstruweel volstaat als regel 'niets doen' als maatregel. Ook een geleidelijke successie naar andere duinstruweeltypen is als regel niet problematisch. Voor de paddenstoelen geldt in wezen hetzelfde als voor de vegetatie van groene planten. Anderzijds breidt Duindoorn zich geregeld uit op plaatsen waar dat vanuit het oogpunt van de kwaliteit van de duinvegetatie niet gewenst is. Duindoornstruweel kan als gevolg van normale successie in Kruiplwilgstruweel van duinvalleien gaan domineren. Hier en daar wordt Duindoorn dan ook verwijderd. Deze arbeidsintensieve klus is bijvoorbeeld succesvol uitgevoerd door vrijwilligers in het Kennemerstrand bij IJmuiden. Hier zijn Duindoorns van vochtige en drogere standplaatsen verwijderd, met de ontwikkeling van een soortenrijkere duinvegetatie als gevolg. Paddenstoelen zijn hier niet onderzocht. Na verwijderen van de Duindoorns is het jaarlijks maaien (of ook begrazen) van de vegetatie noodzakelijk, om uitlopers vanuit duindoornwortels tegen te gaan.

Kader 8.1: Natuurontwikkelingsproject "De Kerf"

In 1997 is tussen Bergen aan Zee en Schoorl het natuurontwikkelingsproject "De Kerf" uitgevoerd. Om in de buitenste duinvallei de milieudynamiek te verhogen is in de buitenste duinenrij een opening van ca. 100 m breed gegraven tot op een hoogte van 1,5 m boven NAP. Tegelijk is de duinvallei (Parnassiavallei) achter de opening verlaagd en afgeplagd over een oppervlak van ca. 6 ha. Het doel van het project was het creëren van een vochtige vallei met een zoet/zout gradiënt en toelaten van meer verstuiving. Doordat de zee bij storm en hoogwater verschillende keren per jaar het gebied kon instromen, zijn vloedmerken afgezet, die onder meer houtbrokjes, grasachtige

resten en ander afval bevatten. In het laagste uitgegraven en geplagde deel is binnen vijf jaar een ijle kruipwilgvegetatie en Riet verschenen. Rondom de uitgegraven zeereep is de oppervlakte aan verstoven duintjes toegenomen door instuivend zand. Na enkele jaren is de opening in de duinen dichtgestoven, waardoor de zee geen toegang tot het gebied meer heeft. Bij de monitoring van de ontwikkeling is gedurende de eerste 5 jaar ook de mycoflora onderzocht door M.M. Groenendaal (Groenendaal 2003; Vertegaal et al. 2003).

Belangrijkste conclusies:

- De winst / verliesrekening van natuurkwaliteit in dit project is na vijf jaar licht positief. Na 15 jaar valt deze balans zeer positief uit in termen van toegenomen variatie in habitats met daarin veel kenmerkende en ook bijzondere soorten paddenstoelen.
- Het effect van het creëren van verstuing in de zeereep en in buitenduinen op de mycoflora is positief (zie onderstaande overzicht)
- De voor de diverse habitats kenmerkende paddenstoelen kunnen zich binnen korte tijd (één tot enkele jaren) vestigen en zijn daarmee bruikbaar als snel reagerende indicatoren.
- De oppervlakte van het project is met ca. 6 ha veel te klein om een zelfstandig functionerend sluftrachtig systeem met bij elke getijdencyclus in- en uitstromend zeewater in stand te houden (ter vergelijking: de Slufter op Texel heeft een oppervlakte van meer dan 200 ha).

Hieronder een overzicht van de in 1998 t/m 2002 gevonden kenmerkende soorten in enkele belangrijke biotopen.

Witte duinen (zeereep + nieuwe stuifduintjes)

Duinfranjehoed (*Psathyrella ammophila*), Duinveldridder (*Melanoleuca cinereifolia*), Helminktzwam (*Coprinopsis ammophilae*), Duinstinkzwam (*Phallus hadriani*), Knolvoethertenzwam (*Pluteus plautus*), Rechte Koraalzwam (*Ramaria stricta*), Zandtulpje (*Peziza ammophila*), Helmstromakelkje (*Rutstroemia maritima*), Oranjegeel kaalkopje (*Leratiomyces laetissimus*), Schelptrechttertje (*Omphalina acerosa*), Dwergleemhoed (*Agrocybe pusiola*), Grauwe trechtersatijnzwam (*Entoloma phaeocyathus*), Duinmatkopje (*Simocybe maritima*), Slanke kopergroenzwam (*Stropharia pseudocyanea* var. *ochrocyanea*), Witplaatveldridder (*Melanoleuca friesii*), Zandparasolzwam (*Lepiota brunneolilacea*).

Kalkrijke grijze duinen

Kleine aardster (*Geastrum minimum*), Zwartwordende zalmplaat (*Clitopilus popinalis*), Grote duinvezelkop (*Inocybe serotina*), Duinvaalhoed (*Hebeloma psammophilum*), Melige bovist (*Bovista aestivalis*), Duinparasolzwam (*Lepiota erminea*), Zeeduinchampignon (*Agaricus devoniensis*), Gesteelde stuifbal (*Tulostoma brumale*), Zandputje (*Geopora arenicola*), Ruwe aardster (*Geastrum campestre*), Duinwasplaat (*Hygrocybe conicoides*), Wortelende champignonparasol (*Leucoagaricus barssii*), Geelbruine duinvezelkop (*Inocybe dunensis*), Weidekringzwam (*Marasmius oreades*), Giftige weidetrechterzwam (*Clitocybe rivulosa*), Roodbruin trechtertje (*Omphalina pyxidata*).

Kalkarme grijze duinen /duinheiden

Valse hanenkam (*Hygrophopsis aurantiaca*), Zandkaalkopje (*Deconica montana*), Heidekleefsteelmycena (*Mycena pelliculosa*), Melksteelmycena (*Mycena galopus*), Heidesatijnzwam (*Entoloma fernandae*), Dennensatijnzwam (*Entoloma cetratum*), Oranje mosklokje (*Galerina calyptrata*).

Kruipwilgstruwelen (jong)

Duinpopzwam (*Laccaria maritima*), Schubbig popzwam (*Laccaria proxima*), Wilgenvaalhoed (*Hebeloma pusillum*), Zandpadvezelkop (*Inocybe lacera*).

Vloedmerken/oevers

Duinfranjehoed (*Psathyrella ammophila*), Oranje inktzwam (*Coprinopsis erythrocephala*), Vroege franjehoed (*Psathyrella spadiceogrisea*), Kleine viltinktzwam (*Coprinellus xanthothrix*), Duinmosfranjehoed (*Psathyrella flexispora*), Roodsneefranjehoed (*Psathyrella pseudocorrugis*), Penwortelfranjehoed (*Psathyrella longicauda*).

8.3 Vochtige duinvallei (N08.03)

Karakteristiek

Tot het beheertype 'Vochtige duinvallei' worden valleien van de jonge duinen langs de kust gerekend die onder invloed staan van grondwater. Hiertoe wordt de hele gradiënt gerekend van open water, lage pionierbegroeiingen, grote of kleine zeggenvetaties tot en met kruipwilgstruweel. In een dynamisch duinsysteem vormen Kruipwilgstruwelen het successiestadium dat van nature volgt op pionierbegroeiingen in kalkrijke, vochtige duinvalleien.

Bij aangroeiende kusten kunnen vochtige duinvalleien ontstaan op plaatsen waar aangroeiende witte duinen groene stranden of sluffers van zee afsluiten. Hierdoor wordt de zeewaterinvloed geleidelijk steeds minder. In oudere duinen achter de zeereep kunnen vochtige duinvalleien ontstaan door uitstuiving van de duinen tot op het niveau van het grondwater. Door natuurlijke successie (mede onder invloed van ontkalking en humusvorming) kan de vallei na verloop van tijd overgaan in duinheide of duinbos. Dit proces wordt soms versneld door verdroging van het duinmassief. De successie kan weer teruggezet worden door erosie en sedimentatieprocessen of door inbraken van de zee.

Dit beheertype omvat twee Natura 2000 habitattypen en voor de bespreking van de mycoflora sluiten we aan bij deze habitattypen:

- Vochtige duinvalleien [H2190]
- Kruipwilgstruwelen [H2170]

Mycoflora

Vochtige duinvalleien

De grazige randen van vochtige, kalkrijke tot licht verzuurde duinvalleien (*Caricion davallianae*) zijn soms rijk aan bijzondere paddenstoelen, waaronder opvallende soorten als Karmozijnwasplaat (*Hygrocybe phaeococcinea*), Geurende wasplaat (*H. russocoriacea*) en Glad vuurzwammetje (*H. substrangulata*) maar ook minder opvallende zeldzaamheden als Vroege satijnzwam (*Entoloma proterum*), Moerasmosoortje (*Arrhenia lobata*), Okergele knotszwam (*Clavulinopsis luteoochracea*) en Aardtongen (*Geoglossum*, *Trichoglossum*). Voor de fraaie Karmozijnwasplaat (*Hygrocybe phaeococcinea*) heeft Nederland een sterke internationale verantwoordelijkheid doordat deze kenmerkende soort van primaire duinvalleien in de rest van Europa zeer zeldzaam is (Arnolds & Veerkamp 2008). Veel soorten komen ook regelmatig voor in vochtige basenrijke schraallanden en voor meer details wordt verwezen naar hoofdstuk 10. Wanneer de duinvalleien bij een verdergaande successie dichtgroeien met Duinriet en/of houtige gewassen verdwijnen de graslandsoorten meestal geleidelijk.

Kruipwilgstruweel

Vochtige duinvalleien met Kruipwilgstruwelen kunnen een opvallend soortenrijke mycoflora herbergen met ruim 30 kenmerkende soorten (Kuyper, Mekenkamp & Verbeek 1994; van der Heijden, de Vries & Kuyper 1999; Heller & Keizer 2004; Watling 2005). Dit komt vooral doordat Kruipwilg (*Salix repens*) ectomycorrhiza kan vormen met een groot aantal paddenstoelsoorten. Voor paddenstoelen in de duinen kan Kruipwilg daarom beschouwd worden als een sleutelsoort (kader 8.2). Veel soorten zijn

specifieke begeleiders van bomen van de Wilgenfamilie (Wilgen en Populieren) zoals Geringde ridderzwam (*Tricholoma cingulatum*; kader 8.3), Kruiwilgrussula (*Russula persicina*), Kruiwilgzompzwam (*Alnicola tantilla*), Geringde wilgenvaalhoed (*Hebeloma collariatum*), Wilgenvezelkop (*Inocybe salicis*), Kruiwilggordijnzwam (*Cortinarius dumetorum*). Slechts een klein deel van de soorten heeft een brede waardkeus en komt ook voor bij andere loof- en naaldbomen. De mycoflora wijkt hierdoor sterk af van die van bossen.

Kader 8.2: Mycorrhizaschimmels ondersteunen veelzijdigheid Kruiwilg

In vergelijking met andere bomen en struiken is Kruiwilg bijzonder doordat het zowel ectomycorrhiza als arbusculaire mycorrhiza vormt. Deze zogenaamde 'duale mycorrhiza' kan bijdragen aan de brede tolerantie van Kruiwilg voor veranderingen in vochtbeschikbaarheid, bodem-pH en organische stofgehalte. Hierdoor kunnen Kruiwilgen zich vestigen in stressvolle milieucondities waar de meeste andere houtige gewassen verstek laten gaan. In vergelijking met een andere houtige pionier, de Duindoorn (met uitsluitend arbusculaire mycorrhiza en stikstofbindende bacteriën) kan Kruiwilg het tijdens de successie langer volhouden (van der Heijden 2000). Standplaatsfactoren hebben een sterke invloed op de soortensamenstelling van de ectomycorrhizaschimmels. De verschillende ectomycorrhiza-paddenstoelen verschillen in hun bijdrage aan het functioneren van de Kruiwilg. Verschillen in de fysiologie en morfologie van de mycorrhiza spelen hierbij waarschijnlijk een belangrijke rol. Zo spelen Vaalhoeden (*Hebeloma*) vooral een belangrijke rol bij nutriëntenopname in basenrijke bodems. Dit suggereert dat functionele diversiteit van belang is voor de veerkracht van Kruiwilgstruwelen in dynamische milieus.

Naast de mycorrhiza-vormende paddenstoelen komen er ook veel strooiselafbrekende soorten voor. Het gaat hierbij voor een deel om soorten met een optimum in bossen, maar in open en iets drogere plekken komen ook tal van soorten van graslanden en open duinen voor zoals Aardtongen (*Geoglossum*, *Trichoglossum*) en Satijnzwammen (*Entoloma*). Door de rijkdom aan gradiënten worden ook regelmatig bedreigde en zeer zeldzame strooiselafbrekers aangetroffen zoals Forse anijschampignon (*Agaricus macrocarpus*), Dikplaatsatijnzwam (*Entoloma clandestinum*), Geelplaatstaalsteeltje (*E. xanthochroum*) en Zilverig porfierzwammetje (*Pseudobaeospora argentea*).

De soortensamenstelling van de mycorrhiza-vormende paddenstoelen wordt vooral beïnvloed door basenverzadiging van de bodem en in iets mindere mate door de beschikbaarheid van fosfaat en stikstof en de vochtigheid van de bodem (van der Heijden, de Vries & Kuyper 1999). Van een aanzienlijk deel van de soorten is het voorkomen beperkt tot jonge, basenrijke bodems, waaronder soorten als Geringde viltkop (*Inocybe agardhii*), Gewone viltkop (*I. dulcamara*), Duinvaalhoed (*Hebeloma psammophilum*), Duinpopzwam (*Laccaria maritima*), Langsporige gordijnzwam (*Cortinarius cucumisporus*) en Zwarte schotelkluiwzwam (*Helvella corium*). Oudere, zuurdere bodems worden gekenmerkt door soorten als Gele wilgengordijnzwam (*Cortinarius cinnamomeoluteus*) en Wilgenrussula (*Russula subrubens*).

De hoogste rijkdom aan bedreigde paddenstoelen is te vinden in jonge successiestadia op ontzilte, maar nog niet sterk ontkalkte duinbodems met

een invloed van basenrijk grondwater. Het gaat hierbij om Wintergroen-kruipwilgstruweel (*Pyrolo-Salicetum*), maar ook om Kruipwilgstruweel in Knopbiesvegetaties (*Junco baltici-Schoenetum nigricans*). In het Wintergroen-kruipwilgstruweel is de bodem iets verder ontwikkeld en is er sprake van ophoping van enig organisch materiaal. Kruipwilgstruweel met een hoge mycologische waarde wordt vaak ook gekenmerkt door diverse bedreigde plantensoorten zoals Klein- en Rondbladig wintergroen (*Pyrola minor* & *P. rotundifolia*), Moeraswespenorchis (*Epipactis palustris*) en Knopbies (*Schoenus nigricans*). In late successiestadia met een dikke F-laag neemt de diversiteit van de mycoflora af (van der Heijden 2000). Door het voorkomen van diverse in Europa bedreigde soorten zoals Duinpopzwam (*Laccaria maritima*), Kruipwilgzompzwam (*Alnicola tantilla*) en Vaalhoedsatijnzwam (*Entoloma excentricum*), is de mycoflora van de Nederlandse Kruipwilgstruwelen ook in internationaal opzicht belangrijk.

Kader 8.3: Mycorrhizaschimmels als kiembed voor Wintergroen

In Kruipwilgstruweel spelen sommige paddenstoelensoorten een belangrijke rol voor de vestiging en overleving van enkele zeldzame plantensoorten zoals Wintergroen en Stofzaad. De paddenstoelen waarmee deze planten samenleven vormen tegelijkertijd ectomycorrhiza met Kruipwilg of (in bos) met dennen of eiken. De plant krijgt zo een deel van haar suikers, via de paddenstoel, indirect van de Kruipwilg. Het bladgroenloze Stofzaad vormt in Nederland uitsluitend mycorrhiza met Ridderzwammen (*Tricholoma*). Dit wordt besproken bij Duinbossen (§ 15.1). Wintergroen kan samenleven met een veel breder spectrum aan mycorrhizaschimmels. Bij onderzoeken in Schotland, Duitsland en Estland werden vele tientallen paddenstoelensoorten gevonden uit onder andere de geslachten *Tricholoma*, *Russula*, *Suillus* en *Tomentella* (Tedersoo et al. 2007; Vincenot et al. 2008; Toftegaard et al. 2010; Hynson et al. 2013). In Nederlandse kruipwilgstruwelen vormt o.a. de Geringde ridderzwam (*Tricholoma cingulatum*; figuur 8.10) een belangrijke partner voor Wintergroen. Een versnelde afbraak van organisch materiaal onder invloed van lichte overstuiving, betreding of kleine wisselingen van de grondwaterstand is waarschijnlijk gunstig voor deze driehoeksrelatie.



Figuur 8.10: Wintergroen (links, foto W. Ozinga) en Geringde ridderzwam (*Tricholoma cingulatum*) (foto H. Huijser).

Tabel 8.3: Kenmerkende paddenstoelen van Kruipwilgstruweel (ruim 30 soorten, selectie).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	FR	R Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers				
<i>Alnicola tantilla</i>	V	ZZ	GE	Kruipwilgzompzwam
<i>Cortinarius albonigrellus</i>		UZ	GE	Zwarte kruipwilggordijnzwam
<i>Cortinarius cavipes</i>		ZZ	GE	Holsteelgordijnzwam
<i>Cortinarius comatus</i>		UZ	EB	Dwerggordijnzwam
<i>Cortinarius cucumisporus</i>		ZZ	GE	Langsporige gordijnzwam
<i>Cortinarius dumetorum</i>		ZZ	BE	Kruipwilggordijnzwam
<i>Cortinarius pauperculus</i>		Z	GE	Conische dwergwilggordijnzwam
<i>Cortinarius septentrionalis</i>		UZ		Noordelijke slijmsteelgordijnzwam
<i>Hebeloma collariatum</i>		VZ	TNB	Geringde wilgenvaalhoed
<i>Hebeloma psammophilum</i>	V	Z	GE	Duinvaalhoed
<i>Inocybe agardhii</i>		MA	TNB	Geringde viltkop
<i>Inocybe dunensis</i>	V	VZ	KW	Geelbruine duinvezelkop
<i>Inocybe serotina</i>	V	VZ	KW	Grote duinvezelkop
<i>Inocybe undulatospora</i>		UZ	GE	Geelbruine knobbelspoorvezelkop
<i>Inocybe vulpinella</i>		MA	KW	Kleine duinvezelkop
<i>Laccaria maritima</i>	V	ZZ	BE	Duinfopzwam
<i>Lactarius aurantiacus</i>		VA	KW	Oranje melkzwam
<i>Russula persicina</i>		VA	TNB	Kruipwilgrussula
<i>Tricholoma cingulatum</i>		VA	KW	Geringde ridderzwam
Strooiselafbrekers				
<i>Entoloma atomarginatum</i>		UZ	GE	Bruingerand staalsteeltje
<i>Entoloma coeruleoflocculosum</i>		UZ	EB	Blauwvlokkige satijnzwam
<i>Entoloma excentricum</i>		ZZ	KW	Vaalhoedsatijnzwam
<i>Entoloma resutum</i>		ZZ	KW	Grauwsteelsatijnzwam
<i>Pseudobaeospora argentea</i>		UZ	BE	Zilverig porfierzwammetje

Voorbeeldgebieden

Noordvaarder (Terschelling), Texel, Kop van Schouwen, Lauwersmeergebied, Zwanenwater en Pettemerduinen, Noordhollands Duinreservaat.

Knelpunten en maatregelen

Behoud jonge successiestadia door dynamisch kustbeheer

Voor een duurzaam behoud van de mycoflora is vooral de aanwezigheid van jonge successiestadie met voldoende gradiënten belangrijk. Het grootste knelpunt voor de mycoflora wordt gevormd door de versnelde successie van vochtige duinvalleien onder invloed van een gebrek aan dynamiek op landschapsschaal, wateronttrekking, de te hoge stikstofdepositie, en de decimering van de konijnenstand. Bij natuurlijke successie kan door ontkalking de kalkvoorraad in de bodem na tien tot twintig jaar zover zijn uitgeput dat kenmerkende soorten van basenrijke bodems verdwijnen. In duinvalleien die onder invloed staan van stuivend zand of kalkrijk grondwater kunnen kruipwilgstruwelen met basenminnende soorten het veel langer volhouden (tot een halve eeuw, zoals bijvoorbeeld op Texel; Weeda et al. 2000-2005).

De beste perspectieven voor een duurzaam behoud zijn aanwezig in gebieden met een aangroeiende kust waar op landschapsschaal ruimte is voor voldoende dynamiek van wind en water zodat de successie vertraagd wordt en er periodiek nieuwe pioniermilieus ontstaan. In Nederland is dit momenteel eigenlijk alleen het geval op de eilandkoppen van enkele Waddeneilanden

(Löffler 2008). In minder dynamische gebieden is actief beheer nodig voor het behoud of herstel van vochtige duinvalleien met een rijke mycoflora.

Stimuleren van verstuiving

Het stimuleren van de verstuiving in aangrenzende droge duinen kan helpen om de ontkalking van de bodem te vertragen zodat de successie vertraagd wordt. In uitgestoven laagtes kunnen weer geschikte omstandigheden ontstaan voor kieming van Kruiwilg. Het herstel van verstuiving kan via het creëren van openingen in de zeereep (zoals op Terschelling tussen paal 15 en 20 en bij 'De Kerf', zie kader 8.1) of via reactiveren van mobiele duinen (zoals in het Buizerdvlak in de Schoorlse Duinen). Het instuiven van kalkrijk zand kan nog verder gestimuleerd worden door zandsuppleties voor de kust (Arens 2012).

In de meeste gebieden zijn de mogelijkheden voor herstel van grootschalige dynamiek met duurzaam verstuivend zand beperkt. Hier kan het creëren en in stand houden van stuifkuilen een belangrijke bijdrage leveren aan het instuiven van kalkrijk zand. Deze stuifkuilen hebben een gemiddelde levensduur van slechts 5 jaar, maar het positieve effect op de 'verjonging' van de omgeving is groot (van den Boom et al. 2004). Het effect van het creëren van verstuiving in de zeereep en in buitenduinen op de mycoflora is positief (Groenendaal 2003; Van den Berg & Snater 2007). Dit geldt vooral voor de mycoflora van open duinen (§ 8.2), maar ook voor de mycoflora van Kruiwilgstruweel.

Hydrologisch herstel

Een goede vochtvoorziening van de bodem is van belang voor veel paddenstoelsoorten. Daarnaast is een stabiele waterhuishouding van belang voor een goede buffering van de bodem en voor de kieming van Kruiwilgen (Weeda et al. 2000-2005). In veel vochtige duinvalleien is de stroom van gebufferd kwelwater in de twintigste eeuw afgenomen, waardoor de successie versneld wordt. De laatste decennia is de waterhuishouding van veel gebieden weer verbeterd en dit heeft waarschijnlijk een gunstig effect op de mycoflora. Eén van de mooiste voorbeelden van een groot gebied met een vrijwel natuurlijke hydrologie en een rijke mycoflora is de Noordvaarder op Terschelling.

Plaggen

In gebieden met weinig dynamiek kan afplaggen, maaien en extensief beweiden de aanwezigheid van jonge successiestadia verlengen. Na het verwijderen van vegetatie en humuslaag kunnen zich al vrij snel pioniersoorten bij Kruiwilgjes vestigen zoals Kleine duinvezelkop (*Inocybe vulpinella*) (Van den Berg & Snater 2007). Enige terughoudendheid met plaggen is echter gewenst. Plaggen in duinvalleien heeft in diverse gevallen geleid tot het lokaal verdwijnen van populaties van zeldzame paddenstoelsoorten (waaronder de internationaal bedreigde Karmozijnwasplaat, *Hygrocybe phaeococcinea*) terwijl het onduidelijk is in welke mate er herstel optreedt van bedreigde paddenstoelen (Arnolds & Veerkamp 2008).

Begrazing

Begrazing van Kruiwilgstruwelen met behulp van grote herbivoren is in praktijk alleen goed mogelijk als het gaat om grotere gebieden met voldoende variatie. Extensieve begrazing is in dit geval gunstig voor de verjonging van Kruiwilg en daarmee indirect voor de mycoflora. Een mooi voorbeeld van langdurig begraasd Wintergroen-Kruiwilgstruweel met een rijke mycoflora is te vinden in het Lauwersmeergebied. Op basis van de beperkte gegevens lijkt

extensieve begrazing geen negatief effect te hebben op mycorrhiza-vormende paddenstoelen (Saravesi et al. 2011), mits er geen verruiging optreedt. Begrazing met grote grazers heeft verder een faciliterend effect op konijnen. Op Terschelling kon duindoorn zich sterk in Kruiwilgstruweel uitbreiden nadat de konijnenstand was gedecimeerd. Indien er een relatief groot oppervlak aan natte duinvalleien in een gebied voorkomt, verdient zomerbeweiding de voorkeur. Anders bestaat het risico dat er 's winters bij hoge grondwaterstand teveel schade ontstaat door vertrapping en verruiging met een negatief effect op de mycoflora (Jalink 2011). Een alternatief is het uitrasteren van natte terreindelen. Voor het herstel van verruigde natte duinvalleien is een maaironde veelal noodzakelijk voordat extensieve beweiding wordt toegepast (Kuiters 2004).

8.4 Duinheide (N08.04)

Karakteristiek

Duinheide omvat de droge tot natte heiden in de kustduinen. Duinheide komt tot ontwikkeling op ontkalkte bodems met een humuslaag. De vegetatie wordt gedomineerd door dwergstruiken als Struikhei, Kraaihei en Gewone dophei en soms een kleiner aandeel Kruiwilg en Grote veenbes. In het beheertype 'Open duin' (N08.02) leidt het vastleggen van de duinen door de vegetatie tot humusvorming in de bodem waardoor de toplaag zuurder wordt en daardoor geschikt voor de vestiging van heide. Op ontkalkte zandige stukken in oude duinen ontwikkelen zich vanuit duingraslanden droge vormen van duinheide. Vochtige vormen van duinheide kunnen na verloop van tijd ontstaan uit oudere en zure vormen van het beheertype 'Vochtige duinvalleien' (N08.03). Oude, onbegraste duinheide, vaak met Kraaihei en Kruiwilg, vormt een dikke laag ruwe humus waarop na verloop van tijd ruigten met Duinriet en Wilgenroosje kunnen ontstaan. Door geleidelijke overstuiving van heiden kunnen weer jongere heiden met overgangen naar open duinen ontstaan. De variatie in microklimaat en bodemvocht in duinheide is groot en duinheide komt voor op schaduwrijke en vochtige noordzijden van duinen, met dichte mostapijten, maar ook op zeer zonnige zandige plekken, met pioniers en korstmossen en in oude vochtige duinvalleien. Bij de bodemontwikkeling in duinheiden ontstaat een minder sterk ontwikkelde humuslaag dan in binnenlandse heide (hoofdstuk 7) doordat de bodem beter gebufferd is tegen verzuring (Barkman 1990; Diemont et al. 2013).

Door het intensieve gebruik van de duinen kwam duinheide enkele honderden jaren geleden nauwelijks voor in de Nederlandse duinen, maar het areaal is de laatste jaren gegroeid tot enkele duizenden hectaren. In vergelijking met binnenlandse 'Droge heide' verloopt in 'Duinheide' de ontwikkeling naar struweel en bos veel trager (Ellenberg 1988; Weeda et al. 2000-2005). Vooral in Duinheide met Kraaihei kiemen boomsoorten als berk en eik slecht.

Mycoflora

Duinheide omvat twee Natura 2000 habitattypen met een sterk overeenkomstige mycoflora: Duinheiden met Kraaihei (H2140) en Duinheiden met Struikhei (H2150). Het belangrijkste verschil in mycoflora is het hogere aandeel vochtminnende soorten in Duinheiden met Kraaihei door het vochtiger microklimaat (Barkman 1990). Bovendien kan Kruiwilg met de daaraan verbonden mycorrhiza-vormende paddenstoelen zich tussen Kraaihei

nog geruime tijd handhaven. Duinheiden met Kraaihei zijn hierdoor over het algemeen iets soortenrijker dan Duinheiden met Struikhei (Barkman 1990; Lüderitz 2001).

In vergelijking met het beheertype 'Open duinen' zijn Duinheiden vrij soortenarm en de mycoflora vertoont veel overeenkomsten met die van binnenlandse 'Droge heide'. Voor een uitgebreidere bespreking wordt daarom verwezen naar § 7.1. Een belangrijk verschil in milieucondities ten opzichte van binnenlandse heide wordt gevormd door de overgangen naar open duinen en duinvalleien met talrijke gradiënten. Juist deze gradiëntsituaties kunnen rijk zijn aan paddenstoelen met kenmerkende duinsoorten zoals de Heideaardster (*Geastrum schmidelii*; figuur 8.11). Op de overgang naar open duinen komen bij de voet van duinen bijvoorbeeld vaak smalle stroken met een heischrale vegetatie voor met een relatief constante beschikbaarheid van bodemvocht. Hierin komen diverse paddenstoelen voor die hun optimum hebben in heischrale (duin)graslanden, zoals diverse soorten Wasplaten, Satijnzwammen, Aardtongen en Knotszwammen (zie § 8.2). Aan de vochtige kant kunnen vooral overgangen naar vochtige duinvalleien met Kruipwilg mycologisch rijker zijn (zie § 8.3). Het voorkomen van Kruipwilg is niet tot het habitatype 'Kruipwilgstruweel' beperkt en de soort kan zich lang handhaven in Duinheiden.

Er zijn slechts weinig soorten die hun optimum in Duinheide zelf hebben. Een zeer zeldzame soort die kenmerkend is voor duinheide met enige dynamiek door stuivend zand is de Zandaardtong (*Geoglossum arenarium*; figuur 8.12). Deze in Europa bedreigde soort die groeit op ondergestoven organisch materiaal. Ze is in Nederland sterk achteruitgegaan en is recent gevonden in de duinen van de duinen van Terschelling en in de Schoorlse Duinen en groeit opvallend vaak samen met de Heideknotszwam. In de Schoorlse Duinen heeft ze haar optimum in de zandige randen van heideveldjes in duinvalleien achter de zeereep. Deze heideveldjes bestaan hoofdzakelijk uit Kraaiheide gemengd met Struikheide en op de vochtige plekken wat Gewone dopheide (Roobeek 2009).



Figuur.8.11: De Heideaardster (G. schmidelii) is een kenmerkende soort van mosrijke duinen op kalkhoudende tot zwak zure bodem. Ze groeit zowel in duingraslanden als in duinheide (foto H. Huijser).



Figuur 8.12: De Zandaardtong (Geoglossum arenarium) is een internationaal bedreigde soort van dynamische duinheide en binnenlandse stuifzandheiden met Kraaihei (hier samen met Heideknotszwam, Foto C. Roobeek).

Bosjes in duinheide en overgangen naar het beheertype 'Duinbossen' kunnen een belangrijk biotoop vormen voor diverse mycorrhiza-vormende paddenstoelen waaronder Narcisamaniet (*Amanita gemmata*), Viltige maggizwam (*Lactarius helvus*), Kleine berkenrussula (*Russula nitida*), Koeienboleet (*Suillus bovinus*) en Bruine ringboleet (*Suillus luteus*; figuur 8.13).

In begraasde duinheide komen diverse mestpaddenstoelen voor die afhankelijk zijn van vezelrijke mest zoals Geringde vlekplaat (*Panaeolus semiovatus*) en Grote speldenprikzwam (*Poronia punctata*).



*Figuur 8.13: Gradiënten tussen bossen en schrale open habitattypen, zoals duinen en heide, kunnen een belangrijk biotoop vormen voor diverse mycorrhiza-vormers zoals de aan dennen gebonden Bruine ringboleet (*Suillus luteus*) (foto W. Ozinga).*

Voorbeeldgebieden

Ameland, Terschelling, Vlieland, Callantsoog, Zwanenwater, Schoorlse Duinen, Noordhollands Duinreservaat.

Knelpunten en maatregelen

De knelpunten voor Duinheide zijn vergelijkbaar met die voor Droge heide maar vermesting heeft in Duinheide vermoedelijk een minder groot effect gehad op de mycoflora door de beter gebufferde bodem. Hierdoor is plaggen zelden nodig.

De mycoflora van duinheide is betrekkelijk soortenarm en over het algemeen zijn geen specifieke maatregelen nodig. Voor de mycoflora is het vooral gunstig om voldoende gradiënten te behouden met open duinen en duinbossen. Over het algemeen zal versterking van de natuurlijke dynamiek op landschapsschaal hiervoor de beste garanties bieden (verstuing, extensieve begrazing, betreding van paden).

In duinheide kan sterke opslag van Berk, Amerikaanse vogelkers en dennen een knelpunt vormen. Over het algemeen pakt begrazing in Duinheide waarschijnlijk gunstig uit voor de instandhouding van de heide en de daarmee geassocieerde mycoflora (Van Til 2006; Roobeek 2009; Jalink 2011). Schapen en paarden lijken voor het tegengaan van opslag van houtige gewassen in duinheide beter geschikt dan runderen (Kuiters 2004). Wel is het van belang dat de begrazingsdruk niet te hoog is, zodat een open maar gevarieerde vegetatiestructuur kan ontstaan met zowel open, zandige plekken als meer begroeide plekken. Ruimtelijke variatie in de mate van bosopslag (met gradiënten naar Duinbossen en voldoende open plekken) kan op termijn bijdragen aan de mycologische waarde.

9 Schorren of kwelders (N09)

9.1 Schor of kwelder (N09.01)

Karakteristiek

Dit beheertype omvat laaggelegen zandige of slikkige gronden die onder invloed staan van getijdewerking. Ze zijn begroeid met pioniergemeenschappen, ruigten en graslanden van zoutminnende en zouttolerante vegetaties. De laagste delen worden dagelijks overstroomd door zeewater, de hoogste delen slechts af en toe.

Mycoflora

Kwelders vormen een extreem milieu voor paddenstoelen en slechts een zeer beperkt aantal soorten is bestand tegen de combinatie van hoge zoutconcentraties en periodieke overstroming. Binnen dit beheertype is slechts één Natura 2000 habitattypen relevant voor paddenstoelen: 'Schorren en zilte graslanden' (H1330)'.

In de lager gelegen kwelders komen vrijwel geen paddenstoelen voor en de weinige soorten die hier een marginaal bestaan kunnen leiden zijn vaak beperkt tot specifieke microhabitats zoals aangespoeld wrakhout. Specifieke kweldersoorten zijn vooral te vinden onder de Zakjeszwammen (Ascomyceten) en onder de 'microfungi'. Een opvallende specialist onder de Zakjeszwammen is de recent beschreven variëteit van Echt moederkoren die op Slijkgras groeit ('Slijkgrasmoederkoren', *Claviceps purpurea* var. *spartinae*). Deze moederkorensoort verspreidt zich via de vorming van grote *sclerotia* (knolletjes van schimmelweefsel) die zijn aangepast aan het drijven op zout water (Duncan et al. 2002; Razoutová et al. 2002). Uit Nederland is deze soort nog niet bekend, maar hij valt hier wel te verwachten.

De wat milieucondities betreft iets minder extreme hoge kwelders (*Armerion maritima*) zijn iets minder arm aan paddenstoelen, maar onder de grotere paddenstoelen komen vrijwel geen exclusieve kweldersoorten voor. In jaren met veel neerslag verzoet de hoge kwelder tijdelijk en in zulke jaren treden verspreid enkele graslandsoorten op, bijvoorbeeld Kleine satijnzwam (*Entoloma minutum*) en de Modderzwavelkop (*Hypholoma subericeum*). Het zeer zeldzame Zeerusruitertje (*Marasmiellus trabutii* var. *trabutii*) groeit op dode stengels en bladscheden van Zeerus. Daarnaast zijn er diverse zouttolerante soorten die ook in het binnenland in zilte milieus voor kunnen komen. Het bekendste voorbeeld is de zeldzame Kwelderchampignon (*Agaricus bernardii*). Daarnaast komt ook een handvol Champignon-soorten af en toe in kwelders voor waaronder Gewone weidechampignon (*Agaricus campestris*; figuur 12.3) en de zeer zeldzame Steppechampignon (*Agaricus pampeanus*). De Champignon-soorten lijken vooral voor te komen in beweide kwelders. Langs vloedmerken komen diverse stikstofminnende soorten voor. Naast vrij algemene ruderaal soorten zoals de Paarssteelschijnridderzwam (*Lepista saeva*), kunnen hier soms zeldzaamheden gevonden worden als de Lederster (*Mycenastrum corium*).

De grootse soortenrijkdom is te vinden langs de vochtige, kalkrijke randen van kleine duintjes zoals die in sommige hoge kwelders te vinden zijn. Hier kunnen soorten voorkomen die kenmerkend zijn voor de open kalkrijke duinen (zie § 8.2) bijvoorbeeld enkele Knotszwam-soorten zoals Grijze knotszwam (*Clavaria daulnoyi*) en Donkere knotszwam (*Clavaria greletii*).

Voorbeeldgebieden

Boschplaat en Cupido's Polder (Terschelling), Oosterkwelder (Schiermonnikoog), Rottumerplaat, Oosterschelde

Knelpunten en maatregelen

Kwelders zijn nogal arm aan paddenstoelensorten en er zijn geen specifieke knelpunten voor de mycoflora.

10 Vochtige en natte schraalgraslanden (N10)

Samenvatting

Dit hoofdstuk omvat blauwgraslanden (inclusief Veldrusschraallanden), heischrale graslanden en dotterbloemhooilanden. De mycoflora bestaat alleen uit saprotrofe soorten op dode kruiden, strooisel en humus. Vochtige heischrale graslanden kunnen tamelijk soortenrijk zijn, blauwgraslanden zijn vrij arm aan soorten en dotterbloemhooilanden uitgesproken soortenarm. Ook de dichtheid van vruchtlichamen is in de twee laatste vegetatietypen meestal klein. Van de paddenstoelen die in vochtig schraalland groeien, is een groot deel wel zeer kenmerkend. De meeste karakteristieke soorten zijn, ook internationaal gezien, zeldzaam en staan op de Rode Lijst. Deze soorten komen bijna alleen voor in graslanden met een oud, ongestoord bodemprofiel. Ze ontbreken vrijwel in jonge schraallanden op ontgronde landbouwgrond.

Het gebruikelijke beheer van maaien en afvoeren, eventueel in combinatie met extensieve nabeweiding, voldoet ook voor paddenstoelen. Verdroging, vermessing en verzuring beïnvloeden niet alleen de vegetatie negatief, maar ook de mycoflora. Sommige soorten hebben een signaalfunctie wat betreft deze veranderingen. De meeste kenmerkende fungi van vochtige schraallanden kunnen langdurige inundatie slecht verdragen. In gebieden die 's winters regelmatig langer dan enkele weken onder water staan zijn nauwelijks paddenstoelen te vinden. In natte gebieden met een microreliëf zijn de iets hoger gelegen delen veel rijker aan soorten dan de lagere delen. Door vernatting is de mycoflora in sommige schraallandreservaten recent sterk achteruit gegaan. Verhoging van de waterstand kan voor de mycoflora dus ongunstig zijn en vraagt om een zorgvuldige afweging.

10.1 Nat schraalland N10.01)

Karakteristiek

Het beheertype 'Nat schraalland' valt goeddeels samen met het Natura 2000-habitatype N6410, Blauwgraslanden, maar ook vochtige varianten van heischraal grasland (habitatype H6230) worden in dit hoofdstuk besproken. Dit beheertype omvat volgens de Index Natuur en Landschap (Schipper & Siebel 2009) zeer oud grasland dat door agrarisch beheer tot stand is gekomen. Er zijn echter ook voorbeelden van natte schraallanden die recent zijn ontstaan door natuurontwikkeling op afgegraven grond of het kappen van Elzenbroekbos (o.a. in de Lemselermaten; mond. med. M. Horsthuis). De bodems kunnen bestaan uit veen, zand of leem en zijn voedselarm en doorgaans matig zuur tot basisch van karakter. Kenmerkend is de hoge grondwaterstand, in de winter vaak tot aan of net boven het maaiveld, in de zomer tot enkele decimeters daaronder. In ongestoorde situaties is er sprake van toevoer van basen via grondwater of door periodieke inundaties, bijvoorbeeld in beekdalen. Het beheer bestaat uit jaarlijks maaien en afvoer van het maaisel. Nabeweiding komt zelden voor wegens kans op vertrapping

van de gevoeligheid van de slappe zode. Bemesting is geheel afwezig of uiterst gering en incidenteel. Nat schraalland bestaat vaak uit een mozaïek van vegetatietypen, met als belangrijkste componenten blauwgrasland (Associatie *Cirsio-Molinietum*), kleine-zeggevegetaties (vooral *Caricion nigrae*, zeer zelden en over zeer geringe oppervlakten ook *Caricion davallianae*). Deze vegetatietypen worden hier gezamenlijk behandeld omdat de mycologische kennis van deze vegetaties vrij beperkt is en doorgaans niet genoeg gedetailleerd om onderscheid te maken tussen de verschillende typen.

Vochtige heischrale graslanden worden in dit hoofdstuk apart behandeld. Zij vormen landschappelijk en vegetatiekundig een overgang tussen de hiervoor genoemde vegetatietypen en vochtige heidevegetaties. De vochtige heischrale graslanden behoren in het pleistocene deel van ons land tot de associatie van Klokjesgentiaan en Borstelgras (*Gentiano pneumonanthes-Nardetum*) met als kenmerkende planten onder andere Heidekartelblad (*Pedicularis sylvatica*) en Liggende vleugeltjesbloem (*Polygala serpyllifolia*) (Schaminée et al. 1996). De tegenhanger van deze associatie in de binnenduinen (Associatie van Maanvaren en Vleugeltjesbloem) wordt besproken bij de Grijze duinen. In de binnenlandse heischrale graslanden zijn soorten als Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) en Klokjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) gemeenschappelijk met blauwgraslanden, waarvan ze verder onder meer afwijken door het constante optreden van Struikhei (*Calluna vulgaris*) en Gewone dophei (*Erica tetralix*). De standplaats van heischrale graslanden is zuurder, armer aan basen en nutriënten en staat niet of weinig onder invloed van basenrijk grond- of kwelwater. Daardoor vormt zich ook eerder een laagje onverteerd grof strooisel. De mycoflora van vochtige heischrale graslanden wijkt sterk af van die van blauwgraslanden (Arnolds 1981) en wordt in dit hoofdstuk apart behandeld. Vegetatiekundig worden ze met hun drogere tegenhangers tot één verbond van heischrale graslanden gerekend (Schaminée et al. 1996). Droge heischrale graslanden komen aan de orde in hoofdstuk 11.

10.1.1 Blauwgrasland

Mycoflora

Biodiversiteit

Natte schraallanden, met name blauwgraslanden, kunnen heel rijk zijn aan vaatplanten (Schaminée et al. 1996). Hierbij vergeleken is de paddenstoelenflora betrekkelijk arm. Volgens de standaardlijst van paddenstoelen in Nederland (Arnolds & Van den Berg 2013) zijn 14 soorten kenmerkend voor blauwgraslanden en kleine zeggevegetaties (tabel 10.1). De enige mycosociologische studie van dit vegetatietype is verricht in vijf proefvlakken in Drenthe (Arnolds 1981). Het gemiddelde aantal soorten per proefvlak van circa 500 m² bedroeg destijds over drie jaar 19, met een minimum van 14 en een maximum van 35. Het aantal vruchtlichamen is uiterst variabel, maar doorgaans vrij gering met een gemiddelde dichtheid van 470 (27-1435) vruchtlichamen per jaar per 1000 m². Mycologische excursies in andere blauwgraslandreservaten bevestigen het hierboven geschetste beeld van een lage dichtheid aan vruchtlichamen en betrekkelijke soortenarmoede. Wel werden in ieder blauwgrasland dat in een geschikt seizoen werd bezocht enkele zeldzaamheden en Rode-lijstsoorten aangetroffen. Daarbij waren de drogere delen steeds het meest interessant. Voor zo ver bekend bestaat er geen correlatie met vindplaatsen van bijzondere vaatplanten. Bij de paddenstoelen spelen plaatjeszwammen de belangrijkste rol, in het bijzonder Satijnzwammen (genus *Entoloma*). Tien van de 14 kenmerkende soorten horen tot dat geslacht. Sommige zijn opvallend

en goed in het veld te herkennen maar voor veel soorten is de determinatie specialistenwerk. Soms zijn ook kleurrijke Wasplaten (*Hygrocybe*) vrij talrijk, maar het aantal soorten is beperkt.

Functionele diversiteit

De paddenstoelenflora van blauwgrasland omvat hoofdzakelijk afbrekers van strooisel en humus en soorten die, al dan niet parasitisch, samen leven met mossen. Enkele soorten zijn typisch voor kale, venige plekjes in de vegetatie, ontstaan door maaiapparatuur of de activiteit van gravende zoogdieren. Het meest kenmerkend voor dit micromilieu is het Schelptrechttertje (*Omphalina acerosa*). Mestpaddenstoelen zijn zeer schaars en vrijwel beperkt tot keutels van wilde zoogdieren, zoals reeën en hazen. Een opmerkelijke specialist is de zeldzame Blanke pronkridder (*Tricholomella constricta*) die een paar keer is gevonden op lokaal met stikstof verrijkte plekjes door urine van dieren of vergane vogelkadavers (met name onder een hoogspanningsleiding). Hij lijkt een voorkeur te hebben voor dergelijke microhabitats in natte schraallanden. Houtpaddenstoelen spelen in deze vegetaties geen rol.

Daarnaast zijn in blauwgraslanden geregeld mycorrhizapaddenstoelen aanwezig als Kruiwilg (*Salix repens*) deel uitmaakt van de vegetatie, bijvoorbeeld de Wilgenvezelkop (*Inocybe salicis*), Dwergvaalhoed (*Hebeloma pusillum*) en Geurige wilgenrussula (*Russula laccata*; figuur 14.5). Onder invloed van basische kwel kunnen hier soms zeer zeldzame soorten bijkomen, zoals in het gebied van de Elperstroom de Stekelspoorvezelkop (*Inocybe calospora*) en Valse satijnvezelkop (*I. paludinella*). Deze mycorrhiza-vormers kunnen het afmaaien van Kruiwilg goed verdragen en mogelijk reageren ze daar zelfs positief op. Recent is in een droog schraalland aangetoond dat de Zeegroene zegge (*Carex flacca*) ectomycorrhiza kan vormen met sommige Gordijnzwammen (*Cortinarius spec.*), met name uit het ondergeslacht *Dermocybe* (Harrington & Mitchell 2002). Het is mogelijk dat dit ook bij zeggesoorten in natte schraallanden voorkomt. Met name de Boomloze gordijnzwam (*Cortinarius croceoconus*) en de Kaneelkleurige gordijnzwam (*C. cinnamomeus*) worden geregeld in blauwgraslanden gesignaleerd, soms op aanzienlijke afstand van Kruiwilg. Het is onbekend hoe vaak ectomycorrhiza bij zeggesoorten of met andere planten uit de Cypergrassenfamilie (*Cyperaceae*) voorkomt en hoe belangrijk deze symbiose is voor de instandhouding van de vegetatie (Muthukumar *et al.* 2004).

Vaak worden in blauwgraslanden ook vruchtlichamen gevonden van mycorrhizapaddenstoelen die verbonden zijn met wortels van elzen, wilgen en andere bomen die geïsoleerd in het grasland staan of in bosjes en boomsingels grenzend aan het schraalland (zie § 14.2, Hoog- en laagveenbos). De afstand tot bomen en struiken kan soms ruim tien meter bedragen.

Betekenis van de mycoflora

Dat blauwgraslanden betrekkelijk arm zijn aan soorten wil nog niet zeggen dat hun mycologische waarde gering is. Van de 14 kenmerkende soorten paddenstoelen staan er 13 (93%) op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Daarnaast komen er tal van bijzondere en bedreigde soorten voor die volgens de huidige inzichten gerekend worden tot de karakteristieke soorten van heischrale graslanden, veenmosrietlanden of kalkmoerassen. Het is goed mogelijk dat een deel daarvan in werkelijkheid hun optimum heeft in natte schraallanden, maar dit kan momenteel niet goed worden ingeschat door de kleine oppervlakte van deze vegetaties, hun vaak gestoorde waterhuishouding en wegens onvoldoende mycologisch onderzoek in dit vegetatietype.



Figuur 10.1: De Porfiersatijnzwam (*Entoloma porphyrophaeum*) kan wel twee decimeter hoog worden en is daarmee de grootste kenmerkende paddenstoel van blauwgraslanden, maar ook een van de zeldzaamste (foto E. Arnolds).

Kenmerkende soorten

Tabel 10.1: Kenmerkende paddenstoelen van blauwgrasland (14 soorten, selectie). Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Entoloma atrocoeruleum</i>		ZZ	GE	Zwartblauwe satijnzwam
<i>Entoloma caesiocinctum</i>		MA	KW	Bruine zwartsneesatijnzwam
<i>Entoloma porphyrophaeum</i>	V	Z	BE	Porfiersatijnzwam
<i>Entoloma pseudocoelestinum</i>	V	VZ	KW	Blauwbruin staalsteeltje
<i>Hygrocybe glutinipes</i>	V	VZ	KW	Hooilandwasplaat
<i>Hygrocybe ortoniana</i>	V	VZ	KW	Kleverige wasplaat
<i>Omphalina acerosa</i>	V	MA	BE	Schelptrechtertje

Een groot aantal soorten uit andere typen schraalland, heischrale graslanden, kalkmoerassen en veenmosrietlanden wordt regelmatig in blauwgraslanden waargenomen. Ze indiceren in meer of mindere mate goed ontwikkelde vegetaties (zie tabel 10.2).

Tabel 10.2: Overige indicatorsoorten van goed ontwikkeld blauwgrasland

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Soorten van vochtig hooiland			
<i>Agrocybe elatella</i>	VA	KW	Moerasleemhoed
<i>Galerina hygrophila</i>	ZZ	BE	Beemdmosklokje
Soorten van droog schraalland en kruidenrijk grasland			
<i>Clavulinopsis helvola</i>	A	GE	Gele knotszwam
<i>Hygrocybe conica</i> var. <i>conica</i>	A	TNB	Zwartwordende wasplaat
<i>Hygrocybe insipida</i>	MA	KW	Kabouterwasplaat
<i>Hygrocybe psittacina</i>	A	GE	Papegaaizwammetje
Soorten van heischrale graslanden en vochtige heide			
<i>Entoloma conferendum</i>	A	GE	Sterspoorsatijnzwam
<i>Entoloma formosum</i>	Z	GE	Gele satijnzwam
<i>Hygrocybe laeta</i>	MA	KW	Slijmwasplaat
<i>Mycena adonis</i>	VA	KW	Adonismycena
Soorten van veenmosrietlanden			
<i>Hygrocybe helobia</i>	MA	BE	Broos vuurzwammetje
Soorten van kalkmoerassen			
<i>Hygrocybe conica</i> var. <i>conicopalustris</i>	VZ	TNB	Zwartwordende wasplaat (var.)
Soorten van moerasbossen			
<i>Entoloma minutum</i>	VA	TNB	Kleine satijnzwam

Storingsindicatorsoorten voor blauwgrasland

Hieronder worden enkele paddenstoelen genoemd die duiden op verstoring van de optimale omstandigheden in blauwgraslanden door verdroging, verzuring en/of vermesting (tabel 10.3). Hun optreden of eventuele toename geven een signaal aan beheerders dat er ongunstige ontwikkelingen in blauwgraslanden optreden die mogelijk om compenserende maatregelen vragen. Verdroging, verzuring en vermesting treden meestal gecombineerd op, vooral op veengronden, en een deel van de hieronder genoemde soorten reageert op meer dan één factor. Alleen de belangrijkste indicatie is aangegeven.

Tabel 10.3: Indicatorsoorten voor verdroging, verzuring en vermesting

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Indicatoren voor verdroging			
<i>Cystoderma amianthinum</i>	A	TNB	Okergele korrelhoed
<i>Entoloma sericeum</i>	ZA	TNB	Bruine satijnzwam
<i>Hygrocybe miniata</i>	A	TNB	Gewoon vuurzwammetje
<i>Marasmius oreades</i>	ZA	TNB	Weidekringzwam
<i>Mycena pura</i>	ZA	TNB	Elfenschermpje
Indicatoren voor verzuring			
<i>Galerina pumila</i>	A	TNB	Honinggeel mosklokje
<i>Hypholoma elongatum</i>	A	TNB	Bleke moeraszwavelkop
<i>Lyophyllum palustre</i>	VA	GE	Veenmosgrauwkop
<i>Mycena cinerella</i>	A	TNB	Grijze mycena
<i>Mycena pelliculosa</i>	VA	KW	Heidekleefsteelmycena
Indicatoren voor vermesting			
<i>Bolbitius titubans</i>	ZA	TNB	Dooiergele mestzwam
<i>Clitocybe agrestis</i>	ZA	TNB	Bleke veldtrechterzwam
<i>Conocybe spec.</i>	ZA	TNB	Breeksteeltje (alle soorten)
<i>Panaeolus fimicola</i>	A	TNB	Grauwe vlekplaat
<i>Psilocybe semilanceata</i>	A	GE	Puntig kaalkopje

Voorbeeldgebieden

Wijnjeterperschar, Elperstroom, Veerslootlanden, Luttenbergerven, De Bruuk, de Meye bij Nieuwkoop.

Knelpunten en maatregelen

De oppervlakte aan blauwgraslanden is de afgelopen eeuw dramatisch verminderd en daarmee ook het biotoop voor sommige kenmerkende paddenstoelen. Behoud van de huidige relictten, en zo mogelijk uitbreiding naar aanpalende gebieden is dan ook van groot belang, ook voor de mycoflora. Veldexpertise wijst uit dat de meeste kenmerkende paddenstoelen zich in zulke natuurontwikkelingsgebieden pas in een laat stadium van graslandsuccessie vestigen, na een aantal vrij kritische plantensoorten. Bremer (2005) heeft de ontwikkeling van vegetatie en mycoflora onderzocht op afgegraven laagveen, grenzend aan blauwgraslandreservaat de Veerslootlanden nabij Staphorst. Zeven jaar na de inrichting waren er in de nog open vegetaties op de afgegraven percelen duidelijke indicaties voor de geleidelijke ontwikkeling van blauwgrasland en veenmosrietland met onder meer vestigingen van Blonde zegge (*Carex hostiana*) en Blauwe knoop (*Succisa pratensis*). De paddenstoelenflora was met 20 soorten (waarvan de helft mycorrhizavormers bij opgeslagen boompjes) nog schamel ontwikkeld. Karakteristieke soorten van blauwgraslanden ontbraken nog geheel, maar indicatorsoorten als Moerasleemhoed (*Agrocybe elatella*) en Sterspoorsatijnzwam (*Entoloma conferendum*) wijzen wel op een ontwikkeling van de mycoflora in de richting van vochtige en natte schraallanden. Mogelijk is een zekere mate van ontwikkeling van het humusprofiel nodig voordat schraallandpaddenstoelen zich kunnen vestigen. Daarom dient men zeer

terughoudend te zijn met plag- of graafwerk in bestaande blauwgraslanden, want dat betekent het verdwijnen van de kenmerkende paddenstoelen voor een groot aantal jaren, zo niet voorgoed (zie hst 20, kennislacune A2, B3).

Het gangbare beheer van maaien en afvoeren is ook voor de mycoflora gunstig. Het achterwege laten van maaien leidt binnen enkele jaren tot toename van de dominantie van enkele planten, zoals Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en ruigtekruiden, en op langere termijn tot de ontwikkeling van moerasbos. Daarmee verdwijnen de kenmerkende paddenstoelen.

Het meest kritieke onderdeel bij het behoud van blauwgraslanden is de waterhuishouding. Bij verdroging door een te lage grondwaterstand nemen soorten als Pijpenstrootje en Hennegras (*Calamagrostis canescens*) sterk toe. Als baserijk grondwater niet meer in de wortelzone kan komen en vervangen wordt door stagnerend regenwater treedt verzuring op, waardoor planten als veenmossen (*Sphagnum spec.*) en Veenpluis (*Eriophorum angustifolium*) zich uitbreiden, met in hun gevolg paddenstoelen van vochtige heischrale graslanden en zure veenmoerassen (zie hoofdstuk 5). Bovendien kan verdroging leiden tot het veraarden van veen en dientengevolge stikstofverrijking in de wortelzone. Ook dit proces uit zich in veranderingen in de mycoflora. Enkele indicatoren van vermesting zijn in bovenstaande tabel aangegeven. De meeste blauwgraslandrelicten hebben of hadden van verdroging te lijden en men tracht door hydrologische maatregelen de grondwaterstand te verhogen, vaak met langdurige inundaties in het winterhalfjaar als gevolg. Hier kan een conflictsituatie ontstaan tussen vegetatiekundige en mycologische belangen. Uit enkele case studies blijkt dat de meeste paddenstoelen van blauwgraslanden niet bestand zijn tegen inundaties van een week of langer, vermoedelijk als gevolg van zuurstofgebrek van de mycelia. Waterstanden gelijk aan of net onder het maaiveld lijken in het algemeen wel goed te worden doorstaan. Een voorbeeld is het blauwgraslandreservaat De Reitma bij Elp (Drenthe). Hier heeft een veranderde hydrologie geleid tot dergelijke langdurige inundaties en daardoor is er van de eertijds rijke en bijzondere mycoflora (Arnolds 1981) weinig over, zoals hernieuwde inventarisaties tussen 2005 en 2011 hebben aangetoond (Arnolds, n.p.). De enige plekken met karakteristieke soorten liggen nu hoog op de flanken van het beekdal, waar eertijds ook vegetatiekundig interessante overgangen voorkwamen naar matig vochtig heischraal grasland. Het heischrale element is hier nagenoeg verdwenen en daarmee ook een aantal zeer zeldzame paddenstoelen, met name veel Satijnzwammen (Arnolds in Provincie Drenthe 2010). Een ander voorbeeld zijn de Rotstergaaster Wallen in het dal van de Tjonger bij Heerenveen, een uitgestrekt onbemest tot licht bemest oud grasland (ten dele blauwgrasland) met een afwisseling van ruggeltes en lage delen. Het is hier opvallend dat op de koppen een rijke mycoflora aanwezig is met veel soorten Wasplaten, terwijl 's winters geïnundeerde delen zeer arm zijn aan soorten. Ook Bremer (in druk) vond in het dal van de Overijsselse Vecht een negatief verband tussen de soortenrijkdom van de mycoflora en de overstromingsduur. Van de meeste Nederlandse blauwgraslanden is de mycoflora onvoldoende tot slecht bekend. Gezien de vele bijzondere soorten en de grote internationale verantwoordelijkheid van Nederland voor dit vegetatietype is dit een urgente zaak (hoofdstuk 20, kennishiat A1).



Figuur 10.2: De Rotstergaaster Wallen langs de Tjonger bij Heerenveen omvat natte schraallanden en oude, onbemeste weilanden met het oorspronkelijke reliëf. Het is in mycologisch opzicht één van de belangrijkste graslanden in Nederland en is in 2013 aangewezen als 'Wasplatenreservaat' (foto E. Arnolds).

10.1.2 Vochtig heischraal grasland

Mycoflora

Biodiversiteit en functionele diversiteit

Voor vochtige heischrale graslanden zijn in ons land negen paddenstoelen kenmerkend, alle plaatjeszwammen (Arnolds & Van den Berg 2013). Hieronder zitten opvallende soorten als de Trechterwasplaat (*Hygrocybe cantharellus*), Slijmwasplaat (*H. laeta*), Heidezwavelkop (*Hypholoma ericaeum*) en Sterspoorsatijnzwam (*Entoloma conferendum*) (tabel 10.4). De meeste soorten zijn betrokken bij de afbraak van humus en strooisel; twee soorten Mosklokjes groeien op mossen. Daarnaast komen er regelmatig kenmerkende soorten in voor van vochtige heide (§ 6.4) en droog heischraal grasland (hoofdstuk 11).

In Drenthe is in de jaren zeventig een mycosociologische studie verricht in vijf proefvlakken van 150-500 m² in vochtige heischrale graslanden in Drenthe (Arnolds 1981). Met een gemiddelde aantal van 34 (21-42) soorten per proefvlak was het na de droge schraallanden van het Verbond van Gewoon struisgras (*Plantagini-Festucion*) (zie hoofdstuk 11) het meest soortenrijke graslandtype. Het gemiddelde aantal soorten was 80% hoger dan in blauwgraslanden en het gemiddelde aantal jaarlijkse vruchtlichamen per 1000 m² met 1750 (500-3000) een factor 3,7 hoger. Dit staat in verband met de minder hoge grondwaterstand en het achterwege blijven van winterinundaties in heischrale graslanden, alsmede met de grotere hoeveelheid onverteerd strooisel. Mycologische inventarisaties geven aan dat de aantallen soorten in terreinen op sterk lemige grond nog aanmerkelijk hoger kunnen zijn. Dergelijke terreinen kunnen veel zeldzame soorten bevatten, en dan weinig onderdoen voor de zeer soortenrijke droge schraallanden (hoofdstuk 11).

Betekenis van de mycoflora

Natte heischrale graslanden zijn van groot belang voor paddenstoelen wegens hun soortenrijkdom en het optreden van een aantal zeldzame en bedreigde soorten. Deze vegetaties vormen een smeltkroes van paddenstoelen uit

allerlei andere min of meer schrale vegetatietypen. Van de negen hier genoemde kenmerkende soorten staan er zeven (78%) op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Slechts twee soorten worden niet als bedreigd beschouwd.

Voorbeeldgebieden

Rotstergaaster Wallen bij Heerenveen, Eexterveld, Kleine Startbaan bij Havelte, Luttenbergven bij Lemelerveld, Willinks Weust bij Winterswijk

Tabel 10.4: Kenmerkende paddenstoelen van vochtige heischrale graslanden (9 soorten).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Entoloma conferendum</i>	V	VA	GE	Sterspoorsatijnzwam
<i>Entoloma defibulatum</i>		Z	GE	Rondsporige heidesatijnzwam
<i>Entoloma formosum</i>	V	Z	GE	Gele satijnzwam
<i>Galerina caulocystidiata</i>		ZZ	GE	Harig mosklokje
<i>Hygrocybe cantharellus</i>	V	MA	TNB	Trechterwasplaat
<i>Hygrocybe laeta</i>	V	MA	KW	Slijmwasplaat
<i>Hypholoma ericaeum</i>	V	MA	BE	Heidezwavelkop
<i>Psilocybe glutinosa</i>		UZ	VN	Glibberig kaalkopje

Knelpunten en maatregelen

Vochtige heischrale graslanden zijn zeer schaars geworden en meestal beperkt tot kleine hoekjes in lemige natte heidevelden of op de overgangen van heidevelden naar beekdalen. Er zijn slechts enkele gebieden met wat grotere aaneengesloten oppervlaktes, zoals in het Eexterveld en de Rotstergaaster Wallen. Ze zijn zeer kwetsbaar voor veranderingen in de omgeving, zoals ontwatering en ammoniumdepositie door nabijgelegen landbouwbedrijven. Heischrale vegetaties gelden als bijzonder gevoelig voor stikstofdepositie met een kritische hoeveelheid van 10-15 kg N per jaar (Dorland et al. 2011). Bij hogere waarden kunnen grassen zoals Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) gemakkelijk de overhand krijgen. Bij bemesting of hoge stikstofdepositie kunnen in de mycoflora dezelfde vermistingsindicatoren verschijnen als in blauwgraslanden (tabel 10.3). De aldaar vermelde soorten voor verdroging en verzuring zijn op heischrale graslanden echter niet van toepassing omdat deze vegetaties van zichzelf al minder nat en zuurder zijn dan blauwgraslanden.

Vergraste delen van natte heischrale graslanden worden niet zelden grootschalig geplagd in het kader van herstelbeheer. Hierbij wordt vaak alle organische stof verwijderd, inclusief de daarin levende mycelia van fungi. Het is aan te bevelen om na te gaan of op de te pluggen plekken zeldzame of bedreigde paddenstoelen voorkomen en die plekken dan zo veel mogelijk te sparen. Ten behoeve van sommige planten, zoals Klokkjesgentiaan (*Gentiana pneumonanthe*) en Heidekartelblad (*Pedicularis sylvatica*), worden lokaal kleine plekken in heischrale graslanden handmatig geplagd. Dit is uit mycologisch oogpunt in het algemeen niet bezwaarlijk. Op kleinere en grotere plagplekken vestigen zich eerst dezelfde karakteristieke pionierpaddenstoelen als in vochtige dopheidevelden (zie § 6.4).

De kenmerkende mycoflora van vochtige heischrale graslanden komt pas na enige decennia tot stand onder invloed van vorming van een humusprofiel op de minerale grond. In terreinen als het Eexterveld en Schepping bij Beilen heeft zich twintig tot dertig jaar na het verwijderen van de bouwvoor op vochtige keileem al wel een heischrale vegetatie tamelijk goed ontwikkeld, maar de mycoflora is nog fragmentarisch aanwezig (Arnolds, n.p.). Het is dus

zaak om met oudere heischrale vegetaties zorgvuldig om te gaan en, indien noodzakelijk, gefaseerd in gedeelten te plaggen, gespreid over een reeks van jaren.



Figuur 10.3. De Slijmwasplaat (*Hygrocybe laeta*) is een van de meest karakteristieke paddenstoelen voor natte tot vochtige heischrale graslanden (foto J.H. Petersen).

10.2 Vochtig hooiland (N10.02)

Karakteristiek

Het beheertype 'Vochtig hooiland' omvat grasland dat ooit ontstaan is door ontginning van moerassen of natte bossen en vervolgens in agrarisch beheer is genomen als (semi-) permanent hooiland. In vergelijking met het beheertype 'Nat schraalland' is 'Vochtig hooiland' iets productiever en minder rijk aan zegges. Het is tamelijk heterogeen en omvat enkele nogal verschillende vegetatietypen. Daarvan kan de Veldrus-associatie (*Crepido-Juncetum acutiflori*) in goed ontwikkelde vorm worden gerekend tot het Natura 2000-habitattype H6410 (blauwgraslanden) en de Kievitsbloem-associatie (*Fritillario-Alopecuretum pratensis*) tot type H6510-B (Grote vossenstaart hooilanden).

De naam 'Vochtig hooiland' suggereert een minder nat milieu dan van het natte schraalland (§ 10.1), maar in praktijk is het dikwijls natter en vaker 's winters geïnundeerd. Het wordt eveneens gekenmerkt door een hoge grondwaterstand, in de winter vaak boven het maaiveld, in de zomer tot enkele decimeters daaronder. Vochtig hooiland komt ten dele voor in dezelfde landschappen als nat schraalland, bijvoorbeeld in dalen van beken en rivieren, maar ook op ingedijkte kwelders (Texel) en in laagveen- en klei-op-veengebieden. De bodems kunnen bestaan uit veen, zand, leem of klei en zijn doorgaans matig voedselrijk en matig zuur tot basisch. Het belangrijkste verschil met de hiervoor besproken natte schraallanden is de grotere voedselrijkdom, tot stand gekomen door een vruchtbare ondergrond, bijvoorbeeld rivierklei, overstroming met voedselrijk grond- of oppervlaktewater of een beperkte mestgift. Als gevolg van deze hogere voedselrijkdom is de kruidlaag in vochtige hooilanden aanzienlijk productiever. De moslaag is doorgaans veel minder ontwikkeld. Ze worden één tot twee keer per jaar gemaaid en vaak nabeweid.

De hoofdcomponent van vochtig hooiland bestaat meestal uit diverse vormen van het Dotterbloem-verbond (*Calthion palustris*), met aan de voedselarme kant de Veldrus-associatie als overgang naar de natte schraallanden en aan de voedselrijke kant de Associatie van Gewone engelwortel en Moeraszegge (*Angelici-Cirsietum oleracei*) als overgang naar natte ruigten met Moerasspirea (*Filipendulion*) (Schaminée et al. 1996). De Kievitsbloem-associatie is kenmerkend voor vochtige klei-op-veengronden en wordt vegetatiekundig gerekend tot het Verbond van Grote vossenstaart (*Alopecurion pratensis*). Nederland heeft een grote internationale verantwoordelijkheid voor het behoud van dit vegetatietype aangezien meer dan 90% van deze vegetatie binnen de landsgrenzen voorkomt.

Ook vochtig hooiland bestaat vaak uit een mozaïek van vegetatietypen, maar in plaats van overgangen naar kleine-zeggevegetaties (Verbond *Caricion nigrae*) vinden we hier op nattere plekken vaak overgangen naar grote-zeggevegetaties (*Caricion gracilis* en *Caricion elatae*) en op minder frequent gemaaide plaatsen natte ruigten (*Filipendulion*). In de systematiek van de natuurbeheertypen wordt ook het bovenveengrasland, vooral goed ontwikkeld in Zuidoost-Drenthe, tot het vochtige hooiland gerekend. De thans bekende mycologische gegevens wijzen op sterkere gelijkenis met natte heischrale graslanden. Voor eigenschappen van de mycoflora wordt naar dat vegetatietype verwezen (§ 10.1).



Figuur 10.4: Dotterbloemhooiland in Drenthe met de Moerasleemhoed (Agrocybe elatella). Deze paddenstoel kan zich al na enkele jaren in verschralende natte graslanden vestigen (foto E. Arnolds).

Mycoflora

Biodiversiteit

Volgens de Beknopte standaardlijst van paddenstoelen in Nederland (Arnolds & Van den Berg 2013) zijn 29 soorten kenmerkend voor Dotterbloemhooilanden en verwante vochtige hooilanden. Hiervan zijn er 17 basidiomyceten (59%), alle plaatjeszwammen, waaronder vijf Satijnzwammen (*Entoloma spec.*) en twee Wasplaten (*Hygrocybe spec.*). Daarnaast worden 12 kleinere Ascomyceten (41%) als karakteristiek aangegeven. De mycoflora van vochtige hooilanden is meestal nog wat armer dan van natte schraallanden, vooral wat aantallen vruchtlichamen betreft. De enige meerjarige mycosociologische studie van dit vegetatietype is verricht in Drenthe in vijf dotterbloem-hooilanden langs de Reest en in het gebied van de Drentsche Aa (Arnolds 1981). Het gemiddelde aantal soorten per proefvlak van circa 500 m²

over drie jaar bedroeg destijds 17, met een minimum van 8 en een maximum van 23. Het aantal vruchtlichamen is doorgaans gering met een gemiddelde dichtheid van 400 (31-905) vruchtlichamen per 1000 m² per jaar. De fructificatie is zeer onregelmatig met slechts enkele bescheiden pieken in de loop van drie jaar onderzoek. Opvallend is dat er vaak een relatief goed ontwikkeld voorjaarsaspect aanwezig is met soorten als Moerasleemhoed (*Agrocybe elatella*) en Hooilandsatijnzwam (*Entoloma calthionis*).

Daarnaast zijn recent tellingen van paddenstoelen uitgevoerd in Kievitsbloemhooilanden langs de benedenloop van de Vecht bij Zwolle (Bremer, in druk). Hieruit blijkt dat ook dit vegetatietype arm is aan vruchtlichamen en soorten, in totaal 19 soorten bij looproutes van gesommeerd ruim 13 kilometer. In de natste percelen (subassociatie *calthetosum* met Dotterbloem) werden helemaal geen paddenstoelen aangetroffen. De meeste soorten kwamen voor op het hoogste deel van het gebied, waaronder vijf soorten Wasplaten. Met name de zeldzame Violetgrijze wasplaat (*Hygrocybe lacmus*) en de Grauwe barsthoed (*Dermoloma cuneifolium*) zijn kenmerkend voor oude graslanden met een ongestoorde bodem (zie hoofdstuk 11). De hooggelegen oeverstrook langs de Vecht bevatte evenwel geen bijzondere graslandsoorten. Dit deel was in de jaren tachtig bij grondwerkzaamheden verstoord. Deze bevindingen bevestigen het algemene beeld dat binnen natte graslanden de hoger gelegen delen mycologisch het meest waardevol zijn en dat bodemverstoring funest is.

De in het algemeen schamel ontwikkelde mycoflora, gecombineerd met een vaak dichte grasmatt, leidt ertoe dat vochtige hooilanden zeer weinig door mycologen worden bezocht en dus ook dat de kennis beperkt is. Over de paddenstoelen in de associaties van Harlekijn en Ratelaar (*Rhinantho-Orchietum morionis*) in de kuststreken en van Gewone engelwortel en Moeraszegge, onderdeel van deze groep vegetaties (Schaminée et al. 1996), is bijvoorbeeld niets bekend. Toch is in vochtige hooilanden veel te ontdekken, zoals mag worden afgeleid uit het feit dat uit slechts vijf intensief bestudeerde proefvlakken in Drenthe in de jaren tachtig zeven nieuwe plaatjeszwammen voor de wetenschap werden beschreven (Arnolds 1983).

Functionele diversiteit

De paddenstoelenflora van vochtige hooilanden omvat hoofdzakelijk afbrekers van strooisel en humus. Van de kenmerkende soorten horen er 14 (48%) tot deze groep. Een deel van de kenmerkende strooiselafbrekende soorten wordt gevormd door twee plaatjeszwammen en diverse kleine Ascomyceten, vooral schijfzwammetjes van 0,1-5 mm doorsnee, die rechtstreeks op afgestorven halmen van kruiden en grasachtige planten groeien (12 soorten, 41%). Zij spelen van nature een belangrijke rol in het tegengaan van strooiselaccumulatie, maar door het maai-beheer van natte schraallanden krijgen ze in de praktijk voornamelijk een kans in ongemaaide stukken van het perceel (vaak bewust beheer ten behoeve van overwinterende insecten) en langs oevers van greppels en sloten. Enkele soorten zijn typisch voor kale, venige plekjes in de vegetatie, ontstaan door maaiapparatuur of de activiteit van gravende zoogdieren. Het meest kenmerkend voor dit micromilieu is het Schelptrechttertje (*Omphalina acerosa*), dat in blauwgraslanden ongeveer even veel voorkomt. Mestpaddenstoelen zijn niet karakteristiek voor vochtige hooilanden en worden doorgaans alleen aangetroffen in percelen met nabeweidings. Zie verder § 12.2.

Een opvallend verschil met natte schraallanden is het meestal vrijwel ontbreken van mosbewonende paddenstoelen en van ectomycorrhizavormers in verband met de gewoonlijk slecht ontwikkelde moslaag en de afwezigheid

van Kruiplwilg (*Salix repens*). Wel worden in vochtige hooilanden soms vruchtlichamen gevonden van mycorrhizapaddenstoelen die verbonden zijn met wortels van bomen die geïsoleerd in het grasland staan of in bosjes en boomsingels grenzend aan het schraalland (zie § 14.2, Hoog- en laagveenbos). De afstand tot bomen en struiken kan tien meter of meer bedragen.

Betekenis van de mycoflora

Vochtige schraallanden zijn in het algemeen arm aan paddenstoelen, maar het aandeel van bijzondere soorten is aanzienlijk. Van de 29 kenmerkende soorten staan er 14 (48%) op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008), maar 13 soorten konden bij gebrek aan gegevens niet worden geëvalueerd zodat het percentage Rode-lijstsoorten van wel beoordeelde soorten in feite 88% bedraagt. Daardoor zijn ze in mycologisch opzicht wel waardevol. Dat geldt ook voor de drogere delen van Kievitsbloemhooilanden (Bremer, in druk). De werkelijke betekenis van deze graslanden is, meer nog dan van natte schraallanden, onvoldoende bekend en gedocumenteerd.

Kenmerkende soorten

Tabel 10.5: Kenmerkende paddenstoelen van vochtig schraalland (29 soorten, selectie).

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Agrocybe elatella</i>	VA	KW	Moerasleemhoed
<i>Entoloma calthionis</i>	ZZ	BE	Hooilandsatijnzwam
<i>Entoloma tibiicystidiatum</i>	Z	GE-z	Kegelcelsatijnzwam
<i>Galerina hygrophila</i>	ZZ	BE	Beemdmosklokje
<i>Heterosphaeria patella</i>	ZZ	OG	Gewoon kogelbekertje
<i>Hygrocybe glutinipes</i>	VZ	KW	Hooilandwasplaat
<i>Hygrophoropsis macrospora</i>	Z	EB	Grootsporige schijncantharel
<i>Hypholoma laeticolor</i>	UZ	GE-z	Smalsporige moeraszwavelkop
<i>Mycena bulbosa</i>	VA	TNB	Biezenmycena
<i>Myriosclerotinia curreyana</i>	MA	OG	Russenknolkelkje

Een aantal soorten uit schralere typen grasland wordt regelmatig in natte schraallanden waargenomen. Ze indiceren in meer of mindere mate goed ontwikkelde vegetaties. Voorbeelden worden genoemd in tabel 10.6.

Tabel 10.6: Overige indicatorsoorten onder de paddenstoelen voor goed ontwikkeld vochtig hooiland

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Soorten van natte schraallanden			
<i>Galerina jaapii</i>	MA	BE	Witgeringd mosklokje
<i>Omphalina acerosa</i>	MA	BE	Schelptrechertje
Soorten van andere typen schraalland			
<i>Entoloma conferendum</i>	A	GE-t	Sterspoorsatijnzwam
<i>Entoloma infula</i>	VZ	KW	Tepelsatijnzwam
<i>Hygrocybe conica</i> var. <i>conica</i>	A	TNB	Zwartwordende wasplaat
<i>Hygrocybe insipida</i>	MA	KW	Kabouterwasplaat
Soorten van zwak bemeste graslanden			
<i>Psilocybe semilanceata</i>	A	GE-t	Puntig kaalkopje
<i>Stropharia pseudocyanea</i>	MA	BE	Slanke kopergroenzwam
Soorten van voedselrijke moerassen			
<i>Entoloma albotomentosum</i>	Z	KW	Zeggesatijnzwam
<i>Epithele typhae</i>	VZ	OG	Zeggekorstje
<i>Hypholoma subericaceum</i>	VA	KW	Modderzwavelkop
Soorten van moerasbossen			
<i>Entoloma minutum</i>	VA	TNB	Kleine satijnzwam



Figuur 10.5: Het Schelptrichtertje (*Omphalina acerosa*) is een karakteristiek paddenstoeltje voor kale plekjes in natte schraallanden en vochtige hooilanden. Het groeit bijvoorbeeld op oude molshopen of op plaatsen waar een maaimachine de bodem heeft beschadigd (Foto E. Arnolds).

Storingsindicatorsoorten voor vochtig hooiland

Hieronder worden enkele paddenstoelen genoemd die duiden op verstoring van de optimale omstandigheden in vochtig hooiland door verdroging, verzuring en vermessing (tabel 10.7).

Tabel 10.7: Indicatorsoorten onder de paddenstoelen voor verdroging, verzuring en vermessing in vochtig hooiland.

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Indicatoren voor verdroging			
<i>Agaricus campestris</i>	A	GE-t	Gewone weidechampignon
<i>Clitocybe rivulosa</i>	ZA	TNB	Giftige weidetrechterzwam
<i>Entoloma sericeum</i>	A	TNB	Bruine satijnzwam
<i>Marasmius oreades</i>	ZA	TNB	Weidekringzwam
<i>Mycena olivaceomarginata</i>	ZA	TNB	Bruinsnedemycena
Indicatoren voor verzuring			
<i>Galerina atkinsoniana</i>	A	TNB	Behaard barnsteenmosklokje
<i>Galerina pumila</i>	A	TNB	Honinggeel mosklokje
<i>Hypholoma elongatum</i>	A	TNB	Bleke moeraszwavelkop
Indicatoren voor vermessing			
<i>Bolbitius titubans</i>	ZA	TNB	Dooiergele mestzwam
<i>Clitocybe agrestis</i>	ZA	TNB	Bleke veldtrechterzwam
<i>Conocybe siliginea</i>	A	TNB	Vaal breeksteeltje
<i>Panaeolina foenicisii</i>	ZA	TNB	Gazonvlekplaat
<i>Panaeolus fimicola</i>	A	TNB	Grauwe vlekplaat

Voorbeeldgebieden

Drentsche Aa gebied, Reestdal, oeverlanden Meppelerdiep, graslanden langs Zwarte Water en benedenloop van de Overijsselse Vecht, Waal en Burg op Texel, Vijfherenlanden bij Vianen, Geuldal.

Knelpunten en maatregelen

De oppervlakte aan vochtig hooiland is de afgelopen eeuw sterk verminderd en daarmee ook een biotoop voor kenmerkende paddenstoelen. Behoud van de huidige restanten, en zo mogelijk uitbreiding naar aanpalende gebieden is van groot belang, ook voor de mycoflora. Het gangbare beheer van maaien en afvoeren is voor behoud van de mycoflora essentieel. Het achterwege laten van maaien leidt binnen enkele jaren tot de vorming van natte ruigtevegetaties, waarin de meeste kenmerkende en andere bijzondere

soorten ontbreken. Nabeweidning leidt vaak tot een sterke vertrapping van de zode. In zijn algemeenheid leidt dit tot een vermindering van de soortenrijkdom, al is het ontstaan van modderige plekken voor enkele specialisten gunstig, zoals het Schelptrechttertje en wimperzwammen. Anders dan bij de natte schraallanden lijken de meeste paddenstoelen van vochtige hooilanden niet afhankelijk van oude bodems.

Ook bij vochtige schraallanden is de waterhuishouding het meest kritieke onderdeel van het beheer. Bij verdroging, een te lage grondwaterstand of een wegvallen van basenrijke kwelstromen, kan verzuring en veraarding van veen optreden waardoor sommige plantensoorten sterk dominant worden, bijvoorbeeld Ruwe smele (*Deschampsia cespitosa*) of Moerasstruisgras (*Agrostis canina*). Hierbij verdwijnen ook de kenmerkende paddenstoelen van Dotterbloemhooilanden grotendeels en verschijnen storingsindicatoren, waarvan enkele voorbeelden hieronder worden genoemd. Waarschijnlijk kunnen kenmerkende paddenstoelen van vochtige hooilanden schommelingen in de waterstand en kort durende inundaties van enkele dagen tot een week beter verdragen dan die van natte schraallanden. Mogelijk vindt na langere overstromingen bij de meeste soorten een snelle herkolonisatie plaats na het oppervlakkig opdrogen van de bodem na overstromingen in het winterhalfjaar. Hierover bestaat echter geen zekerheid. Nog meer dan bij natte schraallanden geldt voor vochtige hooilanden dat de mycoflora onvoldoende bekend is. Het is van groot belang om systematische mycologische inventarisaties uit te voeren in nog niet of beperkt onderzochte terreinen met goed ontwikkelde Dotterbloemgemeenschappen ten einde de mycologische betekenis en relaties met het beheer beter te leren kennen (zie hoofdstuk 20, kennishiaat A1).

11 Droge schraalgraslanden (N11)

Samenvatting

Droge schraalgraslanden worden gekenmerkt door een min of meer droge, zandige, lemige of zavelige bodem, een lage productiviteit, vaak een hoge diversiteit aan vaatplanten en een goed ontwikkelde moslaag. Binnen het natuurtype Droge schraalgraslanden wordt slechts één (gelijknamig) beheertype onderscheiden (N11.01). Tot dit beheertype worden echter zeer verschillende vegetatie- en habitattypen gerekend: duingraslanden, kalkgraslanden, stroomdalgraslanden, zinkweiden en graslanden van Verbond van Gewoon struisgras. De belangrijkste hiervan zullen na een algemene inleiding afzonderlijk worden behandeld.

Binnen graslandgemeenschappen is droog schraalland voor paddenstoelen veruit de belangrijkste en meest soortenrijke habitat. De meest opvallende groep paddenstoelen wordt hier gevormd door Wasplaten. Terreinen met veel soorten uit deze groep worden Wasplatengraslanden genoemd. Zulke gebieden zijn in Nederland zeer schaars geworden en herbergen veel Rode-lijstsoorten. Wasplatengraslanden hebben een aantal kenmerken gemeenschappelijk: Ze liggen op oude humusprofielen, hebben vaak een natuurlijk (micro)reliëf, zijn al lange tijd als onbemest grasland in gebruik, de productiviteit is gering en de vegetatie is in het najaar kort als gevolg van grazen of maaien. Belangrijk is dus een langdurige, ongestoorde ontwikkeling gedurende meerdere decennia. In jonge droge schraallanden kan de vegetatie soms al goed ontwikkeld zijn, maar de mycoflora nog fragmentair.

Het reguliere beheer van droog schraalland bestaat uit begrazing door grote grazers (soms door konijnen, vooral in de duinen) of maaien met afvoeren van het maaisel. Beide beheersvormen zijn ook voor paddenstoelenrijke graslanden geschikt. Zelfs frequent maaien (gazonbeheer) kan tot zeer rijke Wasplatengraslanden leiden. Bij beweidde 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. Drukbegrazing met een hoge veedichtheid in een korte periode is daarom in het algemeen ongewenst.

Een van de praktische knelpunten bij het behoud van Wasplatengraslanden is dat beheerders soms niet op de hoogte zijn van de ligging van mycologisch waardevolle schraallanden binnen hun gebieden. Vaak gaat het binnen grote beheerseenheden om kleine oppervlakten in de grootteorde van ares of enkele hectares. Dit kan leiden tot ongewenste ontwikkelingen, zoals ingrepen in de bodem, de toepassing van bemesting of verwaarlozing van beheer met struweel- en bosvorming als gevolg. Een algemeen probleem is voorts de vaak te hoge stikstofdepositie, die met name bij begraasde terreinen onvoldoende wordt gecompenseerd door de afvoer van nutriënten via beheermaatregelen. Dit heeft op den duur verruiging van de vegetatie tot gevolg. In zulke gevallen kan aanvullend hooilandbeheer zinvol zijn.

Bemesting is in Wasplatengraslanden zeer ongunstig, vooral de toepassing van drijfmest of kunstmest.

Het verwijderen van de bovengrond of een (vervilte) grasmat in bestaande Wasplatengraslanden is desastreus voor de mycologische waarden. Ongewenste ontwikkelingen in de vegetatie kunnen beter met bovengrondse beheermaatregelen (extra beweiding of maaibeurt) ongedaan worden gemaakt. Dat geldt eveneens voor terreinen die vroeger rijk waren aan schraallandpaddenstoelen of die de kenmerken van potentiële Wasplatengraslanden bezitten, zoals een natuurlijk reliëf en een ongestoorde, onbemeste bodem, ook als die nu geheel verruigd zijn of overgroeid met struweel. Hervatting van begrazing en/of maaien kan in zulke gevallen tot een verrassend snel herstel van de mycoflora leiden. In afgegraven natuurontwikkelingsgebieden duurt het geruime tijd voordat bijzondere schraallandpaddenstoelen verschijnen en voor de ontwikkeling van soortenrijke Wasplatengraslanden zijn ook onder gunstige omstandigheden meerdere decennia nodig. Bij droge graslanden die door intensief agrarisch gebruik zeer voedselrijk zijn geworden is evenwel het verwijderen van de bovengrond ook voor paddenstoelen de beste optie.

11.1 Droog schraalgrasland (N11.01)

Karakteristiek

Droog schraalgrasland omvat laag productieve, min of meer soortenrijke vegetaties, gedomineerd door grassen en kruiden en vaak met een goed ontwikkelde moslaag, op vrij droge tot zeer droge, voedselarme bodems. Ze komen voor op diverse bodemtypen: op kalkhoudende zandgronden in de duinen, op zavelige oeverwallen langs de grote rivieren, op allerlei zure tot zwak zure zandgronden en leemgronden in het binnenland en op basische krijtverweringsbodems in Zuid-Limburg. Tot dit beheertype behoren vier Natura-2000 habitattypen: stroomdalgraslanden (H6120), zinkweiden (H6130), kalkgraslanden (H6210) en heischrale graslanden (H6230). Wegens de nauwe vegetatiekundige en mycologische verwantschap met andere droge graslanden worden ook kalkrijke duingraslanden in dit hoofdstuk behandeld, ofschoon ze in de Natura-2000 systematiek onderdeel zijn van het habitatype Grijze duin (H2130; zie hoofdstuk 8). Tenslotte omvat dit hoofdstuk binnenlandse droge schraallanden op zand en leem die niet worden onderscheiden in de Natura 2000-habitattypen. Over de mycoflora van zinkweiden is zo weinig bekend dat ze hier niet apart worden behandeld. Voor de mycoflora van stroomdalgraslanden wordt verwezen naar hoofdstuk 12.1 ('Bloemendijken'). Heischrale graslanden komen alleen aan de orde voor zo ver het de droge gemeenschappen betreft. Natte heischrale graslanden worden gerekend tot het beheertype Vochtig schraalland (hoofdstuk 10).

Vegetatiekundig behoren droge schraallanden tot verschillende eenheden (Schaminée et al. 1996). De kern wordt in Nederland gevormd door vegetaties uit de Struisgrasorde (*Trifolio-Festucetalia ovinae*), waartoe de meeste droge schraallanden op (lemige) zandgrond worden gerekend, inclusief een deel van de schrale duingraslanden en stroomdalgraslanden langs kleine en grote rivieren. De meest voedselarme en zure schraallanden worden gerekend tot de Klasse van heischrale graslanden (*Nardetea*) die qua vegetatie en standplaats een overgang vormen naar het beheertype Droge heide (§ 7.1). Aan het andere uiteinde van het ecologisch spectrum behoren

schraallanden op basische krijtverweringsbodems tot de Klasse der kalkgraslanden (*Festuco-Brometea*).

Al deze typen droog schraalland hebben hun eigen kenmerkende floristische samenstelling maar ze hebben ook een flink aantal soorten gemeen, bijvoorbeeld Fijn schapengras (*Festuca filiformis*), Grasklokje (*Campanula rotundifolia*), Gewone rolklaver (*Lotus corniculatus*), Bevertjes (*Briza media*), Knolboterbloem (*Ranunculus bulbosus*) en Gewone vleugeltjesbloem (*Polygala vulgaris*). Dat geldt nog sterker voor de mycoflora, waarbij een groot aantal paddenstoelen gemeenschappelijk is voor (een groot deel van) de graslandtypen die tot dit beheertype behoren (zie mycoflora). Daarom wordt eerst aandacht besteed aan algemene aspecten van droge schraallanden en vervolgens aan specifieke kenmerken van de mycoflora van vier typen droog schraalgrasland:

- Schrale graslanden op droog, kalkarme zand- en leembodems in het binnenland (§ 11.1.1)
- Duingraslanden op kalkhoudend zand (§ 11.1.2)
- Kalkgraslanden (§ 11.1.3)
- Droge heischrale graslanden (§ 11.1.4)

Droge schraallanden zijn in ons gematigde klimaat half-natuurlijke vegetaties die bij natuurlijke successie overgaan in struweel en loofbos. De minst productieve terreinen worden doorgaans extensief begraaasd door ingeschaard vee in het groeiseizoen. Meer productieve vegetaties worden ook wel één keer per jaar gemaaid, met afvoer van het gewas. Beide beheersvormen kunnen tot waardevolle en soortenrijke vegetaties leiden. Voor de mycoflora geldt hetzelfde.

Droog schraalland is in Nederland sterk achteruit gegaan, vooral door intensivering van het landbouwkundige gebruik, maar ook door het afgraven en egaliseren van hoge koppen in het landschap en het dichtgroeien met struiken en bomen door het ontbreken van adequaat beheer, bijvoorbeeld in de duinen. Het beheertype is tegenwoordig zeldzaam en grotere oppervlakten zijn alleen te vinden binnen natuureservaten. Daarnaast is droog schraalland plaatselijk aanwezig als lintvormige begroeiingen in bermen van wegen, paden, langs watergangen en op dijken. Tegenwoordig is vermessing door stikstofdepositie de belangrijkste bedreiging waardoor enkele soorten grassen sterk dominant kunnen worden, ten koste van de diversiteit en bijzondere soorten in de vegetatie.

Mycoflora

Biodiversiteit

Voor droog schraalland (inclusief droog heischaal grasland) zijn in Nederland niet minder dan 155 soorten paddenstoelen karakteristiek (Arnolds & Van den Berg 2013). Sommige soorten zijn in verschillende of alle typen schraalland in vrijwel gelijke mate aanwezig, net zoals dat bij vaatplanten het geval is (tabel 11.2). Andere soorten zijn in zekere mate kenmerkend voor één van de vier onderscheiden typen (tabel 11.3 t/m 11.5). Vaak gaat het hierbij om accentverschillen, waarbij een soort wat vaker voorkomt in één van de typen, of om zeer zeldzame soorten waarvan in ons land slechts één of enkele vindplaatsen bekend zijn. In een goed ontwikkeld droog schraalland is dan ook vaak een combinatie van kenmerkende soorten uit de vijf hier gepresenteerde tabellen te vinden, eventueel nog aangevuld met soorten uit het Glanshaverhooiland (§ 12.3) en de Kamgrasweide (§ 12.2).

Verreweg de meeste kenmerkende paddenstoelen van droog schraalland behoren tot de basidiomyceten (134 soorten; 86%) met daarbinnen 124 plaatjeszwammen (80%), zeven Knotszwammen (5%), twee Buikzwammen en één Korstzwam. Onder de plaatjeszwammen zijn Satijnzwammen (genus *Entoloma*) en Wasplaten (*Hygrocybe*, *Camarophylloopsis*) opvallend goed vertegenwoordigd met respectievelijk 48 en 26 soorten. Vooral bij de laatste groep zitten een groot aantal opvallende en kleurrijke paddenstoelen. Vanwege hun schoonheid, speciale standplaatsen en kwetsbaarheid voor verstoring worden Wasplaten wel aangeduid als de 'orchideeën onder de paddenstoelen' (Arnolds 1994; Weeda et al. 1994). Terreinen waarin tenminste vijf soorten voorkomen, staan onder mycologen bekend als **Wasplatengraslanden** (Arnolds 1980). Enkele kenmerken van deze graslanden worden hieronder aangegeven in een kader. Tot de 21 kenmerkende Ascomyceten (14%) voor droog schraalland behoren tien grotere Bekerzwammen (*Pezizales*) en negen Aardtongen (*Geoglossum* en verwanten).



*Figuur 11.1: Oude, droge schraallanden worden in mycologisch opzicht op de eerste plaats gekenmerkt door talrijke Wasplaten. Op de foto een van de spectaculairste soorten, de Granaatbloemwasplaat (*Hygrocybe punicea*). Deze paddenstoel was rond 1930 in ons land nog vrij algemeen. Nu resteren minder dan vijf vindplaatsen (foto E. Arnolds).*

Kader 11.1: Wasplatengraslanden

De term 'Hygrophorus-weide' werd geïntroduceerd door Schweers (1949). Het was deze amateurmycoloog al opgevallen dat sommige graslanden opvallende concentraties van deze markante paddenstoelen herbergen. Tegenwoordig spreken we liever van 'Wasplatengraslanden' omdat graslandbewonende Wasplaten niet meer tot het geslacht *Hygrophorus* worden gerekend, maar tot de geslachten *Hygrocybe* en *Camarophylloopsis*. Bovendien worden lang niet alle terreinen met veel Wasplaten beweid.

In Nederland zijn nu 54 soorten Wasplaten bekend (Arnolds & Van den Berg 2013). Daarvan groeit 90% voornamelijk in schrale graslanden, soms ook zeer lokaal in bossen. De meeste soorten zijn karakteristiek voor oude, onbemeste graslanden die al decennia als zodanig in gebruik zijn. In zulke terreinen kunnen opvallende concentraties soorten voorkomen, tot meer dan 20 op een oppervlakte van enkele hectares. Terreinen met vijf of meer

soorten worden door mycologen aangeduid als Wasplatengraslanden (Arnolds 1980, 1988). Zulke terreinen zijn ook altijd rijk aan andere karakteristieke paddenstoelen van droge schraallanden, vooral Satijnzwammen (*Entoloma*), Knots- en Koraalzwammen (*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*) en Aardtongen (*Geoglossaceae*).

De oppervlakte van Wasplatengraslanden is in Nederland in de vorige eeuw met naar schatting tenminste 98% afgenomen (Arnolds 1994). Ook in het buitenland staan deze terreinen sterk onder druk. Verstoring is zeer gemakkelijk; het creëren van nieuwe Wasplatengraslanden onder de huidige omstandigheden (hoge stikstofbelasting) moeilijk en altijd een kwestie van lange adem.

Wasplatengraslanden hebben een aantal gemeenschappelijke vegetatiekundige en bodemkundige kenmerken, waaraan potentieel interessante terreinen ook buiten het paddenstoelenseizoen herkenbaar zijn:

- De terreinen zijn al decennia als permanent grasland in gebruik;
- Bemesting heeft niet of nauwelijks plaats gevonden. De hoeveelheid beschikbare stikstof is altijd gering;
- Bodembewerking heeft recent niet plaats gehad;
- Langdurige inundaties (weken tot maanden) komen niet voor, ook niet in de winter;
- De bodem kan verder sterk variëren, van klei tot zand of veen, van zuur tot basisch en van vochtig tot droog;
- Vaak is er sprake van (licht) geaccidenteerde terreinen met een ongestoorde geomorfologie, zoals kronkelwaarden langs rivieren, duinen langs de kust en krijthellingen. Waardevolle Wasplatengraslanden komen echter ook voor in kunstmatige landschappen, bijvoorbeeld op oude dijken, in wegbermen, op taluds langs kanalen en in gazons op oude begraafplaatsen;
- Het beheer bestaat uit begrazing of maaien en afvoeren. Daardoor heeft het grasland permanent of tenminste in het najaar, althans voor een groot deel, een korte vegetatie. Het maaibeheer mag intensief zijn. In Groot-Brittannië zijn zeer soortenrijke Wasplatengraslanden te vinden in eeuwenoude grasvelden in landgoederen en op begraafplaatsen die als gazons worden beheerd;
- De productie van de vegetatie is laag, minder dan 3,5 ton/ha/jaar (Krieglsteiner 2003);
- De vegetatie heeft een fijnkorrelige structuur en de vegetatie is min of meer soortenrijk. Indicatoren voor potentiële Wasplatengraslanden zijn onder meer Gewone vleugeltjesbloem (*Polygala vulgaris*), Steenanjer (*Dianthus deltoides*), Bevertjes (*Briza media*) en Betonie (*Stachys officinalis*) (Arnolds 1974, 1980). Het optreden van veel Wasplaten hoeft echter niet samen te gaan met het voorkomen van zeldzame plantensoorten (Öster 2008);
- Gewoonlijk is een goed ontwikkelde moslaag aanwezig.

Functionele diversiteit

De ecosysteemfuncties van het merendeel van de kenmerkende fungi van droog schraalland zijn nog niet opgehelderd. Wasplaten (*Hygrocybe* spec. en *Camarophyllopsis* spec.) zijn wellicht betrokken bij de afbraak van oude humus, maar volgens sommige onderzoekers zouden ze in symbiose leven met vaatplanten en/of mossen, mogelijk als mycorrhizapartners. Een soortgelijke onzekerheid geldt voor grasland bewonende Satijnzwammen (*Entoloma* spec.), Knotszwammen (*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis* spec.)

en Aardtongen (*Geoglossum*, *Trichoglossum*, *Thuemenidium*). Voor meer informatie wordt verwezen naar bijgaand kader 11.2.

Uitgaande van de veronderstelling dat bovengenoemde groepen betrokken zijn bij de afbraak van organische stof, kan de overgrote meerderheid van de kenmerkende paddenstoelen (137 soorten; 88%) in droog schraalland als saprotroof op humus en strooisel worden beschouwd. Daarnaast zijn acht soorten geassocieerd met mossen; vier soorten zijn betrokken bij de afbraak van kruidachtige stengels, twee vormen ectomycorrhiza en twee leven als parasieten op andere zwammen. Beweide schraallanden kunnen rijk zijn aan mestpaddenstoelen. Deze zijn niet meegeteld bij de kenmerkende soorten en blijven hier verder buiten beschouwing. Ze worden behandeld bij het beheertype Kruiden- en faunarijk grasland (§ 12.2).

Kader 11.2: Het mysterieuze leven van Wasplaten

De kleurrijke vruchtlichamen van Wasplaten zijn opvallend genoeg, maar mycelium is in de bodem onder de vruchtlichamen onvindbaar. Het is dus niet mogelijk om in het veld na te gaan of ze eventueel in verbinding staan met wortels van planten of bepaalde bodemcomponenten. Er is in het buitenland ook experimenteel onderzoek gedaan naar de leefwijze van grasland bewonende Wasplaten, maar de uitkomsten daarvan zijn niet eenduidig. Een groot probleem bij een experimentele benadering is dat niemand er tot nu toe in geslaagd is om Wasplaten onder gecontroleerde omstandigheden in cultuur te brengen en dat het zelfs nauwelijks lukt om sporen te laten kiemen (Griffith et al. 2002). Dat geldt ook voor grasland bewonende Satijnzwammen, Knotszwammen en Aardtongen. De meeste auteurs nemen aan dat het gaat om afbrekers van bepaalde oudere fracties van humus in de bodem (Arnolds 1994). Anderen beschouwen Wasplaten als mogelijke mycorrhizavormers (Kreisel 1987), maar op de wortels van begeleidende planten zijn nooit schimmelstructuren gevonden die daarop wijzen en het optreden op kale leemgrond in sommige bossen lijkt daarmee in tegenspraak. Het ligt niet erg voor de hand dat paddenstoelen efficiënt mycorrhiza's kunnen vormen met zowel graslandplanten als bomen. Ook een uitwisseling van nutriënten met mossen is als mogelijkheid geopperd (Griffith et al. 2004). De analyse van stabiele isotopen van koolstof en stikstof in vruchtlichamen van paddenstoelen kan indirect aanwijzingen geven voor een leefwijze als mycorrhizasymbiont dan wel een saprotrofe leefwijze (Hobbie et al. 2001). Toegepast op grasland bewonende Wasplaten en Knotszwammen leverde deze methode extreem hoge waarden van het stikstofisotoop ¹⁵N op die nog niet goed verklaard zijn maar niet strijdig lijken met de hypothese dat deze paddenstoelen oude humus afbreken (Griffith et al. 2002). Op grond van recent onderzoek concluderen Seitzman et al. (2011) echter dat Wasplaten waarschijnlijk in symbiose leven met mossen of kruiden (mogelijk als endofyt; Tello et al. in druk).

In verband met deze discussie is het interessant dat in Noord-Amerika de meeste Wasplaten wijd verbreide bospaddenstoelen zijn die fructificeren in de strooisel- of humuslaag van allerlei typen bossen, veelal dezelfde soorten als in Europa of daar zeer nauw aan verwant (Boertmann 2010; Seitzman et al. 2011). In Europa zijn het overal overwegend graslandpaddenstoelen. Ook hier komen echter soms concentraties soorten in bossen voor. Het gaat dan steeds om kleine plekken in oude bossen op vochtige, lemige zwak zure tot basische leem met een snel verterende strooisellaag en vaak schaars begroeide bodem, gelieerd aan het Vogelkers-Eizenbos (*Alno-Padion*; zie ook § 14.1,

Rivier- en beekbegeleidend bos). Ogenschijnlijk wijken de ecologische omstandigheden hier sterk af van het graslandmilieu waar ze gewoonlijk worden gevonden. Intrigerend is dat de Wasplaten op deze bosstandplaatsen begeleid worden door dezelfde groepen paddenstoelen die ze in graslanden vergezellen: Satijnzwammen (waaronder veel Staalsteeltjes), Knotszwammen en Aardtongen. In Nederland is het best gedocumenteerde voorbeeld van een dergelijk 'Wasplatenbos' een deel van het Coovels Bos bij Helmond, gelegen op beekleem. Hier zijn op een kleine oppervlakte vier Wasplaten, twaalf grasland bewonende Satijnzwammen, zeven Knotszwammen en één Aardtong geregistreerd (Lammers et al. 2005, 2012). Vergelijkbare, maar minder soortenrijke stukjes bos zijn bekend langs beken in het Bunderbos bij Elsloo en in Bekendelle bij Winterswijk en op basenrijke potklei in De Kleibosch bij Foxwolde (Drenthe). Deze bevindingen maken het mysterie van de leefwijze van deze paddenstoelen alleen maar intrigerender.

Betekenis van de mycoflora

Alleen al het hoge aantal kenmerkende paddenstoelen is een indicatie dat de mycologische betekenis van droog schraalland zeer groot kan zijn. Dat wordt nog geaccentueerd door het feit dat van de 155 soorten er 116 (75%) op de Rode Lijst staan (Arnolds & Veerkamp 2008). In feite worden slechts 12 soorten (8%) als thans niet bedreigd beschouwd. De overige 27 soorten zijn voor de Rode Lijst niet beoordeeld wegens onvoldoende gegevens of omdat ze korter dan 10 jaar uit Nederland bekend zijn. Het enorme aandeel van Rode-lijstsoorten wijst op een sterke achteruitgang van deze soortengroep en een groot aandeel van erg zeldzame soorten.

De achteruitgang van paddenstoelen in deze vegetaties is nog sterker dan van vaatplanten. Veel paddenstoelen lijken nog gevoeliger voor stikstofdepositie, maar een belangrijke factor is tevens dat de ouderdom van het grasland voor paddenstoelen van cruciaal belang is. Hoe ouder een graslandperceel zonder bodemverstoring en zonder bemesting, hoe rijker de mycoflora. Het eenmalig uitrijden van drijfmest of het ploegen en opnieuw inzaaien van dergelijke graslanden kan een ontwikkeling van de mycoflora gedurende decennia of zelfs eeuwen te niet doen (Arnolds 1980, 1994; Krieglsteiner 2003, Griffith et al. 2002). Dit kan samenhangen met de hier boven genoemde mogelijke afhankelijkheid van veel Wasplaten, Satijnzwammen, Knotszwammen en Aardtongen van humusbestanddelen die pas na lange tijd met ongestoorde bodemvorming ontstaan. De meeste planten van droog schraalland kunnen zich veel sneller vestigen. Uit Zweeds onderzoek is bovendien gebleken dat de botanische en mycologische waarde van graslanden slechts een zwakke correlatie vertoont (Öster 2008).

Tot de mycologisch rijkste graslanden van ons land behoren eeuwenoude, extensief beweidde graslandcomplexen als de Westduinen van Goeree (Husson 1982), de Vroongronden op Schouwen en op Voorne en de Bemelerberg en Berghofweide in Zuid-Limburg. De ontwikkeling van de mycoflora in als schraalland bestemde natuurontwikkelingsterreinen is vaak traag. Een voorbeeld vormt het particuliere terrein Schepping bij Beilen waar door afgraven tot humusloze keileem en zand in combinatie met lokale bekalking en maai- en graasbeheer een optimale uitgangssituatie is geschapen voor de ontwikkeling van droge heischrale graslanden en graslanden van het Verbond van Gewoon struisgras (*Plantagini-Festucion*). De vegetaties zijn na 23 jaar over oppervlakten van enkele duizenden vierkante meters inmiddels goed ontwikkeld, maar van de kenmerkende paddenstoelen hebben zich slechts enkele soorten zeer lokaal en in kleine aantallen gevestigd, waaronder drie soorten Wasplaten, drie Satijnzwammen en twee Knotszwammen.

De sterke afhankelijkheid van schraallandpaddenstoelen van oude, ongestoorde graslanden betekent dat soortenrijke Wasplatengraslanden even moeilijk te vervangen zijn als levende hoogvenen en oude bossen. Ze dienen binnen het natuurbeheer dan ook met dezelfde prioriteit te worden beschermd en met grote zorg te worden beheerd.



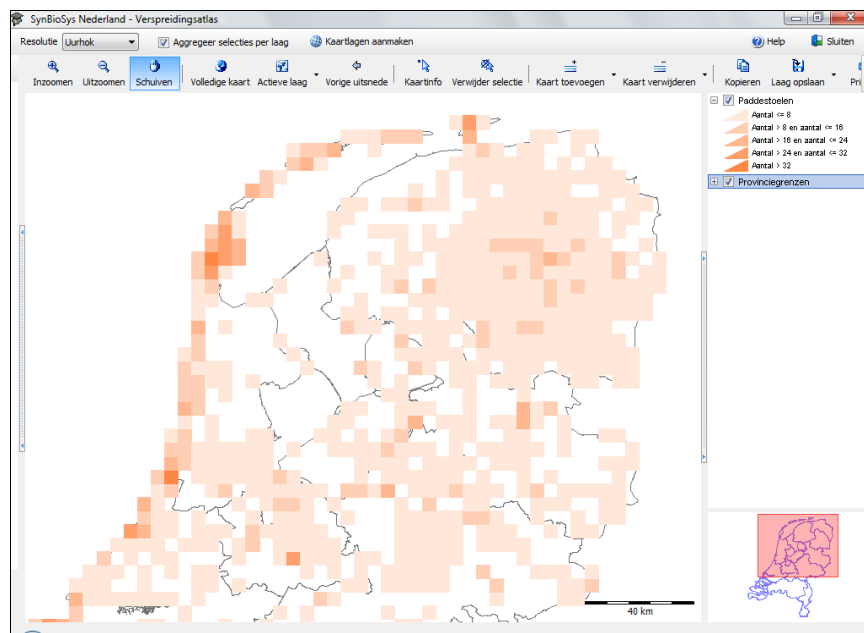
Figuur 11.2: Niet alleen veel Wasplaten zijn kenmerkend voor droge schraallanden, maar ook veel Knots- en Koraalzwammen. De tot een decimeter brede, uiterst zeldzame Ametistknotszwam (Clavaria zollingeri) is pas recent in Nederland ontdekt in een Wasplatenrijke wegberm op Texel (foto E. Arnolds).

Bepaling van de mycologische betekenis van graslanden

Wasplatengraslanden staan internationaal sterk in de belangstelling doordat ze bijzonder rijk zijn aan paddenstoelen en omdat ze in heel Europa snel in omvang en kwaliteit afnemen. In Groot-Brittannië en Scandinavië hebben de overheid en natuurbeschermingsinstanties programma's opgezet om de resterende Wasplatengraslanden in kaart te brengen en de belangrijkste voorbeelden te beschermen (Rotheroe 2001; Jordal 1997). Deze activiteiten brengen met zich mee dat er objectieve criteria zijn ontwikkeld om de kwaliteit van verschillende gebieden met elkaar te kunnen vergelijken. De vier meest gebruikte methodes worden in onderstaand kader nader besproken.

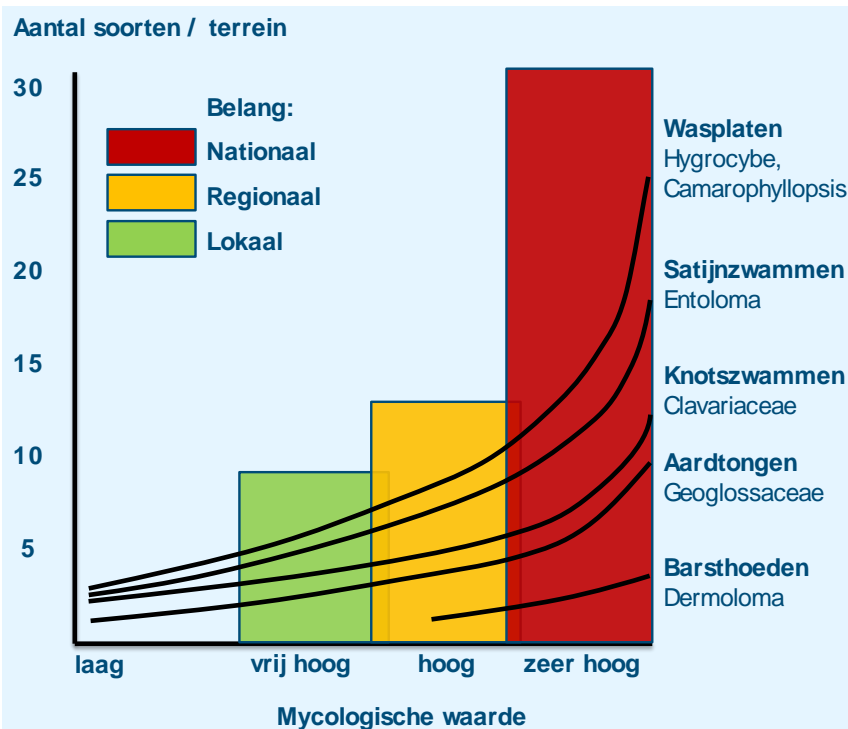
Kader 11.3: Methodes voor de bepaling van de mycologische betekenis van graslanden

(1) **Het aantal soorten Wasplaten in een terrein.** Dit is de eenvoudigste methode. Op grond van onderzoek in Denemarken onderscheidt Boertmann (2010) vier klassen van toenemende mycologische importantie. Terreinen van lokale betekenis tellen 4-8 soorten, van regionale betekenis 9-16 soorten, van nationale betekenis 17-21 soorten en van internationale betekenis 22-35 soorten. In Nederland worden graslanden met vijf of meer soorten als 'Wasplatengraslanden' aangeduid (Arnolds 1988). In Denemarken zijn 35 graslanden met 17 of meer Wasplaten bekend. Hier is de situatie aanmerkelijk ongunstiger en voldoen er niet meer dan vijf graslanden aan dit criterium. De Rotstergaaster Wallen bij Heerenveen is het enige terrein dat met 25 soorten Wasplaten van internationale betekenis is. Een nadeel van Boertmann's aanpak is dat uitsluitend naar Wasplaten wordt gekeken, terwijl andere groepen fungi eveneens kenmerkend zijn voor oude, schrale graslanden.



Figuur 11.3: Een simpele mycologische waardering op basis van het aantal soorten Wasplaten (*Hygrocybe*, *Camarophylloopsis*) per uurhok.

(2) **Het aantal soorten schraallandpaddenstoelen in een terrein.** Deze verfijndere methode is voorgesteld door Nitare (1988). Uitgaande van de situatie in Zweden worden drie klassen van importantie onderscheiden op grond van de optelsom van soorten Wasplaten (*Hygrocybe*, *Camarophylloopsis*), Satijnzwammen (*Entoloma*), Knotszwammen (*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*), Aardtongen (*Geoglossum*, *Trichoglossum*, *Thuemenidium*) en Barsthoeden (*Dermoloma*). Dit is schematisch weergegeven in figuur 11.4:



Figuur 11.4: De waardering van de mycologische betekenis van graslanden in Zweden op basis van aantallen soorten van kenmerkende paddenstoelengroepen (aangepast naar Nitare 1988; Arnolds 1994).

(3) Gewogen waarde van alle Rode-lijstsoorten onder de graslandpaddenstoelen. Jalink (1999) heeft voor Nederland een algemene methode ontworpen voor de vergelijking van de mycologische waarde in verschillende geïnventariseerde gebieden (zie ook Jalink & Nauta 2001). Bij deze methode tellen alleen Rode-lijstsoorten mee, die een gewogen waarde mee krijgen die groter is naarmate ze in een zwaardere categorie zitten. Bij soorten uit de categorie Gevoelig is deze waarde 1, Kwetsbaar 2, Bedreigd 3, Ernstig bedreigd 4 en Verdwenen 5. Theoretisch gesproken krijgt een gebied met 5 gevoelige soorten dus 5 punten; met 5 ernstig bedreigde soorten 20 punten. Deze waardebepaling is tot nu toe alleen toegepast op alle aanwezige soorten paddenstoelen, maar zou ook kunnen worden gebruikt voor de evaluatie van de waarde voor uitsluitend paddenstoelen van (schrale) graslanden.

(4) Gebruik van indicatorsoorten. Arnolds (1994) heeft een groot aantal graslandpaddenstoelen onderverdeeld in acht groepen met verschillende indicaties voor de kwaliteit van graslanden, inclusief storingsindicatoren, indicatoren voor beginnende verschraling en pioniersoorten op potentiële standplaatsen van soorten van droog schraalland. Deze lijst is hier in aangepaste vorm opgenomen als tabel 11.1. Hij is meer geschikt voor de kwalitatieve beoordeling van de mycoflora van een terrein dan voor een kwantitatieve vergelijking tussen terreinen.



Figuur 11.5: De Blauwe Molenaarssatijnzwam (Entoloma bloxamii) is een fraaie forse paddenstoel die beperkt is tot zeer oude, ongestoorde, droge schrale graslanden. Hij is op Europese schaal bedreigd en was kandidaat voor een plaats op de (voorlopig afgewezen) lijst te beschermen paddenstoelen onder de Bern conventie (foto H. Huijser).

Tabel 11.1: Indicatiewaarden van een aantal paddenstoelen voor natuurwaarden in matig vochtige en droge graslanden, exclusief mestpaddenstoelen (naar Arnolds 1994, gewijzigd). Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3 (in band 1).

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Groep 1. Indicatorsoorten voor zeer oude (> 80 jaar), ongestoorde, schrale, extensief beweide of gehooide graslanden met zeer hoge mycologische waarde			
<i>Bovistella radicata</i>	ZZ	BE	Tolvormige stuifzwam
<i>Camarophylloopsis micacea</i>	ZZ	BE	Okersteelwasplaat
<i>Camarophylloopsis schulzeri</i>	ZZ	KW	Krijtlandwasplaat
<i>Clavaria zolligeri</i>	UZ	NB	Ametistknotszwam
<i>Clavulinopsis umbrinella</i>	VN	GE	Grauwe sikkelkoraalzwam
<i>Entoloma anatinum</i>	ZZ	EB	Schubbige satijnzwam
<i>Entoloma bloxamii</i>	ZZ	BE	Blauwe molenaarssatijnzwam
<i>Entoloma callirhodon</i>	UZ	NB	Rozesneesatijnzwam
<i>Entoloma exile</i>	Z	BE	Roodvoetstaalsteeltje
<i>Entoloma jubatum</i>	Z	BE	Fijnschubbige satijnzwam
<i>Entoloma porphyrophaeum</i>	Z	BE	Porfiersatijnzwam
<i>Entoloma roseum</i>	UZ	EB	Roze satijnzwam
<i>Entoloma prunuloides</i>	Z	BE	Molenaarssatijnzwam
<i>Entoloma sarcitum</i>	UZ	BE	Navelsatijnzwam
<i>Hygrocybe aurantiosplendens</i>	ZZ	GE	Prachtwasplaat
<i>Hygrocybe chlorophana</i>	MA	KW	Gele wasplaat
<i>Hygrocybe coccinea</i>	MA	BE	Scharlaken wasplaat
<i>Hygrocybe flavipes</i>	Z	EB	Geelvoetwasplaat
<i>Hygrocybe intermedia</i>	UZ	KW	Vezelige wasplaat
<i>Hygrocybe nitrata</i>	Z	EB	Apothekerswasplaat
<i>Hygrocybe perplexa</i>	ZZ	BE	Bruinrode wasplaat
<i>Hygrocybe punicea</i>	Z	BE	Granaatbloemwasplaat
<i>Hygrocybe splendidissima</i>	UZ	NB	Klaprooswasplaat
<i>Ramariopsis pulchella</i>	ZZ	GE	Lila koraaltje
<i>Thuemenidium atropurpureum</i>	ZZ	EB	Purperbruine aardtong
Groep 2. Indicatoren voor oude (40-80 jaar), niet of weinig gestoorde, schrale graslanden met hoge natuurwaarden			
<i>Agaricus cupreobrunneus</i>	MA	BE	Bruine weidechampignon
<i>Camarophylloopsis hymenocephala</i>	Z	BE	Donkere wasplaat
<i>Clavulinopsis fusiformis</i>	UZ	EB	Bundelknotszwam
<i>Dermoloma cuneifolium</i>	VZ	BE	Grauwe barsthoed
<i>Dermoloma magicum</i>	UZ	GE	Verkleurende barsthoed
<i>Dermoloma pseudocuneifolium</i>	Z	BE	Kleine barsthoed
<i>Entoloma ameides</i>	Z	BE	Zoetgeurende satijnzwam
<i>Entoloma cocles</i>	ZZ	GE	Genavelde cystidesatijnzwam
<i>Entoloma corvinum</i>	Z	KW	Blauwzwarte satijnzwam
<i>Entoloma griseocyanum</i>	Z	KW	Grijsblauwe satijnzwam
<i>Entoloma incanum</i>	VZ	BE	Groensteelsatijnzwam
<i>Entoloma infula</i>	VZ	BE	Helmsatijnzwam
<i>Entoloma lividocyanulum</i>	Z	GE	Bleek staalsteeltje
<i>Entoloma longistriatum</i>	MA	BE	Vaalgeel staalsteeltje
<i>Entoloma mougeotii</i>	VZ	KW	Lilagrijze satijnzwam
<i>Entoloma poliopus</i>	VZ	KW	Somber staalsteeltje
<i>Entoloma pseudoturci</i>	VZ	KW	Grauwbruin staalsteeltje
<i>Entoloma sodale</i>	VZ	BE	Bleekbruin staalsteeltje
<i>Entoloma turci</i>	Z	BE	Rozevoetsatijnzwam
<i>Geoglossum cookeianum</i>	MA	KW	Brede aardtong
<i>Geoglossum fallax</i>	MA	TNB	Fijnschubbige aardtong
<i>Hygrocybe calciphila</i>	Z	EB	Kalkvuurzwammetje
<i>Hygrocybe ceracea</i>	VA	GE	Elfenwasplaat
<i>Hygrocybe colemanniana</i>	VZ	KW	Bruine wasplaat
<i>Hygrocybe constrictospora</i>	Z	OG	Vermiljoenwasplaat
<i>Hygrocybe fornicata</i>	VZ	BE	Ridderwasplaat
<i>Hygrocybe irrigata</i>	VZ	KW	Grauwe wasplaat
<i>Hygrocybe mucronella</i>	Z	BE	Bittere wasplaat
<i>Hygrocybe obrussea</i>	VZ	BE	Wantsenwasplaat
<i>Hygrocybe pratensis</i>	VA	KW	Weidewasplaat
<i>Hygrocybe russocoriacea</i>	MA	BE	Geurende wasplaat
<i>Hygrocybe subglobispora</i>	Z	EB	Spitse wasplaat
<i>Hygrocybe vitellina</i>	VZ	KW	Verblekende wasplaat
<i>Trichoglossum hirsutum</i>	MA	KW	Ruige aardtong
Groep 3. Indicatoren voor vrij jonge tot middeloude (10-40 jaar) schrale graslanden met aanzienlijke natuurwaarden			
<i>Agaricus lividonitidus</i>	VZ	KW	Porfierchampignon
<i>Bovista pusilla</i>	VA	TNB	Kleine bovist

<i>Camarophyllopsis foetens</i>	VZ	BE	Stinkende wasplaat
<i>Clavaria daulnoyi</i>	MA	TNB	Grijze knotszwam
<i>Clavaria fragilis</i>	VA	KW	Wormvormige knotszwam
<i>Clavaria straminea</i>	Z	BE	Strogele knotszwam
<i>Clavulinopsis corniculata</i>	VA	KW	Sikkelkoraalzwam
<i>Clavulinopsis helvola</i>	A	GE	Gele knotszwam
<i>Clavulinopsis laeticolor</i>	VA	KW	Fraaie knotszwam
<i>Clitopilus popinalis</i>	MA	KW	Zwartwordende zalmplaat
<i>Clitopilus scyphoides</i>	VA	KW	Kleine molenaar
<i>Entoloma caesiocinctum</i>	MA	KW	Bruine zwartsneesatijnzwam
<i>Entoloma chalybaeum</i>	MA	KW	Blauwplaatstaalsteeltje
<i>Entoloma neglectum</i>	Z	KW	Bleekgele satijnzwam
<i>Entoloma papillatum</i>	MA	KW	Tepelsatijnzwam
<i>Entoloma sericellum</i>	VA	KW	Sneeuwvloksatijnzwam
<i>Entoloma serrulatum</i>	VA	KW	Zwartsneesatijnzwam
<i>Geoglossum glutinosum</i>	VA	TNB	Kleverige aardtong
<i>Geoglossum umbratile</i>	VA	KW	Slanke aardtong
<i>Hygrocybe acutoconica</i>	VA	KW	Puntmutswasplaat
<i>Hygrocybe conica</i>	A	TNB	Zwartwordende wasplaat
<i>Hygrocybe glutinipes</i>	VZ	KW	Hooilandwasplaat
<i>Hygrocybe insipida</i>	MA	KW	Kabouterwasplaat
<i>Hygrocybe psittacina</i>	A	GE	Papegaaizwammetje
<i>Hygrocybe virginea</i>	A	GE	Sneeuwzwanmetje
<i>Lepiota erminea</i>	VA	TNB	Duinparasolzwam
<i>Lepista panaeolus</i>	MA	BE	Vale schijnridderzwam
<i>Lycoperdon lividum</i>	A	TNB	Melige stuifzwam
<i>Macrolepiota excoriata</i>	MA	BE	Rafelige parasolzwam
<i>Ramariopsis kunzei</i>	VZ	BE	Ivoorkoraaltje
<i>Ramariopsis tenuiramosa</i>	MA	BE	Bezembkoraaltje
Groep 4. Indicatoren voor zich ontwikkelende schraallanden (1-10jaar) met potentiële natuurwaarden op kale grond (bijv. ontgronde natuurontwikkelingsgebieden)			
<i>Agrocybe pediades</i>	A	TNB	Grasleemhoed
<i>Agrocybe pusiola</i>	MA	KW	Dwergleemhoed
<i>Clavaria argillacea</i>	VA	KW	Heideknotszwam
<i>Deconica montana</i>	A	TNB	Zandkaalkopje
<i>Entoloma rusticoides</i>	VZ	KW	Kortstelige satijnzwam
<i>Marasmiellus tricolor</i>	VZ	TNB	Driekleurig ruitertje
<i>Octospora humosa</i>	VA	TNB	Groot oranje mosschijfje
<i>Omphalina baeospora</i>	VZ	TNB	Kleinsporig trechtertje
<i>Omphalina chlorocyanea</i>	MA	TNB	Blauwgroen trechtertje
<i>Omphalina obscurata</i>	VA	TNB	Somber trechtertje
<i>Omphalina pyxidata</i>	A	TNB	Roodbruin trechtertje
<i>Omphalina velutipes</i>	VA	TNB	Pelargoniumtrechtertje
<i>Roseodiscus formosus</i>	Z	GE	Roze grondschiifje
Groep 5. Indicatoren voor zure, schrale graslanden (verzuringindicatoren in droge schraallanden m.u.v. heischrale graslanden)			
<i>Cystoderma jasonis</i>	A	TNB	Oranjebruine korrelhoed
<i>Entoloma fernandae</i>	VA	TNB	Heidesatijnzwam
<i>Entoloma hispidulum</i>	VZ	BE	Vezelkopsatijnzwam
<i>Entoloma vinaceum</i>	VZ	BE	Okervoetsatijnzwam
<i>Entoloma xanthocaulon</i>	VZ	BE	Geelsteelsatijnzwam
<i>Galerina atkinsoniana</i>	A	TNB	Behaard barnsteenmosklokje
<i>Galerina calyptrata</i>	VA	KW	Oranje mosklokje
<i>Galerina cephalotricha</i>	MA	NB	Okermosklokje
<i>Galerina hypnorum</i>	ZA	TNB	Geelbruin mosklokje
<i>Galerina mniophila</i>	VA	TNB	Vaal mosklokje
<i>Galerina pumila</i>	A	TNB	Honinggeel mosklokje
<i>Gymnopus androsaceus</i>	ZA	TNB	Paardenhaartaailing
<i>Gymnopus dryophilus</i>	ZA	TNB	Eikenbladzwammetje
<i>Hygrocybe laeta</i>	MA	KW	Slijmwasplaat
<i>Hygrocybe miniata</i>	A	TNB	Gewoon vuurzwammetje
<i>Lycoperdon nigrescens</i>	A	TNB	Zwartwordende stuifzwam
<i>Lyophyllum tylicolor</i>	A	TNB	Kleine grauwkop
<i>Mycena adonis</i>	VA	KW	Adonismycena
<i>Mycena cinerella</i>	A	TNB	Grijze mycena
<i>Mycena epipterygia</i>	ZA	TNB	Graskleefsteelmycena
<i>Mycena galopus</i>	ZA	TNB	Melksteelmycena

<i>Mycena pelliculosa</i>	VA	KW	Heidekleefsteelmycena
<i>Mycena sanguinolenta</i>	ZA	GE	Kleine bloedsteelmycena
Groep 6. Indicatoren voor beginnende verschraling vanuit een matig tot sterk bemeste situatie of voor beginnende vermessing vanuit een schrale situatie			
<i>Bovista plumbea</i>	A	TNB	Loodgrijze bovist
<i>Calocybe carnea</i>	A	TNB	Roze pronkridder
<i>Clavaria falcata</i>	VA	TNB	Spitse knotszwam
<i>Cystoderma amianthinum</i>	A	TNB	Okergele korrelhoed
<i>Deconica inquilina</i>	VA	TNB	Halmkaalkopje
<i>Entoloma sericeum</i>	ZA	TNB	Bruine satijnzwam
<i>Galerina clavata</i>	A	TNB	Groot mosklokje
<i>Galerina graminea</i>	A	TNB	Grasmosklokje
<i>Galerina vittiformis</i>	A	TNB	Barnsteenmosklokje
<i>Gymnopilus flavus</i>	VZ	KW	Grasvlamhoed
<i>Macrolepiota procera</i>	A	TNB	Grote parasolzwam
<i>Mycena sepia</i>	VA	TNB	Donkerbruine mycena
<i>Rickenella fibula</i>	ZA	TNB	Oranjegeel trechttertje
<i>Rickenella swartzii</i>	ZA	TNB	Paarshartrechttertje
<i>Stropharia pseudocyanea</i>	MA	BE	Slanke kopergroenzwam
Groep 7. Indicatoren voor matig tot sterk bemeste, permanente graslanden			
<i>Agaricus arvensis</i>	A	TNB	Gewone anijschampignon
<i>Agaricus campestris</i>	A	GE	Gewone anijschampignon
<i>Agaricus urinascens</i>	MA	KW	Grootsporige champignon
<i>Bovista nigescens</i>	VA	TNB	Zwartwordende bovist
<i>Calvatia utriformis</i>	A	TNB	Ruitjesbovist
<i>Clitocybe agrestis</i>	ZA	TNB	Bleke veldtrechterzwam
<i>Clitocybe rivulosa</i>	ZA	TNB	Giftige weidetrechterzwam
<i>Conocybe rickeniana</i>	A	TNB	Roestbruin breeksteeltje
<i>Marasmius oreades</i>	ZA	TNB	Weidekringzwam
<i>Mycena flavoalba</i>	A	TNB	Bleekgele mycena
<i>Mycena aetites</i>	A	TNB	Grijsbruine grasmycena
<i>Mycena leptcephala</i>	ZA	TNB	Stinkmycena
<i>Mycena olivaceomarginata</i>	ZA	TNB	Bruinsnedemycena
<i>Panaeolus acuminatus</i>	A	TNB	Spitse vlekplaat
<i>Psilocybe semilanceata</i>	A	GE	Puntig kaalkopje
<i>Vascellum pratense</i>	ZA	TNB	Afgeplatte stuifzwam
Groep 8. Indicatoren voor voedselrijke, efemere standplaatsen (maar niet op mest) in graslanden (storingsindicatoren)			
<i>Agaricus subperonatus</i>	VA	TNB	Gordelchampignon
<i>Bolbitius titubans</i>	ZA	TNB	Dooiergele mestzwam
<i>Calvatia gigantea</i>	A	TNB	Reuzenbovist
<i>Chlorophyllum rachodes</i>	ZA	TNB	Knolparasolzwam
<i>Clitocybe amarescens</i>	A	TNB	Mesttrechterzwam
<i>Clitocybe connata</i>	VA	TNB	Witte bundelridderzwam
<i>Conocybe albipes</i>	A	TNB	Izabelkleurig breeksteeltje
<i>Conocybe siliginea</i>	A	TNB	Vaal breeksteeltje
<i>Coprinus comatus</i>	ZA	TNB	Geschubde inktzwam
<i>Lacrymaria lacrymabunda</i>	ZA	TNB	Tranende franjehoed
<i>Lepista nuda</i>	ZA	TNB	Paarse schijnridderzwam
<i>Lepista sordida</i>	A	TNB	Vaalpaarse schijnridderzwam
<i>Leucoagaricus leucothites</i>	A	TNB	Blanke champignonparasol
<i>Melanoleuca polioleuca</i>	ZA	TNB	Zwartwitte veldridderzwam
<i>Panaeolus fimicola</i>	A	TNB	Grauwe vlekplaat
<i>Panaeolina foenicisecii</i>	ZA	TNB	Gazonvlekplaat
<i>Parasola leiocephala</i>	A	TNB	Geelbruin plooirokje
<i>Psathyrella lutensis</i>	VA	TNB	Satijnsteelfranjehoed
<i>Psathyrella panaeoloides</i>	MA	TNB	Bermfranjehoed
<i>Psathyrella prona</i>	A	TNB	Kleine grasfranjehoed
<i>Stropharia caerulea</i>	ZA	TNB	Valse kopergroenzwam
<i>Stropharia inuncta</i>	VA	KW	Witsteelstropharia
<i>Volvariella gloiocephala</i>	ZA	TNB	Gewone beurszwam



Foto 11.6: Het Puntig kaalkopje (*Psilocybe semilanceata*) is een typische soort van matig bemeste Kamgrasweiden. Het voorkomen in schraallanden duidt op plaatselijk te voedselrijke omstandigheden (foto E. Arnolds).

Tabel 11.2: Kenmerkende paddenstoelen van droog schraalland (155 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Agrocybe pediades</i>		A	TNB	Grasleemhoed
<i>Clavaria fragilis</i>	V	VA	KW	Wormvormige knotszwam
<i>Clavulinopsis corniculata</i>	V	VA	KW	Sikkelkoraalzwam
<i>Clavulinopsis helvola</i>		A	GE	Gele knotszwam
<i>Clavulinopsis laeticolor</i>		VA	KW	Fraaie knotszwam
<i>Clitopilus scyphoides</i>		VA	KW	Kleine molenaar
<i>Entoloma chalybaeum</i>	V	MA	KW	Blauwplaatstaalsteeltje
<i>Entoloma longistriatum</i>		MA	BE	Vaalgeel staalsteeltje
<i>Entoloma papillatum</i>		MA	KW	Tepelsatijnzwam
<i>Entoloma pseudoturci</i>		VZ	KW	Grauwbruin staalsteeltje
<i>Entoloma sericellum</i>	V	VA	KW	Sneeuwvloksatijnzwam
<i>Entoloma serrulatum</i>	V	VA	KW	Zwartsneesatijnzwam
<i>Entoloma turci</i>		Z	BE	Rozevoetsatijnzwam
<i>Galerina unicolor</i>		VA	TNB	Weidemosklokje
<i>Geoglossum cookeianum</i>		MA	KW	Brede aardtong
<i>Geoglossum glutinosum</i>	V	VA	TNB	Kleverige aardtong
<i>Geoglossum umbratile</i>		VA	KW	Slanke aardtong
<i>Hygrocybe ceracea</i>	V	VA	GE	Elfenwasplaat
<i>Hygrocybe insipida</i>	V	MA	KW	Kabouterwasplaat
<i>Hygrocybe pratensis</i>	V	VA	KW	Weidewasplaat
<i>Ramariopsis crocea</i>	V	VZ	KW	Oranje koraaltje
<i>Ramariopsis kunzei</i>		VZ	BE	Ivoorkoraaltje
<i>Ramariopsis tenuiramosa</i>		MA	BE	Bezemkoraaltje



*Figuur 11.7: In droge schrale graslanden is de diversiteit van Satijnzwammen vaak nog groter dan die van Wasplaten. Veel soorten zijn echter minder gemakkelijk in het veld te herkennen. Op de afbeelding de bijna zwarte vruchtlichamen van het Blauwplaatstaalsteeltje (*Entoloma chalybaeum*) (foto J.H. Petersen).*

Knelpunten en maatregelen

Een belangrijk knelpunt is dat veel beheerders niet op de hoogte zijn van de ligging van mycologisch belangrijke droge schraallanden, vaak van beperkte omvang, in hun terreinen. De communicatie tussen mycologen en beheerders kan sterk verbeterd worden, ook wat betreft de grote kwetsbaarheid van deze terreinen en het optimale beheer. Dat beheer kan bestaan uit extensieve beweiding of hooilandbeheer, eventueel met nabeweiding. Ook indien de mycologische waarden goed gedocumenteerd zijn, worden er soms uit andere motieven keuzen gemaakt die ongunstig of zelfs desastreus uitpakken voor schraallandpaddenstoelen. Een voorbeeld daarvan wordt gegeven in kader 11.4 over het Drongelens Kanaal (§ 11.1.2).

Zoals uit kader 11.2 blijkt is het voor Wasplaten en andere schraallandpaddenstoelen nog onvoldoende opgehelderd in welke mate er sprake is van trofische relaties met planten of mossen en in hoeverre zijn ze afhankelijk zijn van specifieke koolstof- en fosfaatbronnen. Dergelijke kennis is nodig voor een effectieve strategie voor het behoud en beheer van deze sterk bedreigde groep organismen (zie hoofdstuk 20, kennislacune B3).

11.1.1 Droog schraalland op zand en leem in het binnenland

Karakteristiek

Dit type schraalland groeit op droge, kalkarme, tamelijk zure, vrij voedselarme zand- en leemgronden in het dekzandlandschap. Het hoort vegetatiekundig tot het Verbond van Gewoon struisgras (*Plantagini-Festucion*), dat niet wordt onderscheiden in de Natura 2000-habitattypen. Belangrijke componenten in de vegetatie zijn doorgaans Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*), Fijn schapengras (*Festuca filiformis*), Muizenoor (*Hieracium pilosella*), Gewone veldbies (*Luzula campestris*), Gewoon biggenkruid (*Hypochaeris radicata*) en Grasklokje (*Campanula rotundifolia*).

De moslaag is vaak goed ontwikkeld met als dominante soorten Weidehaakmos (*Rhytidiadelphus squarrosus*), Groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*) en Bleek dikkopmos (*Brachythecium albicans*). Soorten- en kruidenrijke vormen behoren tot de Associatie van Schapengras en Tijn (*Festuco-Thymetum serpylli*) met kensoorten als Steenanjer (*Dianthus deltoides*) en Kleine tijn (*Thymus serpyllus*). Verarmde vormen zijn veel wijder verbreid en worden gerekend tot de Rompgemeenschap van Gewoon struisgras en Gewoon biggenkruid (Schaminée et al. 1996). Beide varianten kunnen rijk zijn aan paddenstoelen.

Het Verbond van Gewoon struisgras komt voornamelijk voor in bermen van wegen en paden en op iets verrijkte plekken in het heidelandschap; soms op grotere schaal in oude zandafgravingen, natuurontwikkelingsgebieden en opvallend goed ontwikkeld op sommige (voormalige) militaire terreinen, zoals nabij Havelte, Venlo en Soesterberg. De associatie van Schapengras en Tijn is verder goed ontwikkeld op oeverwallen en rivierduinen langs de Dinkel en Overijsselse Vecht.

Mycoflora

Biodiversiteit

Evenals voor vaatplanten is het Verbond van Gewoon struisgras voor paddenstoelen hoofdzakelijk negatief gekenmerkt ten opzicht van andere droge schraallanden. Volgens de Standaardlijst hebben 24 soorten paddenstoelen vermoedelijk hun optimum binnen dit type (tabel 11.3; Arnolds & Van den Berg 2013); veel minder dan voor kalkgraslanden en duingraslanden. Hieronder zijn 19 basidiomyceten (79%), voor het merendeel plaatjeszwammen (16 soorten), waaronder zeven Satijnzwammen (*Entoloma spec.*), twee Knotszwammen en één Korstzwam, maar geen enkele Wasplaat. De vijf karakteristieke Ascomyceten behoren tot de bekerzwammen (*Pezizales*). Behalve deze groep bevat de mycoflora steeds een aantal kenmerkende soorten voor de droge graslanden als geheel (tabel 11.2) en is het aandeel van soorten van heischrale graslanden relatief groot (tabel 11.6). Overgangen naar dat graslandtype komen in praktijk veel voor.

Oudere vegetaties van het Verbond van Gewoon struisgras kunnen zeer rijk zijn aan paddenstoelen, zowel aan soorten als vruchtlichamen. In Drenthe zijn in de jaren zeventig acht proefvlakken van 100 tot 400 m² van het Verbond van Gewoon struisgras mycosociologisch bestudeerd (Arnolds 1981). Vier daarvan waren voorbeelden van de Associatie van Schapengras en Tijn; vier andere floristisch verarmde vormen met dominantie van Gewoon struisgras en vrij sterke heischrale invloeden. Met een gemiddelde van 45 (25-65) soorten paddenstoelen per proefvlak was dit type verreweg het rijkst aan soorten van de tien onderzochte vegetatiekundige verbonden van grasland- en heidevegetaties. In totaal werden in deze acht proefvlakken 150 soorten paddenstoelen geregistreerd.

Bij een herhalingsonderzoek eind jaren negentig was de soortenrijkdom in vrijwel alle proefvlakken sterk afgenomen en de kenmerkende soorten waren in de helft ervan geheel verdwenen (Arnolds & de Vries, n.p.). Het meest waardevolle terrein bij de Beilersluis met onder meer vijf soorten Wasplaten was geheel omgespit en voorzien van een landschappelijke beplanting van lindebomen (Arnolds 1994). Alle proefvlakken in wegbermen waren veel voedselrijker geworden en/of begroeid geraakt met bomen en struiken. Hieruit blijkt de grote kwetsbaarheid van dergelijke zeer waardevolle stukjes 'niemandslaan' in het cultuurlandschap.



Figuur 11.8: De Strogele knotszwam (*Clavaria straminea*) is een kensoort van de Associatie van Schapengras en Tijn en in heel Europa zeldzaam (foto E. Arnolds).

Functionele diversiteit

Zoals bij de andere droge schraallanden behoort het overgrote deel van de kenmerkende soorten (19 soorten, 79%) waarschijnlijk tot de afbrekers van organische stof in de bodem. Vier soorten groeien op of tussen mossen en één soort, de Warrige graskorstzwam (*Laetisaria fuciformis*) groeit parasitair op grassen. Ectomycorrhizapaddenstoelen ontbreken, behalve eventueel bij boomopslag.

Tabel 11.3: Kenmerkende paddenstoelen van droge schraallanden op zand en leem in het binnenland (24 soorten, selectie).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Agaricus lividonitidus</i>	V	VZ	KW	Porfierchampignon
<i>Clavaria straminea</i>	V	Z	BE	Strogele knotszwam
<i>Clitopilus parilis</i>		ZZ	BE	Kleine zalmplaat
<i>Entoloma argenteostriatum</i>		Z	GE	Zilverige heidesatijnzwam
<i>Entoloma farinasprellum</i>	V	ZZ	EB	Melig staalsteeltje
<i>Galerina alluviana</i>		Z	GE	Zandmosklokje
<i>Lepiota oreadiformis</i>	V	MA	KW	Gladder wolsteelparasolzwam
<i>Mycena sepioides</i>		VA	TNB	Donkerbruine mycena
<i>Omphalina baeospora</i>		VZ	TNB	Kleinsporig trechtertje
<i>Omphalina velutipes</i>		VA	TNB	Pelargoniumtrechtertje
<i>Pseudaleuria fibrillosa</i>		ZZ	GE	Zandborstelbekertje

Betekenis van de mycoflora

Van de 24 kenmerkende soorten staan er 16 (67%) op de Rode lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Vijf soorten zijn niet beoordeeld en slechts drie soorten (13%) worden als niet bedreigd beschouwd. Van alle graslandgemeenschappen in het pleistocene dekzandlandschap zijn goed ontwikkelde schraallanden van het Verbond van Gewoon struisgras het rijkst aan soorten. De waarde van een grasland kan worden bepaald met de algemene criteria voor de mycologische betekenis van droge schraallanden (tabel 11.2). Dat deze binnenlandse schraallanden op leem en zand niet onder hoeven te doen voor duingraslanden en kalkgraslanden bewijst een terrein als het zuidelijk talud van het Drongelens Kanaal tussen Drunen en Vught, waar in de jaren zeventig 16 soorten Wasplaten zijn gesignaleerd (Arnolds 1980;

Arnolds 1994), naast tal van andere bijzondere graslandsoorten. Dit grasland behoorde toen tot de top drie van Wasplatengraslanden in ons land. Zie verder het kader onder knelpunten. Enkele andere zeer waardevolle terreinen liggen in kronkelwaarden langs de Overijsselse Vecht. De mycoflora, in de jaren zeventig rijk aan Wasplaten, was sterk achteruitgegaan door het vervilten van de grasmatten als gevolg van een te lage veebezetting (Ruiter 2005). De laatste jaren is de situatie weer verbeterd, mede dankzij een hogere begrazingsdruk.

Voorbeeldgebieden

De Grote startbaan bij Havelte, bermen in Ooster- en Westersand bij Uffelte, Junner Koeland, Arriër Koeland, voormalige vliegbasis Soesterberg, Groote Heide bij Venlo.

Knelpunten en maatregelen

Mycologisch waardevolle schraallanden van het Verbond van Gewoon struisgras zijn vermoedelijk nog sterker in kwantiteit en kwaliteit achteruitgegaan dan duingraslanden, kalkgraslanden en heischrale graslanden. In tegenstelling tot die typen liggen veel graslandjes van het struisgrasstype buiten natuurreservaten in de openbare ruimte; in wegbermen, op taluds van kanalen en watergangen en op zandige dijken. Hier zijn ze in feite vogelvrij. Veel terreinen zijn verstoord door intensivering van het gebruik of juist door het wegvallen van (maai)beheer, door graafwerkzaamheden ten behoeve van leidingen en het afplaggen of juist opvullen van wegbermen. Enkele voorbeelden voor Drenthe zijn hierboven reeds genoemd.

Andere vegetaties van het Verbond van Gewoon struisgras met belangrijke mycologische waarden liggen in natuurterreinen, vaak als kleine elementen langs (schelpen)paden of in overhoekjes, soms in grotere aaneengesloten oppervlaktes. Vaak is ook hier het beheer niet optimaal voor graslandpaddenstoelen. De terreinen moeten bij voorkeur kortgrazig het najaar ingaan door begrazing (soms natuurlijke begrazing door konijnen) of in de nazomer maaien met afvoeren van het maaisel. Bij begrazing is intensieve begrazing in een korte periode (drukgrazing) ongunstig door een sterke vertrapping van de zode. Ook andere vormen van bodemverstoring moeten worden vermeden.

Door verzuring en vermesting kan een oorspronkelijk gevarieerde, kruidrijke vegetatie overgaan in een soortenarme grasmatten met enkele dominante soorten als Gewoon struisgras, Fijn schapengras en Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*). Hierbij worden ook de mycologische waarden gereduceerd. Deze ontwikkelingen kunnen op zand- en leemgronden met een laag organisch stofgehalte worden tegengegaan met een kalkgift van circa 2 tot 5 ton per ha (Arnolds, n.p.). Bij humeuze bodems wordt door kalkbemesting afbraak van organische stof bevorderd, met een ongewenste hogere beschikbaarheid van stikstof als resultaat. Het integraal verwijderen van de bovenste bodemlaag in (voorheen) mycologisch waardevolle graslanden van dit type is voor de paddenstoelenflora op korte en middellange termijn desastreus.

Kader 11.4: Een verloren Wasplatenparadijs: Het Drongelens Kanaal

Het Drongelens Kanaal tussen Den Bosch en Drongelen is in de periode 1907-1910 gegraven ter afwatering van noordelijk Brabant ten westen van Den Bosch. Op het brede, vlakke talud aan de zuidzijde van het kanaal had zich sindsdien over kilometers lengte een waardevolle graslandvegetatie ontwikkeld dankzij een langdurig beheer als onbemest hooiland en plaatselijk

extensieve begrazing. In de jaren zeventig ging de vegetatie vanuit het westen geleidelijk over van een Glanshaverhooiland met veel Bevertjes (*Briza media*) en Geelhartje (*Linum catharticum*) op zavel naar een droog heischraal grasland met Blauwe knoop (*Succisa pratensis*) en Tandjesgras (*Danthonia decumbens*) op zure zandgrond ter hoogte van Cromvoirt. In 1969 werd het terrein ontdekt als rijke groeiplaats van graslandpaddenstoelen met onder meer twaalf soorten Wasplaten, waaronder een aantal grote zeldzaamheden. Daar zijn er bij later onderzoek nog vier aan toegevoegd, waardoor het terrein een van de drie rijkste Wasplatengraslanden van Nederland bleek te zijn (Arnolds 1980, 1994). Niet alleen het aantal soorten was indrukwekkend, maar ook het aantal vruchtlichamen. In een goede herfst stonden er vele duizenden Zwartwordende wasplaten (*Hygrocybe conica*), Sneeuwzwammetjes (*H. virginea*) en Papegaaizwammetjes (*H. psittacina*).

De verantwoordelijke instanties (Rijkswaterstaat, Provinciale Waterstaat) zijn herhaaldelijk gewezen op de grote natuurwaarden langs het Drongelens Kanaal, onder meer in een uitvoerig rapport van een regionale organisatie, Stichting voor milieubescherming en natuurbehoud 'De Waerdman' uit Waalwijk (1975). Desalniettemin zijn de taluds in de jaren tachtig door de toenmalige beheerder, Rijkswaterstaat, aan landbouwers in pacht uitgegeven. Door enerzijds het gebruik van kunstmest en intensieve beweiding, anderzijds het beëindigen van het beheer, waren hier binnen een paar jaar vrijwel alle bijzondere paddenstoelen verdwenen (Arnolds 1994). Sinds 1993 tracht de nieuwe beheerder, het Waterschap Aa en Maas, de natuurwaarden te herstellen, onder meer door het hervatten van maaibeheer. Bij een recente inventarisatie van dit gebied werden weinig paddenstoelen van droog schraalland terug gevonden, waaronder slechts zes soorten Wasplaten, merendeels relatief gewone soorten (Keizer 2008). Dit illustreert dat herstel in door bemesting verrijkte graslanden een moeizaam en langdurig proces is. Een klein, zandig deel van de kanaaloevers nabij Den Bosch herbergde in 2008 nog steeds enkele bijzondere paddenstoelen. Ondanks de aanbevelingen in genoemd rapport is ook dit het laatste stuk talud met Wasplatengrasland zeer recent vernietigd door het geheel afgraven van het zandlichaam en vervanging door een nieuwe dijk van klei.

11.1.2 Droog schraalland in de duinen

Karakteristiek

Droge schrale graslanden in de duinen (in het vervolg korthedshalve aangeduid als duingraslanden) behoren in de lijst van Natura 2000-habitattypen tot de Grijze duinen (H2130). De kalkrijke en kalkarme open pioniergraslanden van de Grijze duinen worden behandeld in hoofdstuk 8, maar gezien de sterke vegetatiekundige en mycologische verwantschap met andere droge schrale graslanden worden stabiele gesloten schrale duingraslanden op kalkhoudend zand in dit hoofdstuk besproken. Ze lijken qua structuur en deels ook qua floristische samenstelling sterk op de vegetaties van de Associatie van Schapengras en Tijn (*Festuco-Thymetum serpylli*; zie § 11.1), maar ze onderscheiden zich daarvan door de aanwezigheid van planten van kalkhoudende, basenrijke bodems. In de oppervlakkig ontkalkte Duin-struisgrasassociatie (*Festuco-Galietum veri*) is hun rol beperkt. Deze plantengemeenschap wordt dan ook samen met de Associatie van Schapengras en Tijn tot het Struisgras-verbond (*Plantagini-Festucion*) gerekend. De Duin-Struisgrasassociatie komt voornamelijk voor op oudere, van oorsprong relatief kalkarme duinen in het Waddengebied en

plaatselijk in het Deltagebied. Deze graslanden worden vrijwel altijd met runderen of paarden beweid.

De droge, kalkrijke duingraslanden behoren tot een eigen orde (*Cladonio-Koeleretalia*); daarbinnen worden de stabiele gesloten duingraslanden tot een apart verbond (*Polygalo-Koelerion*) gerekend met twee associaties: de Duin-Paardenbloemassociatie (*Taraxaco-Galietum veri*) en op iets voedselrijkere, vaak licht bemeste grond de Associatie van Wondklaver en Nachtsilene (*Anthyllido-Silenetum*) die voornamelijk rond zeedorpen optreedt (Schaminée et al. 1996). Deze vegetaties worden gekenmerkt door kalkminnende soorten als Knolboterbloem (*Ranunculus bulbosus*), Geel walstro (*Galium verum*), Voorjaarszegge (*Carex caryophyllea*), Ruig viooltje (*Viola hirta*) en Duinroos (*Rosa pimpinellifolia*). Deze twee associaties zijn kenmerkend voor de primair kalkrijke duinen van Holland en Zeeland. Voor instandhouding van deze vegetaties is begrazings- of maai-beheer een vereiste. Lokaal kan ook konijnenbegrazing een belangrijke rol spelen.

Mycoflora

Biodiversiteit

In duingraslanden hebben 55 soorten paddenstoelen hun optimum (Arnolds & Van den Berg 2013), een veelvoud van het aantal kenmerkende plantensoorten (tabel 11-4). Daarbij zijn de vele mestpaddenstoelen in duingraslanden nog niet eens meegerekend (zie § 12.2). Tot de kenmerkende soorten horen 44 basidiomyceten (80%), voor het merendeel plaatjeszwammen (41 soorten), waaronder elf Satijnzwammen (*Entoloma spec.*) en zes Wasplaten (*Hygrocybe spec.*); verder twee Knotszwammen en één Stuiwzwam. Onder de elf Ascomyceten zitten maar liefst zeven Aardtongen (*Geoglossaceae*). Voorbeelden van bekende paddenstoelen met een optimum in duingraslanden zijn de Bruine weidechampignon (*Agaricus cupreobrunneus*), Roetkleurige schijntrechterzwam (*Pseudoclitocybe expallens*), Zwartwordende zalmplaat (*Clitopilus popinalis*), Stopverfsatijnzwam (*Entoloma kuehnerianum*), Olijfgroene aardtong (*Microglossum olivaceum*), Puntmutswasplaat (*Hygrocybe acutoconica*), Geurende wasplaat (*H. russocoriacea*) en Duinparasolzwam (*Lepiota erminea*). Daarnaast staat in duingraslanden een aantal kenmerkende soorten voor de droge graslanden als geheel (tabel 11.2), in de zuurdere en voedselarmere varianten ook soorten van heischrale graslanden (tabel 11.6). Wasplaten en andere paddenstoelen van droge schraallanden kunnen in de duinen ook in vrij vochtige, grazige, kalkrijke tot oppervlakkig ontcalciteerde duinvalleien voorkomen (Jalink et al. 2000); zie § 8.4.

Functionele diversiteit

Zoals bij de andere droge schraallanden behoort het overgrote deel van de kenmerkende soorten (46 soorten, 84%) waarschijnlijk tot de afbrekers van oude organische humusbestanddelen in de bodem. Drie soorten groeien op of tussen mossen en twee soorten staan bekend als vermoedelijke ectomycorrhizavormers, namelijk de Kortsporige wortelbekerzwam (*Sowerbyella brevispora*), een ascomycete waarover verder niet veel bekend is (Kuyper 2007; Hobbie et al. 2001), en de Boomloze gordijnzwam (*Cortinarius pratensis*), de enige gordijnzwam die regelmatig ver van houtige planten gevonden wordt en dan vooral in duingraslanden. Voor de verwante Kaneelkleurige gordijnzwam (*C. cinnamomeus*) is aangetoond dat hij ectomycorrhiza kan vormen met Zeegroene zegge (*Carex flacca*) (Harrington & Mitchell 2002). Het ligt voor de hand dat de Boomloze gordijnzwam hiertoe ook in staat is, wellicht ook met grassen. Kruiwilg (*Salix repens*) kan een belangrijk deel uitmaken van droge duingraslanden, hetzij in ijle matten,

hetzij als struweeleilandjes. Deze dwergstruik wordt begeleid door een groot aantal, deels kenmerkende mycorrhizapaddenstoelen (Kuyper et al. 1994; Arnolds & Kuyper 1995) Andere ectomycorrhizapaddenstoelen in duingraslanden groeien bij jonge berken en andere opgeslagen bomen.

Betekenis van de mycoflora

Van de 55 kenmerkende soorten staan er 39 (71%) op de Rode lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Negen soorten zijn niet beoordeeld (16%) en zeven soorten (13%) worden als niet bedreigd beschouwd. Zoals met andere droge schraallanden het geval is, wordt de rijkdom van duingraslanden aan bijzondere paddenstoelen op de eerste plaats bepaald door de ouderdom van een terrein en door het beheer. Begrazing met paarden of runderen wordt het meest toegepast en dient erop afgestemd te zijn dat het grasland kort de herfst in gaat. Aan de andere kant moet de bodem niet op grote schaal worden vertrapt, hoogstens lokaal langs drinkpoelen of op populaire rustplekken.

De afwisseling in micromilieus is in veel duingraslanden groter dan in andere droge schraallanden door een afwisseling van droge kopjes en lager gelegen duindellen, hellingen met verschillende expositie en kalkrijke en (oppervlakkig) ontkalkte gedeelten. Hierdoor behoren sommige duingraslanden tot de mycologisch meest soortenrijke en waardevolle graslanden van ons land, bijvoorbeeld de Westduinen op Goeree, Groot Zwartevelde in de Amsterdamse Waterleidingduinen (Jalink et al. 2000) en de vroongronden op Schouwen.



*Figuur 11.9: De meeste Aardtongen zijn kenmerkend voor droge schraallanden. Op de foto de karakteristieke, maar zeer zeldzame Olijfgroene aardtong (*Microglossum olivaceum*), die een optimum heeft in duingraslanden (foto E. Arnolds).*

Voorbeeldgebieden

Omgeving Westerplas en Kapenglop op Schiermonnikoog, duinen bij Oosterend op Terschelling, zuidpunt van Texel, Het Zwanenwater, Koningsbosch bij Bakkum, Coepelduinen bij Noordwijk, Amsterdamse Waterleidingduinen, Weevers Duin op Voorne, Meijendel bij Wassenaar, Duinen Kruidberg.

Tabel 11.4: Kenmerkende paddenstoelen van droge schraallanden in de duinen (55 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Agaricus cupreobrunneus</i>	V	MA	BE	Bruine weidechampignon
<i>Bovista pusilla</i>		VA	TNB	Kleine bovist
<i>Clitocybe glareosa</i>		ZZ	GE	Bruinrode duintrechterzwam
<i>Clitopilus popinalis</i>	V	MA	KW	Zwartwordende zalmplaat
<i>Coprinopsis semitalis</i>		Z	GE	Aardgeurinkzwam
<i>Cortinarius croceoconus</i>		VZ	TNB	Boomloze gordijnzwam
<i>Entoloma kuehnerianum</i>		Z	KW	Stopverfsatijnzwam
<i>Entoloma mougeotii</i>	V	VZ	KW	Lilagrijze satijnzwam
<i>Entoloma undatum</i>		VA	KW	Geribbelde satijnzwam
<i>Geoglossum fallax</i>		MA	TNB	Fijnschubbige aardtong
<i>Hygrocybe acutoconica</i>	V	VA	KW	Puntmutswasplaat
<i>Hygrocybe coccinea</i>	V	MA	BE	Scharlaken wasplaat
<i>Hygrocybe russocoriacea</i>	V	MA	BE	Geurende wasplaat
<i>Hygrocybe vitellina</i>	V	VZ	KW	Verblekende wasplaat
<i>Lepiota erminea</i>		VA	TNB	Duinparasolzwam
<i>Microglossum olivaceum</i>	V	UZ	GE	Olijfgroene aardtong
<i>Panaeolus guttulatus</i>		Z	BE	Kleinsporige vlekplaat
<i>Pseudoclitocybe expallens</i>	V	VZ	BE	Roetkleurige schijntrechterzwam
<i>Thuemenidium atropurpureum</i>		ZZ	EB	Purperbruine aardtong
<i>Trichoglossum hirsutum</i>	V	MA	KW	Ruige aardtong

Knelpunten en maatregelen

De sterke achteruitgang van kenmerkende paddenstoelen van duingraslanden wordt op de eerste plaats veroorzaakt door inkrimping van het areaal kortgrazig duingrasland door het ontbreken van beweiding of maaibeheer en het grotendeels wegvallen van konijnenbegrazing. Als gevolg daarvan zijn veel graslanden verruigd met Duinriet (*Calamagrostis epigeios*) en heeft struweelvorming plaats gehad. Inmiddels herstelt de konijnenstand zich op veel plaatsen, hetgeen gunstige perspectieven biedt voor het in stand houden van open gebleven plekken en duurzaam herstel van schraal grasland na het verwijderen van struwelen. Verruiging en struweelvorming worden versneld onder invloed van stikstofdepositie. In van oudsher begraasde terreinen is de afname van paddenstoelen veel minder sterk, al hebben verzuring en vermesting hier ook een negatief effect. De toenemende tendens om duinen met vee te beweiden kan een positief effect hebben op deze sterk bedreigde groep paddenstoelen. Het additioneel maaien van verruigde delen is daarnaast aan te bevelen (Jalink et al. 2000).

In sommige gebieden wordt in delen van min of meer verruigde duinen de bovengrond verwijderd om duingraslanden te verjongen (Mourik et al. 1996). Hiermee moet men in mycologisch waardevolle terreinen terughoudend zijn omdat herstel van de mycoflora op onbegroeide bodem tientallen jaren kan duren, veel langer dan de vegetatie. Vaak zijn niet fructificerende mycelia van oude-duinsoorten ook in enigszins vervielde grasvegetaties nog aanwezig en kunnen deze door adequaat beheer (tijdelijke drukbegrazing en maaien) zich weer herstellen. Dat geldt ook voor veel planten van duingraslanden waarvan vaak nog een zaadvoorraad van aanwezig is.

Een spectaculair voorbeeld van succesvol (herstel)beheer is beschreven van Groot Zwartevelde in de Amsterdamse Waterleidingduinen (Jalink et al. 2000; Nauta & Jalink 2001). Na het instellen van een hooilandbeheer in de grotendeels sterk verruigde vegetatie is het jaarlijks gevonden aantal

Wasplaten in de periode 1986 tot 1999 gestegen van 3 tot 16. In totaal zijn gedurende de veertien jaar durende inventarisatie 18 Wasplaten aangetroffen, waarmee het tot de rijkste Wasplatengraslanden van Nederland behoort. Daarnaast zijn ook de nodige Satijnzwammen, Knotszwammen en Aardtongen aangetroffen. In een ander deel van de AW duinen, het Eiland van Rolvers, had het instellen van begrazing met rundvee van verruigd duingraslanden en valleivegetaties een soortgelijk positief effect. Hier werden sinds de aanvang van de begrazing 14 soorten Wasplaten geregistreerd (Nauta & Jalink 1996, 2001). Het is niet duidelijk in hoeverre in deze gebieden vroeger, voordat er sprake was van verruiging, ook Wasplaten aanwezig waren of dat het gaat om nieuwe vestigingen op geschikte 'oude' bodems.

11.1.3 Droog schraalland op krijthellingen (kalkgraslanden)

Karakteristiek

Kalkgraslanden vormen het Natura 2000-habitatype H6210. Droge schrale graslanden op krijthellingen hebben veel plantensoorten gemeen met kalkrijke duingraslanden (*Polygalo-Koelerion*) en graslanden van het Verbond van Gewoon struisgras (*Plantagini-Festucion*), maar ze herbergen ook een groot aantal eigen kenmerkende plantensoorten, zoals Gevinde kortsteel (*Brachypodium pinnatum*), Grote centaurie (*Centaurea scabiosa*), Duifkruid (*Scabiosa columbaria*), Breed fakkelgras (*Koeleria pyramidata*), Geel zonneroosje (*Helianthemum nummularium*) en Duitse gentiaan (*Gentianella germanica*). Mede op grond daarvan worden ze vegetatiekundig tot een eigen klasse gerekend, die van de kalkgraslanden (*Festuco-Brometea*), in ons land vertegenwoordigd door één associatie, het kalkgrasland (*Gentiano-Koelerietum*) (Schaminée et al. 1996). Dit vegetatietype komt alleen in Zuid-Limburg voor, tegenwoordig uitsluitend in natuurresevaten en fragmentair langs enkele holle wegen en langs bosranden. Kalkgraslanden verschillen van andere droge graslanden door de standplaats op ondiepe kalkrijke, lemige krijtverweringsgronden. Een strooisellaag ontbreekt en de humusvorm is Krijtmull waarbij humus homogeen gemengd is in de bovengrond, waardoor een karakteristieke donkere horizont ontstaat die rijk is aan organisch stof (meer dan 6%; Van Delft et al, 2006). Door de met calcium verzadigde Ah-horizont is de beschikbaarheid van fosfaat zeer laag. In kalkgrasland-complexen komen aan de bovenrand van de hellingen vaak gradiënten voor naar kalkarme, zandige of lemige grindrijke bodems met heischrale graslanden, met als speciaal vegetatietype voor de overgangszone de Associatie van Betonie en Gevinde kortsteel (*Betonico-Brachypodietum*), besproken in § 11.1.4 (droog heischraal grasland).

Kalkgraslanden zijn in ons klimaat halfnatuurlijke vegetaties die alleen door menselijk handelen in stand blijven. Het beheer bestaat uit beweiding, meestal met schapen, of maaien met verwijdering van het maaisel. Door te weinig intensief beheer en stikstofdepositie kunnen kruidenarme vegetaties ontstaan met een sterke dominantie van Gevinde kortsteel (*Brachypodium pinnatum*). Maaien in de zomer wordt aanbevolen om de dominantie van Gevinde kortsteel in te perken (Bobbink 1989; Bobbink & Willems 2001).



Figuur 11.10: Het kalkgrasland van de Bemelerberg met overgangen naar heischraal grasland is in mycologisch opzicht een van de belangrijkste graslanden van ons land (foto M.A.P. Horsthuis).

Mycoflora

Biodiversiteit

Kalkgraslanden worden gekarakteriseerd door 55 soorten paddenstoelen (Arnolds & Van den Berg 2013), bijna allemaal plaatjeszwammen (50 soorten, 91%); daarnaast één Knotszwam, één Aardtong en drie andere Ascomyceten (tabel 11.4). Satijnzwammen (*Entoloma spec.*) en Wasplaten (*Hygrocybe*, *Camarophylloopsis spec.*) zijn zeer goed vertegenwoordigd met respectievelijk 18 en 16 kenmerkende soorten. Enkele opvallende karakteristieke paddenstoelen van kalkgraslanden zijn de Gladde groene aardtong (*Microglossum nudipes*), Krijtlandwasplaat (*Camarophylloopsis schulzeri*), Verkleurende barsthoed (*Dermoloma magicum*), Blauwe molenaarssatijnzwam (*Entoloma bloxamii*), Molenaarssatijnzwam (*E. prunuloides*), Prachtwasplaat (*Hygrocybe aurantiosplendens*), Kalkvuurzwammetje (*H. calciphila*), Geelvoetwasplaat (*H. flavipes*), Granaatbloemwasplaat (*H. punicea*), Bittere wasplaat (*H. mucronella*) en Lila koraaltje (*Ramariopsis pulchella*). Daarnaast groeit in kalkgraslanden een aantal kenmerkende soorten voor de droge graslanden als geheel (tabel 11.2) en vaak ook van duingraslanden (tabel 11.3).

Er is geen mycosociologisch onderzoek verricht in Nederlandse kalkgraslanden. Toch is de mycoflora goed bekend doordat alle belangrijke terreinen in de jaren tachtig en negentig systematisch geïnventariseerd zijn door Arnolds en Keizer (n.p.) en ook bij andere mycologen sterk in de belangstelling stonden. Hieruit blijkt dat de soortenrijkdom van individuele kalkgraslanden veel variatie vertoont. Sommige terreinen, zoals de Bemelerberg en de Berghofweide, behoren tot de topterreinen in ons land. Kuyper & Schreurs (1984) registreerden op de Bemelerberg in vier jaar 93 soorten fungi, waaronder 22 Wasplaten, 8 Satijnzwammen en 6 Knotszwammen. Andere voor vaatplanten gerenommeerde kalkgraslanden, zoals de Kunderberg, het Gerendal en de Sint Pietersberg blijven daar ver bij achter, hoewel ook op die terreinen zeer zeldzame en kenmerkende paddenstoelen zijn aangetroffen. De oorzaken van deze verschillen zijn niet geheel opgehelderd, maar het lijkt er op dat extensieve begrazing of nabeweidning na maaien als beheersvorm te prefereren is boven uitsluitend

hooilandbeheer. De minst ontwikkelde mycoflora in een goed ontwikkeld kalkgrasland is aanwezig op de Wrakelberg, welhaast zeker omdat het een relatief jong terrein is met een weinig ontwikkelde bodem. Sommige oude, beweide, maar minder schrale graslanden op krijthellingen in Zuid-Limburg, behoren vegetatiekundig tot de schrale varianten van de Kamgrasweide (*Lolio-Cynosuretum luzuletosum* en *Galio-Trifolietum*) en herbergen maar weinig kenmerkende planten van kalkgraslanden (zie § 12.2). De mycoflora is er echter veel rijker dan in de laatste drie genoemde typische kalkgraslanden.

Functionele diversiteit

Op een kleine ascomycete op kruidenstengels na behoren alle andere kenmerkende soorten van kalkgraslanden (54 soorten, 98%) waarschijnlijk tot de afbrekers van oude organische humusbestanddelen in de bodem. Bij vrijstaande bomen in deze graslanden komen soms bijzondere, warmte- en kalkminnende mycorrhizapaddenstoelen voor, met als opvallendste soort de Netstelige heksenboleet (*Boletus luridus*) bij eiken. In Groot-Brittannië komen in kalkgraslanden allerlei ectomycorrhizavormers voor bij Geel zonneroosje (*Helianthemum nummularium*), waaronder opvallende soorten als de Satansboleet (*Boletus satanas*; figuur 3.7), maar ook enkele specifieke symbionten voor de Zonneroosjesfamilie (*Cistaceae*). In ons land zijn nog nooit mycorrhizavormers vastgesteld in de weinige, marginale populaties van dit halfstruikje in Zuid-Limburg.

Betekenis van de mycoflora

Goed ontwikkelde kalkgraslanden zijn mycologisch waardevol tot uiterst waardevol. Van de 55 kenmerkende soorten (tabel 11.5) staan er 43 (78%) op de Rode lijst (Arnolds & Veerkamp 2008), waarvan bijna de helft (20 soorten) in de zwaardere categorieën Bedreigd (12), Ernstig bedreigd (7) en Verdwenen (1). Elf soorten zijn niet beoordeeld (20%) en slechts één soort (2%) wordt als niet bedreigd beschouwd. Ook internationaal gezien zijn veel paddenstoelen in dit vegetatietype zeer zeldzaam en sterk bedreigd, zoals de Krijtlandwasplaat (*Camarophylloopsis schulzeri*), Kleine spechtinktzwam (*Coprinopsis stangliana*), Blauwe molenaarssatijnzwam (*Entoloma bloxamii*), Bruinrode wasplaat (*Hygrocybe perplexa*), Gladde groene aardtong (*Microglossum nudipes*) en Lila koraaltje (*Ramariopsis pulchella*). Vijf soorten zijn als nieuw voor de wetenschap in Nederlandse kalkgraslanden ontdekt en ten dele nog nooit elders gevonden: Verkleurende barsthoed (*Dermoloma magicum*), Bruinvlokkige satijnzwam (*Entoloma brunneoflocculosum*), Zinksatijnzwam (*Entoloma calaminare*), Weidetrechtertje (*Omphalina praticola*) en Ranzig breeksteeltje (*Pholiotina arnoldsii*).

Voorbeeldgebieden

Bemelerberg, Berghofweide, Kunderberg, Sint Pietersberg, Gerendal.

Tabel 11.5: Kenmerkende soorten van kalkgraslanden (55 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Camarophylloopsis foetens</i>	✓	VZ	BE	Stinkende wasplaat
<i>Camarophylloopsis hymenocephala</i>		Z	BE	Donkere wasplaat
<i>Camarophylloopsis micacea</i>		ZZ	BE	Okersteelwasplaat
<i>Camarophylloopsis schulzeri</i>	✓	ZZ	KW	Krijtlandwasplaat
<i>Coprinopsis stangliana</i>		UZ	GE	Kleine spechtinktzwam
<i>Dermoloma magicum</i>	✓	UZ	GE	Verkleurende barsthoed
<i>Dermoloma pseudocuneifolium</i>		Z	BE	Kleine barsthoed
<i>Entoloma ameides</i>	✓	Z	BE	Zoetgeurende satijnzwam
<i>Entoloma bloxamii</i>	✓	ZZ	BE	Blauwe molenaarssatijnzwam

<i>Entoloma exile</i>		Z	BE	Roodvoetstaalsteeltje
<i>Entoloma griseocyaneum</i>	V	Z	KW	Grijsblauwe satijnzwam
<i>Entoloma incanum</i>		VZ	BE	Groensteelsatijnzwam
<i>Entoloma infula</i>		VZ	BE	Helmsatijnzwam
<i>Entoloma prunuloides</i>	V	Z	BE	Molenaarssatijnzwam
<i>Entoloma sodale</i>		VZ	BE	Bleekbruin staalsteeltje
<i>Hygrocybe aurantiosplendens</i>	V	ZZ	GE	Prachtwasplaat
<i>Hygrocybe calciphila</i>		Z	EB	Kalkvuurzwammetje
<i>Hygrocybe colemanniana</i>		VZ	KW	Bruine wasplaat
<i>Hygrocybe flavipes</i>	V	Z	EB	Geelvoetwasplaat
<i>Hygrocybe intermedia</i>		UZ	KW	Vezelige wasplaat
<i>Hygrocybe mucronella</i>	V	Z	BE	Bittere wasplaat
<i>Hygrocybe punicea</i>	V	Z	BE	Graatbloemwasplaat
<i>Hygrocybe splendidissima</i>		UZ	NB	Klaprooswasplaat
<i>Microglossum nudipes</i>		VN	GE	Gladder groene aardtong
<i>Psathyrella divensis</i>		VZ	TNB	Kalkfranjehoed
<i>Ramariopsis pulchella</i>	V	ZZ	GE	Lila koraaltje



Figuur 11.11. De Groensteelsatijnzwam (*Entoloma incanum*) is gemakkelijk herkenbaar aan de geel- tot blauwgroene steel. Het is een van de vele Satijnzwammen met een optimum in kalkgraslanden (foto E. Arnolds).

Knelpunten en maatregelen

Het bijzonder hoge aandeel Rode-lijstsoorten onder paddenstoelen van kalkgrasland wordt grotendeels veroorzaakt door de zeldzaamheid van dit vegetatietype in Nederland. Volgens Willems (1987) bedroeg de totale oppervlakte in de jaren tachtig slechts omstreeks 20 ha. Daarnaast is er sprake van achteruitgang van de kwaliteit als gevolg van vermessing en suboptimaal beheer. Voor paddenstoelen is een gunstig beheer gericht op verschraving, een korte grasmat in het najaar en het voorkomen van bodembeschadiging. Het mycologisch belangrijkste kalkgrasland, de Bemelerberg, heeft bijvoorbeeld de laatste jaren te lijden van onderbegrazing waardoor de grasmat op veel plaatsen vervilt is en verruigt. Op de Kunderberg daarentegen is door drukbegrazing met een grote veedichtheid gedurende een korte periode in de herfst de bodem in grote delen zo verdicht en vertrapt, dat hier nauwelijks meer paddenstoelen te vinden waren. Vaak gebeuren dergelijke beheermaatregelen weloverwogen ten behoeve van natuurdoelen, bijvoorbeeld bepaalde insecten of vaatplanten. Hierbij mogen echter de belangen van paddenstoelen niet uit het oog worden verloren. Uitbreidingen van het areaal in de jaren zeventig en tachtig, zoals op de

Wrakelberg en de Wijlre akkers, zijn na dertig tot veertig jaar nog steeds arm aan karakteristieke soorten. Het is dus zaak om met de resterende oude terreinen zeer zorgvuldig om te gaan.

De ervaring heeft geleerd dat de mycoflora zich vaak snel kan herstellen nadat het beheer weer verbeterd is, tenminste als er inmiddels geen andere negatieve invloeden zijn geweest, zoals bemesting of bodemstoring. Op de Bemelerberg was de vegetatie in de jaren zeventig verruigd en gedeeltelijk vervangen door braamstruweel. Toen werden er nauwelijks graslandpaddenstoelen gevonden (Arnolds, n.p.). Na het instellen van begrazingsbeheer met mergellandschappen bleken vegetatie en mycoflora zich opmerkelijk snel te herstellen (Hilligers 1983; Kuyper & Schreurs 1984). Op grond van de grootte van sommige groepen vruchtlichamen (mycelia) mag worden aangenomen dat de meeste schraallandpaddenstoelen als mycelia nog in de verruigde vegetatie aanwezig waren, maar pas na hervatting van beheer in de korte grasmat tot fructificatie konden komen.

11.1.4 Droog heischraal grasland

Karakteristiek

Heischrale graslanden vormen het Natura 2000-habitattypen N6230. In dit hoofdstuk komen alleen de droge varianten aan de orde. Heischrale graslanden hebben een zuurder karakter dan de eerder besproken droge, schrale graslanden en komen vaak voor op onbemeste, lemige bodems. Ze hebben een lage productie met dominante soorten als Fijn schapengras (*Festuca filiformis*), Schapenzuring (*Rumex acetosella*), Gewone veldbies (*Luzula campestris*), Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en Borstelgras (*Nardus stricta*). Kenmerkende soorten zijn Tandjesgras (*Danthonia decumbens*), Tormentil (*Potentilla erecta*), Liggend walstro (*Galium saxatile*), Hondsviooltje (*Viola canina*) en Stijve ogentroost (*Euphrasia stricta*). Karakteristiek is ook het optreden van dwergstruiken uit heidevegetaties, zoals Struikhei (*Calluna vulgaris*), Gewone dophei (*Erica tetralix*) en Stekelbrem (*Genista anglica*). Heischrale graslanden vormen vegetatiekundig en landschappelijk veelal een overgang tussen de hierboven besproken droge graslanden enerzijds en heidevegetaties anderzijds. Ze worden tot een eigen vegetatiekundige klasse (*Nardetea*) gerekend met één Verbond der heischrale graslanden (*Nardo-Galium saxatilis*) (Schaminée et al. 1996), dat zowel droge als natte vegetatietypen omvat. De natte heischrale graslanden van de Associatie van Klokjesgentiaan en Borstelgras (*Gentiano pneumonanthes-Nardetum*) worden besproken bij de natte schraallanden (§ 10.1). De droge heischrale graslanden worden verdeeld in drie typen, waarbij de Associatie van Liggend walstro en Schapengras (*Galio hercynici-Festucetum ovinae*) voorkomt op pleistocene zandgronden, de Associatie van Maanvaren en Vleugeltjesbloem (*Botrychio-Polygaletum*) in de duinen en de Associatie van Betonie en Gevinde kortsteel (*Betonico-Brachypodietum*) op krijthellingen in Zuid-Limburg. Deze indeling loopt parallel aan de hierboven gebruikte typologie van andere droge graslanden. In heischrale graslanden vormt zich vaak een dunne, langzaam verterende laag strooisel in tegenstelling tot de hierboven besproken droge graslanden.

Heischrale graslanden zijn voor hun voortbestaan afhankelijk van menselijke invloed, zoals begrazen, maaien, branden en betreden. Bij het ontbreken van beheer gaan ze via soortenarme stadia met een vervilte grasmat over in struweel en eikenbos. Ze waren vroeger in ons land wijd verbreid maar zijn door ontginning sterk afgenomen. Bovendien is deze gemeenschap zeer gevoelig voor verzuring en vermesting met een kritische stikstofbelasting van

10-15 kg/ha/jaar, een niveau dat bijna overal in ons land ver wordt overschreden (Dorland et al. 2011). Hierdoor is de kwaliteit van de resterende vegetaties sterk achteruit gegaan.

Mycoflora

Biodiversiteit

Droge heischrale graslanden zijn met 19 karakteristieke soorten paddenstoelen goed gekarakteriseerd (Arnolds & Van den Berg 2013), al ligt dat aantal lager dan bij de duingraslanden en kalkgraslanden (tabel 11.6). Het gaat om 16 plaatjeszwammen (84%), één knotszwam, één buikzwam en één schijfzwammetje. Iets meer dan de helft van de kenmerkende soorten wordt gevormd door tien Satijnzwammen (*Entoloma spec.*), waaronder markante soorten als de Vezelkopsatijnzwam (*Entoloma hispidulum*), Okervoetsatijnzwam (*E. vinaceum*) en Geelsteelsatijnzwam (*E. xanthocaulon*). Onder de vier kenmerkende Wasplaten zijn Gewoon vuurzwammetje (*Hygrocybe miniata*), Violetgrijze wasplaat (*H. lacmus*) en Apothekerswasplaat (*H. nitrata*). Naast deze typische heischrale soorten vinden we er ook een aantal soorten van droge schraallanden als geheel (tabel 11.2) en droge heidevegetaties (§ 7.1); in beweide terreinen bovendien vaak opvallend veel mestpaddenstoelen, waaronder zeldzame soorten (§ 12.2).

Droge heischrale graslanden zijn armer aan soorten paddenstoelen dan andere typen droge schraallanden. In de jaren zeventig zijn in Drenthe negen proefvlakken van 80 tot 400 m² in heischrale graslanden op droog zand en keileem mycosociologisch bestudeerd (Arnolds 1981). Hiervan waren er drie goed ontwikkeld en zes verarmde vormen met dominantie van Fijn schapengras (*Festuca filiformis*), Borstelgras (*Nardus stricta*) en Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*). Het gemiddelde aantal soorten per proefvlak was met 23 (18-34) bijna de helft van het aantal soorten in proefvlakken van het Verbond van Gewoon struisgras (*Plantagini-Festucion*) (zie hierboven). De soortenrijkdom in floristisch soortenrijke en in verarmde proefvlakken verschilde niet significant. Deze graslanden kunnen rijk zijn aan vruchtlichamen met dichtheden van circa 400 tot 5000 vruchtlichamen per 1000 m² per jaar.

Uit mycologische inventarisaties is gebleken dat droge heischrale vegetaties op sterk lemige grond aanmerkelijk rijker kunnen zijn aan soorten. Dat geldt bijvoorbeeld voor de Associatie van Betonie en Gevinde kortsteel op hellingen in Zuid-Limburg (Arnolds & Keizer, n.p.). Hier vinden we ook karakteristieke, zeer zeldzame soorten voor gradiëntsituaties tussen het kalkarme, zure vuursteeneluvium op het plateau en de kalkrijke krijtverweringsbodems op de hellingen, zoals de Krijtlandwasplaat (*Camarophylloopsis schulzeri*), Sombere wasplaat (*Hygrocybe ovina*), Groengele wasplaat (*H. citrinovirens*), Grijsblauwe satijnzwam (*Entoloma griseocyaneum*) en een aantal andere Satijnzwammen. Het is vaak tamelijk arbitrair of deze soorten als kenmerkend voor kalkgraslanden of heischrale graslanden worden beschouwd. Deze soorten komen ten dele ook voor in het heischrale grasland aan de bovenrand van de kalkgroeve in Willinks Weust bij Winterswijk.

Ook heischrale graslanden in de duinen zijn plaatselijk opvallend rijk aan soorten, waaronder veel Wasplaten, zoals de Vroongronden op Schouwen en Goeree. Dit wordt daar vooral veroorzaakt door de hoge ouderdom en grote oppervlakte van deze graslandgebieden, alsmede door het geaccidenteerde terrein waardoor er meer variatie in vochtigheid, nutriëntenaanbod en zuurgraad aanwezig is dan in de meeste binnenlandse heischrale graslanden.

Enkele paddenstoelen hebben binnen Nederland een optimum in heischrale graslanden in de duinen, bijvoorbeeld de Verblekende wasplaat (*Hygrocybe vitellina*) en de Karmozijnwasplaat (*H. phaeococcinea*).

Ook voor heischrale vegetaties geldt dat de ontwikkeling van een kenmerkende mycoflora aanmerkelijk langer duurt dan van de plantengroei. In terreinen als het Eexterveld bij Anderen en Schepping bij Beilen is na verwijdering van de bouwvoor op keileem na circa 30 jaar reeds een vrij goed ontwikkeld heischraal grasland ontstaan maar de meeste kenmerkende paddenstoelen ontbreken, vermoedelijk doordat het bijbehorende humusprofiel nog niet ontwikkeld is.

Functionele diversiteit

Vrijwel alle kenmerkende soorten van droge heischrale graslanden dragen waarschijnlijk bij aan de decompositie van organische bestanddelen in de strooisellaag en bodem (18 soorten, 95%). Alleen de Grijze vorkplaat (*Cantharellula umbonata*) wordt gerekend tot paddenstoelen die op en met mossen leven. Mycorrhizapaddenstoelen kunnen groeien bij opgeslagen bomen in en rond het grasland.

Betekenis van de mycoflora

Ondanks hun wat minder grote soortenrijkdom is de mycologische betekenis van droge heischrale graslanden groot. Ook deze graslanden vallen op door een zeer hoog aandeel Rode-lijstsoorten van 84%. Twee soorten zijn niet beoordeeld (11%) en slechts één soort (5%) wordt als niet bedreigd beschouwd (Arnolds & Veerkamp 2008). Tot de ook internationaal bedreigde en zeer zeldzame soorten behoren de Tolvormige stuifzwam (*Bovistella radicata*), Fijnschubbige satijnzwam (*Entoloma jubatum*), Apothekerswasplaat (*Hygrocybe nitrata*) en Sombere wasplaat (*H. ovina*). Uit Nederlandse heischrale graslanden zijn vier Satijnzwammen als nieuw voor de wetenschap beschreven (Arnolds & Noordeloos 1979).

Voorbeeldgebieden

Midden-Terschelling, Eexterveld, Havelterberg en omgeving, Willinks Weust bij Winterswijk, voormalige vliegbasis Soesterberg, Bemelerberg, Berghofweide, Vroongronden op Schouwen, Westduinen op Goeree, Groene Glop op Schiermonnikoog.

Tabel 11.6: Kenmerkende paddenstoelen van droge heischrale graslanden (19 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Bovistella radicata</i>	V	ZZ	BE	Tolvormige stuifzwam
<i>Cantharellula umbonata</i>	V	Z	EB	Grijze vorkplaat
<i>Clavulinopsis luteoalba</i>	V	VA	KW	Verblekende knotszwam
<i>Entoloma cuniculorum</i>		ZZ	BE	Konijnenholsatijnzwam
<i>Entoloma farinogustus</i>		Z	BE	Ranzige dennensatijnzwam
<i>Entoloma hispidulum</i>	V	VZ	BE	Vezelkopsatijnzwam
<i>Entoloma jubatum</i>		Z	BE	Fijnschubbige satijnzwam
<i>Entoloma vinaceum</i>	V	VZ	BE	Okervoetsatijnzwam
<i>Entoloma xanthocaulon</i>		VZ	BE	Geelsteelsatijnzwam
<i>Hygrocybe lacmus</i>	V	Z	BE	Violetgrijze wasplaat
<i>Hygrocybe miniata</i>		A	TNB	Gewoon vuurzwammetje
<i>Hygrocybe nitrata</i>	V	Z	EB	Apothekerswasplaat
<i>Hygrocybe ovina</i>	V	ZZ	KW	Sombere wasplaat
<i>Mycena pelliculosa</i>	V	VA	KW	Heidekleefsteelmycena



Figuur 11.12: De Tolvormige stuifzwam (Bovistella radicata) heeft een voorkeur voor droge plekken in geaccidenteerde heischraal graslanden die door konijnen kort zijn afgegraasd. De soort is in Europa zeer zeldzaam (foto E. Arnolds).

Knelpunten en maatregelen

Droge heischrale graslanden zijn in ons land in omvang sterk afgenomen door ontginningen. Van de resterende voorbeelden in natuurreservaten is de soortenrijkdom en kwaliteit van de plantengroei achteruit gegaan (Weeda et al. 2002). Hetzelfde geldt voor de mycoflora. De grootste huidige bedreiging is de voortgaande vermessing en verzuring van het landschap (Dorland et al. 2011), waartegen op lokaal niveau niet veel te doen is. Een tweede bedreiging wordt gevormd door ongunstig beheer, zoals verwaarlozing van het grasland, een te lage begrazingsdruk, gefaseerd maaibeheer, drukbegrazing in terreinen die niet in die traditie zijn ontstaan en overmatige betreding als gevolg van recreatie.

Het gangbare beheer van heischrale vegetaties bestaat uit een hooilandbeheer en/of extensieve begrazing. Beide opties zijn ook voor paddenstoelen gunstig, waarbij van belang is dat de graslanden kort de winter ingaan. Ook in deze schraallanden zou men voorzichtig moeten zijn met bodemverstoring, bijvoorbeeld het verwijderen van de strooisel- en humuslaag in oudere, vergraste vegetaties omdat deze nog steeds zeer waardevol kunnen zijn voor paddenstoelen. De mycelia worden door dergelijke maatregelen irreversibel verwijderd en nieuwe vestiging van de meeste kenmerkende soorten laat decennia op zich wachten.

Onder invloed van stikstofdepositie en door gebrek aan beheer kan zich in oorspronkelijke heischrale graslanden een uniforme mat van Bochtige smele ontwikkelen. Dergelijke plekken zijn ook uit mycologisch oogpunt weinig waardevol en kunnen meestal zonder bezwaar worden geplagd.

12 Rijke graslanden en akkers (N12)

Samenvatting

Dit beheertype omvat kruidenrijke graslanden op matig vochtige tot droge, voedselrijke, vaak bemeste grond, waaronder Glanshaverhooilanden, Kamgrasweiden, bloemdijken, zilte graslanden in het kustgebied en overstromingsgraslanden langs grote rivieren en meren. Daarnaast worden kruidenrijke akkers en ruigtevelden hiertoe gerekend. De mycologische betekenis varieert sterk naar gelang de omstandigheden. Akkers, ruigtevelden, zilte en overstromingsgraslanden zijn arm aan soorten en herbergen weinig karakteristieke paddenstoelen. Voor de mycoflora zijn geen speciale maatregelen nodig. Glanshaverhooilanden, Kamgrasweiden en bloemdijken kunnen voor paddenstoelen zeer waardevol zijn als ze tot het oude cultuurlandschap behoren met een lange tijd ongestoorde bodem. Dan kunnen zich soortenrijke Wasplatengraslanden (zie hoofdstuk 11) ontwikkeld hebben. Daarbij geldt dat de mycologische rijkdom doorgaans groter is in drogere varianten op relatief voedselarme bodems. Rijke graslanden met grote mycologische waarde kunnen beheerd worden als permanent hooiland, extensief begraasd grasland of als hooiland met nabeweiding. Bij percelen met een hoge voedselrijkdom of vroeger agrarisch gebruik is een verschrallend hooilandbeheer aan te raden. Verder is het voor behoud en ontwikkeling van de mycoflora essentieel om bodemstoring te vermijden, af te zien van additionele bemesting en langdurige inundaties te vermijden, ook in het winterhalfjaar.

12.1 Bloemdijk (N12.01)

Karakteristiek

Bloemdijken zijn kunstmatige, als waterkering opgeworpen, brede aarden wallen met een gevarieerde, min of meer schrale, grazige vegetatie. Ze zijn niet als aparte eenheid opgenomen bij de Natura 2000-habitattypen, maar kunnen behoren tot type H6510 of H6120 wanneer ze begroeid zijn met respectievelijk Glanshaverhooiland of stroomdalgrasland. Laatstgenoemde situaties zijn botanisch het meest waardevol.

De ondergrond van bloemdijken kan variëren van zware klei tot lichte zavel en is vaak kalkhoudend. Behalve door de bodem wordt de vegetatie voor een belangrijk deel bepaald door de beheersvorm. Bloemdijken worden niet of nauwelijks bemest en één tot twee maal per jaar gehooïd. Dan kunnen zich bloemrijke graslandvegetaties ontwikkelen van het Glanshaver-verbond (*Arrhenatherion elatioris*) of het Verbond der droge stroomdalgraslanden (*Sedo-Cerastion*). De mycoflora van Glanshaver-hooilanden wordt uitgebreider besproken in § 12.3. Vaak zijn ook elementen van zoomvegetaties van het Marjolein-verbond (*Trifolion medii*) aanwezig. Soms worden zulke dijken ook nabeweïd, in Zeeland mede door gescheperde schaapskuddes. Een ander deel van de dijken wordt niet gehooïd maar een groot deel van het jaar beweïd, zonder additionele mestgift. Hier kunnen zich

relatief soortenrijke weilanden ontwikkelen van het Kamgras-verbond (*Cynosurion cristati*), vaak met karakteristieke stroomdalsoorten als Kattendoorn (*Ononis repens* ssp. *spinosa*) en Kruisdistel (*Eryngium campestre*). Ook dit type wordt tot de bloemdijken gerekend. Op zandige dijken kunnen elementen van droog schraalland een belangrijke rol spelen (zie hoofdstuk 11).

Veel grazige dijken worden door beherende instanties verpacht aan boeren en als gevolg daarvan met kunstmest of dierlijke mest behandeld en intensief met vee beweid, meestal schapen. Deze dijken hebben een sterk verdichte bodem en een kortgrazige, soortenarme vegetatie, vaak met Akkerdistel (*Cirsium arvense*) en andere ruigtekruiden, vergelijkbaar met agrarische productiegraslanden. Ze behoren niet tot de bloemdijken. Indien dijken hun waterkerende functie verloren hebben, vindt soms geen enkele vorm van beheer meer plaats. Er ontstaan dan ruige graslanden en op den duur struwelen en bosstroken. Deze dijken komen hier niet aan de orde. Ook dijken met opgaande bomen, meestal populieren, worden hier niet behandeld. Zij komen aan de orde bij de lanen en wegbermen met bomen (hst. 19).

Bloemdijken komen voornamelijk voor in Zeeland, het rivierengebied, het Hollandse polderland en de zeekelegebieden van Groningen en Friesland, inclusief de Waddeneilanden. Door dijkverzwaringen en intensivering van het beheer zijn goed ontwikkelde bloemdijken schaars geworden.

Mycoflora

Voor de eigenschappen van de paddenstoelenflora van bloemdijken wordt verwezen naar de teksten over de beheertypen Glanshaverhooiland (12.3) en Kruiden- en faunarijk grasland (12.2). De kennis omtrent de mycoflora van glanshaverhooilanden is grotendeels gebaseerd op waarnemingen op dijktafsluitingen waar deze vegetatie goed ontwikkeld is. Op bloemdijken groeien voornamelijk paddenstoelen uit de twee genoemde beheertypen. Mogelijk hebben sommige paddenstoelen daarbinnen een speciale voorkeur voor dijkhellingsen, bijvoorbeeld de Spitse wasplaat (*Hygrocybe subglobispora*) en de Ridderwasplaat (*H. fornicata*) op gemaaide dijken. Op beweide dijken heeft de Kruisdisteloesterzwam (*Pleurotus eryngii*) vermoedelijk zijn optimum.



Figuur 12.1. De Kruisdisteloesterzwam (Pleurotus eryngii) groeit in Nederland vrijwel uitsluitend op dijkhellingsen in Zeeland en op de Zuid-Hollandse eilanden. Hij groeit parasitisch op de wortels van Kruisdistel (Eryngium campestre) waardoor deze plant gewoonlijk afsterft. De soort bereikt in ons land de noordgrens van zijn areaal (foto E. Arnolds).

Betekenis van de mycoflora

Dijken van zowel het begraasde als het gehooide type kunnen van groot belang zijn voor de paddenstoelenflora. De betekenis hangt voor een belangrijk deel af van de ouderdom van de dijk (zonder bodemstoring) en van het gevoerde beheer, waarbij kunstmest, drijfmest en sterke bemesting met stalmest uit den boze is. Op oude (enkele tientallen jaren) en gunstig beheerde dijken kan een zeer waardevolle mycoflora zijn ontstaan met veel kenmerkende soorten uit de Wasplatengraslanden (zie hoofdstuk 11, beheertype Droog schraalland). Enkele van de mycologisch belangrijkste graslanden in Nederland waren in de jaren zeventig gelegen op dijkhellingen (Arnolds 1980). In zijn overzicht van de destijds 52 bekende Wasplatengraslanden in Nederland worden tien dijktrajecten genoemd. Veel dijken hebben deze waarden echter geheel of grotendeels verloren door grondwerkzaamheden en veranderingen in beheer. Enkele voorbeelden hiervan worden in onderstaand kader wat uitgebreider besproken.

Nog steeds worden in ons land lokaal dijkvakken aangetroffen met aanzienlijke mycologische waarden. Deze zijn vooral te vinden op slaperdijken zonder waterkerende functies, waar geen dijkverhoging tot Deltaniveau noodzakelijk was en de oude bodem dus intact is gebleven, onder meer in Noord-Groningen, de Kop van Noord-Holland en op Texel. Zeeland is zeer rijk aan dijken en met name Zuid-Beveland staat bekend om zijn bloemdijken die tegenwoordig weer met een gescheperde kudde worden beheerd. Toch dragen de meeste dijken een te hoge, sterk verruigde vegetatie die ongeschikt is voor kritische paddenstoelen, of ze zijn zo sterk bemest en beweid dat de bodem vertrapt is. Gedurende de afgelopen jaren zijn veel Zeeuwse dijken in het kader van een provinciale paddenstoelenkartering bezocht, maar slechts in drie dijkvakken werd een interessante graslandmycoflora aangetroffen: Dijkhuisjes bij Zonnemaire, de dijk van de Seydlitzpolder bij Philippine en de slaperdijk ten westen van Wemeldinge (Arnolds & Jacobusse, n.p.)

Kader 12.1: De teloorgang van enkele paddenstoelendijken

Oude dijken kunnen zeer waardevol zijn voor graslandpaddenstoelen. Twee terreinen spanden in ons land de kroon. De dijken en flauw hellende taluds langs het Drongelens Kanaal tussen Waalwijk en Den Bosch hadden in de jaren zeventig een bijzonder rijke mycoflora met onder meer 16 soorten Wasplaten (Arnolds 1994). Dit grasland is uitgebreider besproken in hoofdstuk 11, bij het beheertype Droog schraalland.

Een ander buitengewoon interessant terrein betrof de dijk langs het Julianakanaal tussen Elsloo en Geulle, waar in de jaren tachtig en negentig zelfs 19 soorten Wasplaten zijn aangetroffen en een voor Nederland ongekend hoog aantal van 12 soorten Knotszwammen (Keizer 2002; Bollen 2003). In 1995 werden hier op één excursie nog tien Wasplaten en vijf Knotszwammen genoteerd (de Vries 1996). Ook hier is sprake van verleden tijd. De dijk werd tot circa 1997 onder verantwoordelijkheid van Rijkswaterstaat beheerd door particulieren die er schapen lieten grazen en verder geen bemesting toepasten. Daarnaast werd de dijk begraasd door schapen van een commerciële kudde. Er was toen op veel plaatsen een kortgrazige, open, mosrijke vegetatie; ideale condities voor Wasplatengraslanden. Sinds 1997 werden de taluds één keer per jaar gemaaid, een beheersvorm die ook geschikt is voor het handhaven van een rijke mycoflora. Ondanks afvoer van het maaisel verruigde de vegetatie toen al enigszins, mede doordat populieren waren aangeplant (Bollen 2003). Intussen is het beheer overgedragen aan Staatsbosbeheer. De laatste jaren wordt alleen een zone langs het fietspad gemaaid waarbij het maaisel niet of gebrekkig wordt afgevoerd. De

dijkvegetatie is nu sterk verruigd, en de soortenrijkdom van de mycoflora zeer sterk afgenomen. Nu worden er nog slechts enkele Wasplaten gevonden (mond. med. H. Huijser, P.J. Keizer). Zowel Rijkswaterstaat als Staatsbosbeheer waren tijdig op de hoogte gebracht van de buitengewone mycologische waarden van deze dijk maar hebben daarmee in hun beheervoering geen rekening gehouden. Anders dan bij het Drongelens Kanaal is de achteruitgang van de mycoflora langs het Julianakanaal wellicht omkeerbaar als een intensief hooilandbeheer van maaien en afvoeren wordt hervat, eventueel gevolgd door of gecombineerd met begrazing. Andere zeer belangrijke dijkellingen lagen indertijd langs de waddenkust van Ameland, tussen Kinnum en Stryp op Terschelling en langs de IJssel bij Wilp (Arnolds 1980). De mycologische kwaliteit van deze gebieden is door dijkverhogingen vernietigd.

Voorbeeldgebieden

Slaperdijk tussen Kinnumen Stryp op Terschelling, dijken op Texel, dijk langs Julianakanaal tussen Geulle en Elsloo, Bierdijk op Wieringen, dijk bij Wemeldinge.

Knelpunten en maatregelen

De knelpunten voor de mycoflora van bloemdijken zijn bij de bespreking van de betekenis van de mycoflora reeds aan de orde gekomen. Het grootste knelpunt is dat dijken slechts zelden eigendom zijn van natuurorganisaties, maar meestal van instanties als waterschappen en Rijkswaterstaat die primair andere doeleinden hebben: waterkering en een zo goedkoop mogelijk onderhoud. Dat laatste geldt ook voor binnendijken en slaperdijken die hun functie als waterkering verloren hebben, zodat ze vaak aan boeren worden verhuurd. Er zijn een hoop mycologische en andere natuurwaarden te winnen door het toepassen van een beheer dat rekening houdt met behoud, herstel en ontwikkeling van die waarden, al was het maar op een klein deel van de (potentieel) meest interessante dijken.

Het recept voor een optimaal beheer is eenvoudig: maaien en afvoeren dan wel extensieve begrazing (of een combinatie van beide), geen organische mest, geen kunstmest, geen bodemstoring. Bij verruigde dijkvakken is een hooilandbeheer aan te bevelen voordat met succes een beweidingsregime kan worden ingesteld.

In een aantal gevallen is bij werkzaamheden vanwege een bijzondere vegetatie een transplantatie uitgevoerd, onder andere van soortenrijke rivierdijkvegetaties. Hierbij worden plaggen van de vegetatie tijdelijk op depot gezet en later teruggeplaatst (Liebrand 1993). Voor de plantengroei is de methode redelijk succesvol. Het effect op paddenstoelen is nooit onderzocht.

12.2 Kruiden- en faunarijk grasland (N12.02)

Karakteristiek

Kruiden- en faunarijk grasland is niet opgenomen bij de Natura 2000-habitattypen. Dit beheertype omvat vegetaties die gedomineerd worden door grassen en vrij rijk zijn aan plantensoorten, maar de productiviteit is er aanmerkelijk hoger dan in natte en droge schraallanden en de karakteristieke, vaak zeldzame soorten van deze gemeenschappen ontbreken. Ze worden vooral beheerd als weiland, staan niet onder invloed van zout water en worden 's winters niet geregeld overstroomd. Er zijn wel overeenkomsten in

soortensamenstelling met de Glanshavergraslanden (*Arrhenatherion elatioris*), maar die worden vooral beheerd als permanent hooiland (eventueel met nabeweiding) en zijn doorgaans soortenrijker. Glanshaverhooilanden worden hieronder apart behandeld (zie § 12.3). Ook grazige vegetaties op dijken worden apart behandeld (zie hierboven: § 12.1).

Bij kruiden- en faunarijk grasland moet men op de eerste plaats denken aan permanente boerengraslanden zoals die tot in de jaren zestig algemeen voorkwamen, met in het voorjaar een bloemrijk aspect met onder andere Pinksterbloem (*Cardamine pratensis*), Scherpe boterbloem (*Ranunculus acris*), Margriet (*Leucanthemum vulgare*) en Veldzuring (*Rumex acetosa*). Bij dat beeld horen kieviten en grutto's, maar voor mycologen ook in het najaar weidechampignons (*Agaricus campestris*) en zwartwordende Wasplaten (*Hygrocybe conica*). Vegetatiekundig vormt de Kamgrasweide (*Lolio-Cynosuretum*), samen met de daarvan afgeleide rompgemeenschappen, de kern van dit beheertype. Kruiden- en faunarijk grasland kan onder invloed van –tegenwoordig als extensief beschouwd- agrarisch beheer tot ontwikkeling komen op zeer verschillende grondsoorten, variërend van zand tot veen en klei en van nat tot droog. Als gevolg van natuurlijke factoren (kleigrond) of een geringe tot matige stalmestgift is de bodem min of meer voedselrijk. Het beheer kan bestaan uit permanente beweiding of een hooilandbeheer met nabeweiding, soms ook jaren achtereen hooilandbeheer, vooral indien de doelstelling van het beheer verschraling is.

Kruiden- en faunarijk grasland was in de eerste helft van de vorige eeuw wijd verbreid als agrarisch productiegasland. Tegenwoordig is het op gangbare boerenbedrijven niet meer te vinden of hoogstens als een overhoekje. Door toepassing van grote hoeveelheden kunstmest en drijfmest, alsmede door periodiek scheuren en opnieuw inzaaien, resteren nu in landbouwgebieden slechts kruidenarme graslanden gedomineerd door Engels raaigras (*Lolium perenne*). Kamgrasweiden en verwante vegetaties treffen we nu voornamelijk aan bij hobbyboeren (met name in paardenweiden) en in terreinen van natuurbeheerders. Vaak gaat het daarbij om oorspronkelijk zwaar bemeste agrarische percelen, waar in het kader van natuurontwikkeling door verschrallend beheer gestreefd wordt naar de ontwikkeling van kruiden- en faunarijk grasland, of een verdere ontwikkeling naar schraallanden of heidevegetaties.

Het beheertype Kruiden- en faunarijk grasland is mycologisch van belang zowel voor terrestrische paddenstoelen als voor soorten die op mest groeien. Deze twee soortengroepen zullen hieronder apart besproken worden.



Figuur 12.2: Beweid boerengrasland met Kamgras en een ongestoord humusprofiel (nooit gescheurd) kan voor paddenstoelen een belangrijk biotoop vormen (foto W. Ozinga).

12.2.1 Bodembewonende paddenstoelen

Mycoflora

Biodiversiteit

Kruiden- en faunarijke grasland kan rijk zijn aan paddenstoelen. Dat blijkt al uit het feit dat in ons land 73 soorten als kenmerkend voor min of meer bemeste graslanden worden beschouwd, waarvan elf hun optimum hebben in sterk bemeste varianten (Arnolds & Van den Berg 2013). Van deze paddenstoelen behoren er 65 (89%) tot de basidiomyceten; daarbinnen voornamelijk tot de plaatjeszwammen (60 soorten, 82%) met daarnaast drie buikzwammen en twee Knotszwammen. Onder de acht Ascomyceten (11% van het totaal) zitten drie kleine Schijfzwammetjes, maar ook een markante soort als de Rupsendoder (*Cordyceps militaris*), een parasiet op rupsen en poppen van vlinders die het meeste in kortgrazige, niet te voedselarme graslanden voorkomt.

In Drenthe zijn in de jaren zeventig negen proefvlakken van circa 500 m² mycosociologisch bestudeerd in vochtige en droge varianten van de Kamgrasweide (Arnolds 1981). Met een gemiddelde van 31 (11-57) soorten paddenstoelen per proefvlak was dit type tamelijk rijk aan soorten. Hieronder zijn gemiddeld 9 mestpaddenstoelen, verreweg het hoogste aantal van de tien onderzochte vegetatiekundige verbonden. Het aantal soorten per terrein varieert zeer sterk, afhankelijk van het grondwaterpeil en de voedselrijkdom. De laagste aantallen werden aangetroffen in natte, relatief voedselrijke proefvlakken op venige grond in beekdalen, de hoogste in droge, relatief voedselarme proefvlakken op licht humeus zand. In het soortenrijkste proefvlak, een brede, door schapen beweidde, maar overigens niet bemeste kade langs een kanaal kwamen enkele kenmerkende soorten van Wasplatengraslanden voor (zie hoofdstuk 11). Na het uitrijden van drijfmest en het strooien van kunstmest, een ongepland beheerexperiment, bleek de mycoflora in de drie jaren daarna veel armer aan soorten en de kenmerkende paddenstoelen van Wasplatengraslanden waren in één klap verdwenen

(Arnolds 1989). Hieruit blijkt de grote kwetsbaarheid van de mycoflora in deze graslanden voor overmatige bemesting.

Functionele diversiteit

Van de 73 kenmerkende soorten in flora- en faunarijk grasland zijn er 8 (11%) betrokken bij de afbraak van intacte stengels van kruiden en grassen en 57 (77%) bij de decompositie van strooisel en humus. Acht soorten zijn biotrofe parasieten, waaronder de hierboven genoemde Rupsendoder, het Roze grasknotsje (*Typhula incarnata*) op grassen en zes kleine parasitaire Ascomyceten op klaver en rupsklaver. Daarnaast zijn mestpaddenstoelen in deze graslanden vaak zeer goed vertegenwoordigd. Op deze groep wordt hieronder uitgebreid ingegaan. Mycorrhizapaddenstoelen en houtpaddenstoelen ontbreken, tenzij de laatste in verbinding staan met hekpaltjes of begraven houtresten.

Betekenis van de mycoflora

Van de karakteristieke paddenstoelen voor de Kamgrasweide staan er 25 (34%) op de Rode Lijst. Daarmee is het aandeel Rode-lijstsoorten aanmerkelijk lager dan in schralere graslandtypen, maar nog altijd aanzienlijk. Er behoren bekende soorten toe als het Papegaaizwammetje (*Hygrocybe psittacina*), het Sneeuwzwammetje (*H. virginea*) en de Gewone weidechampignon (*Agaricus campestris*; figuur 12.3). De laatste soort is in aantal atlasblokken sinds 1983 met 54% achteruit gegaan en wordt wel vergeleken met de Veldleeuwerik die tot voor kort zeer talrijk in het boerenland voorkwam maar daar nu gedecimeerd is (Arnolds & Veerkamp 2008).



Figuur 12.3. De Gewone weidechampignon (Agaricus campestris) hoort evenzeer bij het traditionele boerengrasland als Pinksterbloem, Kievit en Grutto (foto H. Huijser).

De mycologische betekenis van kruiden- en faunarijke graslanden kan sterk verschillen van vrij gering in vochtige, relatief voedselrijke varianten tot zeer groot in droge, relatief voedselarme varianten op zand, zavel en kalk. In die laatste subtypen kan het aandeel van plantensoorten uit droge schraallanden (hoofdstuk 11) aanzienlijk zijn. Dat geldt ook voor paddenstoelen. Sommige oude, schrale kamgrasweiden met een ononderbroken graslandbeheer behoren zelfs tot de belangrijkste Wasplatengraslanden van ons land. De kroon spant hierbij het reservaat De Rotstergaaster Wallen langs de Tjonger bij Heerenveen, dat al eeuwen als grasland wordt beheerd en waar het

oorspronkelijke reliëf van kopjes en laagtes nog intact is. Met een totaal van 25 soorten Wasplaten, waaronder enkele internationaal uiterst zeldzame en kritische soorten, is dit veruit het soortenrijkste terrein van Nederland. Enkele soorten komen uitsluitend voor in een mooi ontwikkeld heischraal grasland dat ook deel uitmaakt van het reservaat, maar de meeste soorten groeien op de hogere terreindelen in Kamgrasweide waar nauwelijks een bijzondere plant te vinden is! Dit bevestigt de bevindingen in Zweden dat er slechts een geringe correlatie bestaat tussen botanische en mycologische waarden in graslanden (Öster 2008).

Een soortgelijke situatie doet zich voor in de Yerseke Moer, ook een eeuwenoud, licht geaccidenteerd graslandgebied met kamgrasweiden waar in de hogere delen negen soorten Wasplaten gevonden zijn, naast een aantal andere bijzondere graslandsoorten. Enkele andere zeer waardevolle Wasplatingraslanden van dit type vinden we in Zuid-Limburg, onder meer op de Cannerberg, bij Berg en bij Nijswiller. Gezien de buitengewoon grote zeldzaamheid en de grote kwetsbaarheid van dit oude type grasland verdienen de genoemde terreinen goede bescherming en een optimaal beheer.

Voorbeeldgebieden

Rotstergaaster Wallen bij Heerenveen, Yerseke moer, Cannerberg bij Maastricht, graslanden ten noorden van Nijswiller, graslanden langs de Cotesserbeek bij Epen.

Tabel 12.1: Kenmerkende paddenstoelen voor kruiden- en faunarijk grasland (25 soorten, selectie). Voor mestpaddenstoelen zie tabel 12.2.2. Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3.

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Indicatorsoorten van zwak tot matig bemeste, niet gescheurde, oudere graslanden			
<i>Agaricus campestris</i>	A	GE	Gewone weidechampignon
<i>Agaricus urinascens</i>	MA	KW	Grootsporige champignon
<i>Bovista nigrescens</i>	VA	TNB	Zwartwordende bovist
<i>Clavaria falcata</i>	VA	TNB	Spitse knotszwam
<i>Clitocybe agrestis</i>	ZA	TNB	Bleke veldtrechterzwam
<i>Clitocybe rivulosa</i>	ZA	TNB	Giftige weidetrechtterzwam
<i>Conocybe alboradicans</i>	VZ	TNB	Wortelend breeksteeltje
<i>Entoloma neglectum</i>	Z	KW	Bleekgele satijnzwam
<i>Entoloma sericeum</i>	ZA	TNB	Bruine satijnzwam
<i>Hygrocybe conica</i>	A	TNB	Zwartwordende wasplaat
<i>Hygrocybe psittacina</i>	A	GE	Papegaaizwammetje
<i>Hygrocybe virginea</i>	A	GE	Sneeuwzwammetje
<i>Lepista panaeolus</i>	MA	BE	Vale schijnridderzwam
<i>Lepista saeva</i>	VA	BE	Paarssteelschijnridderzwam
<i>Macrolepiota excoriata</i>	MA	BE	Rafelige parasolzwam
<i>Marasmiellus tricolor</i>	VZ	TNB	Driekleurig ruitertje
<i>Marasmius oreades</i>	ZA	TNB	Weidekringzwam
<i>Mycena olivaceomarginata</i>	ZA	TNB	Bruinsnedemycena
<i>Panaeolus acuminatus</i>	A	TNB	Spitse vlekplaat
<i>Psilocybe semilanceata</i>	A	GE	Puntig kaalkopje
<i>Stropharia pseudocyanea</i>	MA	BE	Slanke kopergroenzwam
Tolerante soorten van sterk bemeste, gescheurde en ingezaaide graslanden (moderne agrarische bedrijfsvoering)			
<i>Bolbitius titubans</i>	ZA	TNB	Dooiergele mestzwam
<i>Clitocybe amarescens</i>	A	TNB	Mesttrechterzwam
<i>Conocybe siliginea</i>	A	TNB	Vaal breeksteeltje
<i>Deconica subviscida</i>	VZ	TNB	Graskaalkopje
<i>Lepista sordida</i>	A	TNB	Vaalpaarse schijnridderzwam
<i>Panaeolina foenicisecii</i>	ZA	TNB	Gazonvlekplaat
<i>Panaeolus fimicola</i>	A	TNB	Grauwe vlekplaat

Knelpunten en maatregelen

Vanuit sterk bemeste, intensief gebruikte landbouwgronden kunnen kruiden- en faunarijke graslanden op twee manieren worden bereikt (zie ook hoofdstuk 18): door verschraling vanuit de oorspronkelijke situatie of door verwijdering van (een deel van) de voedselrijke bovengrond en het laten ontstaan van een nieuwe graslandvegetatie. Bij oude, nooit gescheurde graslanden heeft uit mycologisch oogpunt de eerste methode de voorkeur. Bij vroeger afwisselend gebruik als bouwland of na het scheuren van grasland en opnieuw inzaaien daarvan is het afgraven van de bouwvoor meestal de beste optie.

Bestaande graslanden van dit beheertype worden meestal begraasd door ingeschaard vee. Op den duur blijkt vaak dat toch grote delen van het terrein verruigen of verviltten, voor de mycoflora (en veel plant- en diersoorten) een ongewenste ontwikkeling. Dit kan te maken hebben met een te lage veebezetting, maar houdt ook verband met de voortdurende toevoer van stikstof via de lucht, waar geen noemenswaardige afvoer van nutriënten tegenover staat. In zulke gevallen kan een aanvullend beheer van maaien en afvoeren zinvol zijn. Ook het invoeren van een potstalsysteem waarbij een deel van de mest wordt opgevangen in een 'sink' is dan te overwegen. Vanuit de stal kan een gradiënt van afnemende voedselrijkdom ontstaan naar de uithoeken van het begraasde terrein. Het is de moeite waard om te onderzoeken in hoeverre bestaande of nieuwe pakketten voor agrarisch natuurbeheer een bijdrage aan kunnen leveren aan het ontwikkelen of in stand houden van mycologisch waardevolle graslanden (zie hoofdstuk 20, kennislacune A2).

Ten behoeve van met name weidevogels wordt in dit beheertype wel strorijke stalmest uitgereden om het voedselaanbod te vergroten. Dit druist in tegen de ontwikkeling van een interessante mycoflora (Arnolds 1989) en zou dan ook in de weinige mycologisch interessante graslanden van dit type vermeden moeten worden.

12.2.2 Paddenstoelen op mest

Mycoflora

Mest als substraat

Dierlijke mest vormt een bijzonder microhabitat voor fungi dat op de eerste plaats gekenmerkt wordt door een hoge voedselrijkdom, vooral hoge gehalten aan stikstof en fosfaat. Fungi vinden er een reservoir aan gemakkelijk verteerbare koolhydraten en eiwitten, alsmede een wisselend aandeel minder gemakkelijk afbreekbare, complexe verbindingen zoals cellulose en lignine, afhankelijk van het dieet van de betreffende dieren. Soorten met een voorkeur voor dit substraat worden aangeduid als '*coprofiel*', naar copros, het Griekse woord voor mest.

Coprofiële fungi kunnen in principe overal gevonden worden waar mest wordt gedeponeed: in begraasde weilanden en natuurterreinen, maar ook bijvoorbeeld in bossen, tuinen, langs wegen en ruiterspaden en in stallen. Dierlijke uitwerpselen zijn niet plaatsgebonden en zeer klein van omvang, en daarom moeilijk te rangschikken onder de 'kleine groenblauwe landschapselementen', behandeld in hoofdstuk 19. Omdat mest toch in de eerste plaats in verband wordt gebracht met agrarische activiteiten worden mestpaddenstoelen als apart onderdeel bij dit beheertype behandeld, ook al zal blijken dat dit verband tegenwoordig niet zo logisch is als het lijkt.

Biodiversiteit

Hoewel de samenstelling van de vegetatie sterk afhangt van de voedselrijkdom van de bodem, zijn er geen plantensoorten die rechtstreeks op mest groeien en daarvan afhankelijk zijn. Voor schimmels en paddenstoelen ligt dat anders. In Nederland zijn maar liefst 245 soorten fungi bekend die uitsluitend of voornamelijk op mest worden gevonden (Arnolds & Van den Berg 2013). De grote meerderheid wordt met 170 soorten (69%) gevormd door de Ascomyceten, waaronder 86 bekerzwammen (Pezizales) en 61 kernzwammen (pyrenomyceten). De meeste soorten, ook van de bekerzwammen, vormen zeer kleine vruchtlichamen van minder dan één millimeter, maar er zijn Ascomyceten die door hun grootte en/of kleur veel meer opvallen. Voorbeelden zijn het Oranje mestzwammetje (*Cheilymenia granulata*) dat vaak met honderden feloranje schoteltjes van enkele millimeters breed koeienvlaaien siert, het Mestborstelbekertje (*C. stercorea*) dat er op lijkt maar aan de buitenkant voorzien is van lange, vertakte bruine haren, en de Grote speldenprikzwam (*Poronia punctata*), een wittig schijfje met fijne zwarte gaatjes op paardenvijgen. De basidiomyceten zijn op mest vertegenwoordigd met 75 soorten (31%); op een korstzwammetje en een trilzwammetje na allemaal plaatjeszwammen (73 soorten). Tot die groep behoren de meest opvallende mestpaddenstoelen, zoals de Kleefsteelstropharia (*Stropharia semiglobata*), Franjevlekplaat (*Panaeolus papilionaceus*) en Geringde vlekplaat (*P. semiovatus*). Van de coprofiele plaatjeszwammen zijn bijna de helft (35 soorten, 48%) inktzwammen (geslachten *Coprinus*, *Coprinellus*, *Coprinopsis* en *Parasola*). Daarnaast zijn breeksteeltjes (*Conocybe* en *Pholiotina*) en franjehoeden (*Psathyrella*) goed vertegenwoordigd met 9, respectievelijk 7 soorten.

Tijdens mycosociologisch onderzoek in de jaren zeventig in graslanden en heidegebieden van Drenthe varieerde het aantal mestpaddenstoelen zeer sterk, uiteraard afhankelijk van het gevoerde (begrazings)beheer. In geregeld beweidde terreinen werden per proefvlak vaak 10-14 soorten mestpaddenstoelen gevonden, soms met dichtheden van enkele duizenden vruchtlichamen per 1000 m² (Arnolds 1981). Hierbij waren alleen basidiomyceten en bekerzwammen bestudeerd. Andere groepen Ascomyceten zijn toen buiten beschouwing gebleven. Uit deze getallen blijkt wel dat coprofiele fungi een belangrijke bijdrage kunnen leveren aan de biodiversiteit.



Figuur 12.4. De Geringde vlekplaat (*Panaeolus semiovatus*) en Witte mestinktzwam (*Coprinopsis nivea*) zijn twee opvallende soorten op mest van grote grazers, maar ze ontbreken vrijwel in intensief gebruikte agrarische percelen (foto E. Arnolds).

Op mest heeft een snelle successie van fungi plaats (Garrett 1963). Na 2 tot 4 dagen verschijnen reeds phycomyceten en sommige andere microfungi die leven van eiwitten en suikers (hier niet behandeld). Na één tot twee weken begint de fructificatie van macrofungi met de Ascomyceten, zoals bekerzwammetjes, die vooral cellulose afbreken. Basidiomyceten, vooral plaatjeszwammen, verschijnen pas na 10-30 dagen en verteren tevens lignine (Doveri 2004). Het is opvallend dat macrofungi vrijwel alleen op mest van plantenetende zoogdieren worden aangetroffen en slechts bij uitzondering op mest van vogels of omnivore en carnivore zoogdieren, zoals vos, hond, kat en mens. Deze mest bevat gewoonlijk weinig moeilijk afbreekbaar vezelmateriaal, waardoor de relatief langzaam groeiende macrofungi in de concurrentie om voedingsstoffen geen kans krijgen, of domweg geen tijd om hun levenscyclus te completeren met de vorming van vruchtlichamen. Sommige soorten hebben een voorkeur voor mest van bepaalde herbivoren. In de Standaardlijst (Arnolds & Van den Berg 2013) wordt bij 44 coprofiele soorten een voorkeur vermeld voor mest van runderen, bij 23 soorten voor hazen of/ en konijnen, 21 soorten voor paarden, 5 soorten voor schapen, 5 soorten voor hert of/ en ree en 2 voor vogelmest.

Binnen de coprofiele paddenstoelen zijn 14 soorten uitsluitend of voornamelijk te vinden op mesthopen. Deze mestconcentraties hebben speciale eigenschappen, zoals tijdelijk een veel hogere temperatuur dan de omgeving door broei. Soorten die hiervan profiteren zijn bijvoorbeeld de Wortelende inktzwam (*Coprinopsis cinerea*) en het Stromesthazenvootje (*C. macrocephala*).

Betekenis van de mycoflora

Een van de meest verrassende uitkomsten van bewerkingen ten behoeve van de meest recente Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008) was de sterke landelijke achteruitgang van mestpaddenstoelen. Van de meeste Ascomyceten waren te weinig gegevens bekend, maar van de 67 wel beoordeelde soorten paddenstoelen staan er nu 36 (54%) op de Rode Lijst, een opmerkelijk verschijnsel in een land dat zo veel dierlijke mest produceert.

De voornaamste oorzaken van de achteruitgang van deze groep is de veranderde consistentie en chemische samenstelling van de mest. Veel meer mest dan vroeger wordt uitgereden als drijfmest en die vormt voor slechts weinig coprofiele soorten een geschikt substraat. Daarnaast is door eenzijdige voeding met gemakkelijk verteerbare grassen als Engels raaigras en bijvoeding met krachtvoer het gehalte aan vezelrijk materiaal sterk afgenomen. De koeien in de gangbare landbouw produceren nu echte koeienvlaaien; een vorm van diarree waarop slechts weinig soorten gedijen, bijvoorbeeld het Oranje mestzwammetje. Ook de toename van het aantal dieren dat permanent op stal staat draagt bij aan de achteruitgang van mestzwammen.

Daar staat een opmerkelijke toename van mestpaddenstoelen in natuurgebieden tegenover, zowel in min of meer schrale graslanden, duinen, heideterreinen als bossen. Extensieve begrazing van die gebieden is juist sinds de jaren zeventig sterk toegenomen en de vezelrijke mest breekt veel langzamer af, zodat zich daar een gevarieerde coprofiele mycoflora kan ontwikkelen. Daar kunnen we met recht nog spreken van koeienplakken. Sommige vroeger schaarse soorten doen het in natuurterreinen zelfs zo goed dat ze in de vorige Rode Lijst (Arnolds & Van Ommering 1996) nog wel stonden, maar nu niet meer, bijvoorbeeld het Paardenvijgbreeksteeltje (*Conocybe brunneidisca*) en het Slijmrandkaalkopje (*Psilocybe liniformans*).

Per saldo is de balans voor coprofiele paddenstoelen echter sterk negatief doordat de verliezen in de uitgestrekte landbouwgebieden niet opwegen tegen de winst in het veel kleinere areaal natuurgebied. De hierboven beschreven verschuivingen zijn op perceelniveau bevestigd tijdens een herhaling van bovengenoemd mycosociologisch onderzoek in een aantal proefvlakken in de jaren 1998-2000. In proefvlakken in boerengraslanden werden nu niet meer dan vijf coprofiele soorten gevonden, terwijl het aantal in beweide heideterreinen met 8-12 soorten ongeveer constant was gebleven (Arnolds, n.p.).

Bij de achteruitgang van mestfungi kan mogelijk ook het gebruik van antibiotica een rol spelen. Voor de Grote speldenprikzwam (*Poronia punctata*), een internationaal sterk bedreigde soort, is aangetoond dat deze zeer gevoelig is voor het gebruik van bepaalde ontwormingsmiddelen (ivemectin) bij paarden (Evans 2006). Mogelijk speelt dit bij de achteruitgang van meer soorten een rol (Griffith & Roderick 2008). Het is opvallend dat de laatste jaren in intensief gebruikte agrarische graslanden vaak mestbewonende inktzwammen worden aangetroffen met wit blijvende lamellen die geen sporen produceren, een afwijking die rond 1970 niet werd waargenomen (Arnolds, n.p.).

Ook de meeste soorten van mesthopen zijn sterk afgenomen. Mestvaalten horen bij de traditionele agrarische bedrijfsvoering. Ze zijn grotendeels verdrongen door opvang van drijfmest in reservoirs. De positie van kenmerkende paddenstoelen voor mesthopen is min of meer te vergelijken met die van de Brave hendrik (*Chenopodium bonus-henricus*), een plant van de omgeving van mestvaalten die door de moderne plattelandshygiëne uit Nederland dreigt te verdwijnen (Van Tooren & Odé 2008). Mogelijk kunnen mest- en composthopen van hobbyboeren nieuwe kansen bieden aan dit bedreigde en weinig populaire microhabitat, dat ook van direct of indirect belang is voor sommige dieren, zoals de Ringslang (broedhopen), zwaluwen en de Steenuil (insecten).



Figuur 12.5. De Grote speldenprikzwam (Poronia punctata) is op Europese schaal bedreigd en groeit uitsluitend op paardenmest in schrale natuurgebieden. De soort blijkt gevoelig voor ontwormingsmiddelen die in de paardenhouderij gebruikt worden (foto E. Arnolds).

Tabel 12.2: Kenmerkende paddenstoelen voor dierlijke mest (245 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Indicatorsoorten van strorijke, langzaam verterende uitwerpselen			
<i>Conocybe brunneidisca</i>	VZ	TNB	Paardenvijgbreeksteeltje
<i>Conocybe pubescens</i>	VA	TNB	Donzig breeksteeltje
<i>Coprinellus curtus</i>	Z	KW	Paardenmestdonsinktzwam
<i>Coprinellus heptemerus</i>	MA	KW	Bruine mestinktzwam
<i>Coprinopsis nivea</i>	VA	TNB	Witte mestinktzwam
<i>Coprinus sterquilinus</i>	Z	EB	Geringde inktzwam
<i>Deconica coprophila</i>	VA	TNB	Mestkaalkopje
<i>Panaeolus semiovatus</i>	VA	TNB	Geringde vlekplaat
<i>Parasola misera</i>	VA	TNB	Klein mestplooirokje
<i>Poronia punctata</i>	VZ	KW	Grote speldenprikzwam
<i>Psilocybe fimetaria</i>	VZ	TNB	Blauwvoetkaalkopje
<i>Psilocybe puberula</i>	VZ	TNB	Harig kaalkopje
<i>Stropharia luteonitens</i>	VZ	BE	Strogele stropharia
<i>Stropharia semiglobata</i>	A	GE	Kleefsteelstropharia
Tolerante soorten van stro-arme, snel verterende uitwerpselen			
<i>Ascobolus stercorearius</i>	VA	TNB	Gewoon spikkelschijfje
<i>Cheilymenia granulata</i>	A	TNB	Oranje mestzwammetje
<i>Coprinopsis stercorea</i>	VA	KW	Kleine korrelinktzwam
<i>Panaeolus papilionaceus</i>	A	TNB	Franjevlekplaat
Indicatorsoorten van strorijke mesthopen			
<i>Coprinopsis cinerea</i>	VA	KW	Wortelende inktzwam
<i>Coprinopsis cothurnata</i>	VZ	TNB	Melige mestinktzwam
<i>Coprinopsis macrocephala</i>	VZ	BE	Stromesthazenpootje
<i>Deconica merdaria</i>	MA	KW	Meststropharia
<i>Panaeolus cinctulus</i>	VA	KW	Gezoneerde vlekplaat

Voorbeeldgebieden

Grote begrazingseenheden als Leggelderveld, Dwingelderveld, Drents-Friese Wold, duinen bij Castricum, Westerduinen op Goeree, zuidpunt Texel, Kampina.

Knelpunten en maatregelen

Door boven genoemde veranderingen in de agrarische bedrijfsvoering hebben beheerders van natuurterreinen er een onverwachte uitdaging bij gekregen: het handhaven en bevorderen van de biodiversiteit van mestpaddenstoelen. Begrazing van alle typen natuurterreinen kan hiertoe bijdragen. Daarbij geldt als vuistregel: hoe schraler het terrein en hoe vezelrijker het voedsel van grazers, des te gevarieerder is de mycoflora en des te groter de kans op bijzondere soorten. Daarbij geniet voor veel mestpaddenstoelen beweiding met runderen of paarden de voorkeur boven begrazing door schapen of geiten. Een nadeel van paardenbegrazing is echter dat dit vaker tot verruiging leidt.

Soms zijn er grote verschillen in coprofiele soorten tussen natuurterreinen onderling, zelfs als die dicht bij elkaar liggen. De indruk bestaat dat veel soorten zich slecht verbreiden, mogelijk niet via de lucht, maar hoofdzakelijk via het darmkanaal van de grote grazers. Het verdient dan ook wellicht aanbeveling om dieren uit diverse kuddes uit te wisselen om zo de diversiteit van fungi te vergroten. In Groot-Brittannië wordt getracht om uitsterven van de Grote speldenprikzwam te voorkomen door paarden uit terreinen met die soort bewust over te brengen naar andere geschikte natuurgebieden.

Het verdient aanbeveling om zo terughoudend mogelijk om te gaan met ontwormingsmiddelen en antibiotica in verband met de gevoeligheid van sommige soorten voor deze stoffen.

12.3 Glanshaverhooiland (N12.03)

Karakteristiek

Glanshaverhooiland is opgenomen bij de Natura 2000-habitattypen onder nummer N6510. Onder dit habitatype vallen ook een aantal typen Vossenstaartgrasland (*Alopecurion pratensis*), waaronder Kievitsbloemhooilanden, deze worden beschreven onder het beheertype 'Vochtig hooiland' (N10.02). Het beheertype Glanshaverhooiland omvat vrij productieve graslanden met een hoge, soortenrijke en bloemrijke kruidlaag waarin opvallend veel schermbloemen voorkomen, bijvoorbeeld Fluitenkruid (*Anthriscus sylvestris*), Gewone berenklauw (*Heracleum sphondylium*), Grote bevernel (*Pimpinella major*). Dominante grassen zijn meestal Glanshaver (*Arrhenatherum elatius*) of Grote vossenstaart (*Alopecurus pratensis*). Vegetatiekundig behoort dit beheertype tot het Glanshaver-verbond (*Arrhenatherion elatioris*) (Schaminée et al. 1996). Dit vegetatietype is gebonden aan niet of incidenteel overstromde, vochtige tot vrij droge, matig voedselrijke tot voedselrijke, zwak zure tot basische, zavel- leem- en kleigronden. In Nederland komen glanshaverhooilanden voornamelijk voor in de uiterwaarden van de grote rivieren, plaatselijk ook in andere kleigebieden en Zuid-Limburg. Zoals de naam al impliceert wordt dit beheertype meestal als permanent hooiland beheerd, soms met nabeweiding na de eerste maaibeurt. Bemesting wordt niet toegepast of slechts in beperkte mate met droge stalmest. Glanshaverhooilanden kunnen op geschikte grondsoorten ontstaan na beëindiging van intensief agrarisch gebruik door een consequent verschrallend beheer.

Vroeger maakten glanshaverhooilanden deel uit van het agrarische bedrijfssysteem als destijds hoog productieve hooileveranciers. Tegenwoordig zijn deze vegetaties vrijwel terug gedrongen tot natuurreservaten, dijken en wegbermen. De Glanshaverhooilanden op oude dijken, een belangrijk deel van het huidige areaal, worden besproken in § 12.1. Ook op oude forten kunnen zeer goed ontwikkelde glanshaverhooilanden met een rijke mycoflora aanwezig zijn; zie hiervoor § 19.10.

Mycoflora

Biodiversiteit

In totaal worden 30 soorten paddenstoelen aangemerkt als kenmerkend voor glanshaverhooilanden (Arnolds & Van den Berg 2013). Een grote meerderheid van 25 soorten (83%) hoort tot de basidiomyceten, waaronder 18 merendeels opvallende plaatjeszwammen. Hiertoe behoren zeven zeldzame soorten Wasplaten, waaronder de statige, oranjegele Spitse wasplaat (*Hygrocybe subglobispora*), de ranzig-zoetig ruikende Wantsenwasplaat (*H. obrussea*) en de grijze Ridderwasplaat (*H. fornicata*). Ook de drie kenmerkende Satijnzwammen (*Entoloma*) en de twee soorten Barsthoed (*Dermoloma*) wijzen op mycologische verwantschap met de droge schraallanden (§ 11.1). Naast plaatjeszwammen is er een opvallend hoog aantal van zes Knotszwammen kenmerkend voor dit beheertype. Daarnaast staan vijf kleine, onopvallende Ascomyceten als karakteristiek in de Standaardlijst. Naast deze kenmerkende soorten komen nog tal van andere graslandpaddenstoelen regelmatig in glanshaverhooilanden voor. De soortensamenstelling verschilt sterk tussen de verschillende vormen (subassociaties) van dit beheertype. Deze worden onder het kopje 'betekenis van de mycoflora' nader besproken.

In Nederland zijn de paddenstoelen van glanshaverhooilanden nooit systematisch in proefvlakken bestudeerd. Daardoor zijn er geen gegevens over de diversiteit op dit niveau beschikbaar. Wel zijn sommige belangrijke gebieden regelmatig door mycologen bezocht. De indruk bestaat dat de voedselrijke vormen van deze plantengemeenschap vrij arm zijn aan soorten paddenstoelen, in de grootteorde van 10 tot 20 soorten per 1000 m². De voedselarme vormen kunnen veel rijker zijn met soms 40 soorten per 1000 m². De hierboven vermelde gegevens berusten vrijwel uitsluitend op mycologische inventarisaties van dijkwaluds, wegbermen en enkele vestingwerken. Onderzoek in vlakdekkende glanshavergemeenschappen in de uiterwaarden is nauwelijks verricht.



Figuur 12.6. Schralere vormen van glanshaverhooilanden kunnen rijk zijn aan graslandpaddenstoelen, waaronder Wasplaten. De Spitse wasplaat (Hygrocybe subglobispora) heeft een voorkeur voor deze plantengemeenschap, vooral op dijkhellingen van kalkrijke zavel of klei (foto E. Arnolds).

Functionele diversiteit

Van de kenmerkende soorten voor het glanshaverhooiland groeit een grote meerderheid van 23 soorten (77%) saprotroof op de grond die amorfe organische stof bevat in de vorm van mull humus. Vier soorten (13%) zijn parasieten op planten. Daartoe behoren niet alleen twee soorten meeldauw maar ook twee opvallende en zeldzame plaatjeszwammen. De Kruisdisteloesterzwam (*Pleurotus eryngii*) parasiteert op de wortels van Kruisdistel en doodt deze plant ook. Het is een in heel Europa zeldzame paddenstoel die bij ons de noordgrens van zijn areaal bereikt en voornamelijk in Zeeland voorkomt. De Grasvlamhoed (*Gymnopilus flavus*) groeit in het centrum van graspollen, voornamelijk Kropaar (*Dactylis glomerata*). Tenslotte zijn drie kleine Ascomyceten op dode stengels van kruiden kenmerkend voor dit beheertype.

Betekenis van de mycoflora

Als vegetatietype is het glanshaverhooiland van grote mycologische betekenis door het voorkomen van een substantieel aantal (30) karakteristieke soorten waarvan er niet minder dan 21 (70%) op de Rode Lijst staan (Arnolds & Veerkamp 2008). Daarvan behoren er negen tot de categorie bedreigd en drie soorten worden als ernstig bedreigd beschouwd. De achteruitgang van deze soorten is vooral veroorzaakt door de sterke inkringing van het areaal van

glanshaverhooilanden als gevolg van intensief landbouwkundig gebruik, ontgrondingen en dijkverzwaringen.

De betekenis van de mycoflora in glanshaverhooilanden kan per perceel variëren van vrij gering tot zeer groot, afhankelijk van de bodemomstandigheden en de ongestoorde ontwikkelingsduur. Zoals bij alle graslanden geldt ook bij dit beheertype dat oude graslanden veel rijker zijn aan soorten en aan bijzonderheden dan jonge. De samenstelling van de mycoflora verschilt sterk tussen de verschillende subassociaties op diverse bodemtypen. De typische subassociatie groeit op vochtige standplaatsen en is relatief arm aan soorten en aan kenmerkende soorten. Ze worden hier vooral vergezeld door soorten uit de beheertypen Vochtig hooiland (N10.02) en Kamgrasweiden (N12.02). De subassociatie met Rietzwenkgras (*Festuca arundinacea*) omvat tamelijk ruige graslanden op relatief voedselrijke grond en is eveneens relatief arm aan paddenstoelen. Hier worden de kenmerkende paddenstoelen van glanshaverhooilanden vooral begeleid door soorten van Ruigtevelden (N12.06). De subassociatie met Gewone veldbies (*Luzula campestris*) van het Glanshaverhooiland is de meest schrale vorm op wat armere, zandige bodems. Deze is het rijkst aan soorten en bevat het grootste aantal kenmerkende soorten, vaak vergezeld van een aantal paddenstoelen van droge, schrale graslanden (N11.01). Over de mycoflora van de zeldzame subassociatie met Sikkelklaver (*Medicago falcata*) is te weinig bekend om daar een uitspraak over te kunnen doen.

In bermen langs wegen ligt een groot areaal aan glanshaverhooilanden, die jaarlijks gemaaid en niet bemest worden. De graslandgemeenschap is dikwijls fragmentair ontwikkeld, maar kan wel bloemrijk zijn, met opvallende soorten als Margriet (*Leucanthemum vulgare*), Groot streepzaad (*Crepis biennis*) en Knoopkruid (*Centaurea jacea*). Hoewel hier geen systematisch mycosociologisch onderzoek is gedaan, blijkt uit vele observaties (Keizer, n.p.) dat de mycologische kwaliteit laag is. Enkele uitzonderingen daargelaten ontbreken de kenmerkende paddenstoelsoorten in de meeste bermen. Waarschijnlijk wordt dit veroorzaakt door de relatief jonge leeftijd van de graslanden, frequente vergravingen, onzorgvuldig uitgevoerd maaibeheer (gedeeltelijk laten liggen van grasmaaisel, kapotrijden van de zode en heel vroeg of laat in het seizoen maaien) en eutrofiëring vanuit de omgeving.

Tabel 12.3: Kenmerkende paddenstoelen voor het glanshaverhooiland (30 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Agrocybe dura</i>	VA	TNB	Barstende leemhoed
<i>Clavaria daulnoyi</i>	MA	TNB	Grijze knotszwam
<i>Clavaria incarnata</i>	Z	BE	Zonnegloedknotszwam
<i>Dermoloma cuneifolium</i>	VZ	BE	Grauwe barsthoed
<i>Dermoloma josserandii</i>	Z	BE	Variabele barsthoed
<i>Entoloma costatum</i>	Z	BE	Grote trechtersatijnzwam
<i>Entoloma sericeoides</i>	Z	KW	Bruine trechtersatijnzwam
<i>Gymnopilus flavus</i>	VZ	KW	Grasvlamhoed
<i>Hemimycena mairei</i>	MA	BE	Wasplaatmycena
<i>Hygrocybe chlorophana</i>	MA	KW	Gele wasplaat
<i>Hygrocybe fornicata</i>	VZ	BE	Ridderwasplaat
<i>Hygrocybe irrigata</i>	VZ	KW	Grauwe wasplaat
<i>Hygrocybe marchii</i>	Z	EB	Beemdwasplaat
<i>Hygrocybe obrussea</i>	VZ	BE	Wantsenwasplaat
<i>Hygrocybe radiata</i>	ZZ	BE	Bruingestreepte wasplaat
<i>Hygrocybe subglobispora</i>	Z	EB	Spitse wasplaat
<i>Mycena aetites</i>	A	TNB	Grijsbruine grasmycena
<i>Pleurotus eryngii</i>	Z	BE	Kruisdisteloesterzwam

Voorbeeldgebieden

Amerongse Bovenpolder, uiterwaarden langs de Lek bij Ameide, Fort bij Rijnauwen bij Bunnik, Putberg en Wrakelberg in Zuid-Limburg.

Knelpunten en maatregelen

In het algemeen geldt voor dit beheertype dat een goed beheer voor de vegetatie ook goed is voor de mycoflora. De paddenstoelen in glanshaverhooilanden zijn gebaat bij een langdurige continuïteit van het beheer en dat geldt ook vanuit vegetatiekundig oogpunt (Schaminée et al. 1996). Dit beheer dient te bestaan uit één of twee maaibeurten per jaar met afvoer van het maaisel. Het is voor de mycoflora (en veel planten) gunstig als het grasland met een korte kruidlaag het najaar ingaat. In dat verband kan na een eerste maaibeurt eventueel overgegaan worden tot nabeweiding waarbij gewaakt moet worden voor te hoge veebezetting waardoor de bodem op grote schaal kapot wordt getrapt.

12.4 Zilt- en overstromingsgrasland (N12.04)

Karakteristiek

Zilte graslanden maken deel uit van Natura 2000-habitatype H1330: Schorren en zilte graslanden. Het grootste deel van de tot dit habitatype behorende vegetaties wordt hier besproken bij Beheertype N09.01: schor of kwelder. De zilte graslanden van Beheertype N12.04 omvatten alleen de allerhoogste buitendijkse graslanden (deel van H1330A) en alle binnendijs gelegen graslanden (deel van H1330B). Ze staan onder invloed van brak of zout water, maar niet dagelijks onder invloed van getijden. Het gaat dus meestal om bedijkte gebieden die nu en dan bij hoge vloed door zeewater worden overstroomd of waar brak of zout kwelwater aan de oppervlakte komt. Zilte graslanden zijn in Zeeland lokaal ontstaan door het winnen van zout uit veen in de Middeleeuwen (moer nering). De vegetatie in deze graslanden heeft altijd een belangrijk aandeel van zoutindicatoren.

Overstromingsgrasland kan behalve aan de kust ook in het binnenland voorkomen, bijvoorbeeld in de laagstgelegen delen van de uiterwaarden (komen en oeverzones) in het rivierengebied en in boezemlanden in het Friese en Hollandse polderland. Vegetatiekundig behoren de binnenlandse overstromingsgraslanden tot het Zilverschoon-verbond (*Lolio-Potentillion*) en zijn niet opgenomen in een habitatype. Ze worden gekenmerkt door vrijwel jaarlijkse, langdurige inundaties van één of meer maanden in het winterhalfjaar. Zilte graslanden en andere overstromingsgraslanden worden niet bemest of bemest met ruige stalmest ten behoeve van weidevogels. Vaak vindt in het winterhalfjaar extra organische bemesting plaats door grote aantallen pleisterende ganzen en andere watervogels.

Mycoflora

De meeste paddenstoelen zijn niet bestand tegen een matig tot hoog zoutgehalte in de bodem en evenmin tegen langdurige overstromingen. Derhalve zijn dergelijke graslanden arm aan aantallen soorten en vruchtlichamen. De mycoflora bevat elementen van min of meer voedselrijke glanshaverhooilanden en kruiden- en faunarijke weiland (§ 12.2, 12.3) naast soorten van hoge kwelders (§ 9.1). Karakteristieke paddenstoelen voor dit beheertype zijn niet bekend. Waarschijnlijk zijn onder de kleine Ascomyceten op resten van kruidachtige planten wel specifieke soorten te vinden. Wegens de schaarste aan paddenstoelen worden overstromingsgraslanden en zilte

graslanden weinig door veldmycologen bezocht. Systematisch onderzoek in proefvlakken is hier nooit verricht.

Hierbij moet worden aangetekend dat binnen gebieden met enig reliëf, zilt- en overstromingsgrasland vaak slechts een deel uitmaakt van grote graslandcomplexen. Ze worden daar afgewisseld met enerzijds permanent waterhoudende laagten, anderzijds met drogere delen en kopjes, waarop bij extensief beheer vaak kruidenrijke kamgrasweiden tot ontwikkeling zijn gekomen. Hoogteverschillen van enkele decimeters zijn hierbij al bepalend. Dergelijke geaccidenteerde gebieden met overstroomde laagten kunnen mycologisch bijzonder waardevol zijn. Voorwaarde is dat ze al zeer lang (decennia tot eeuwen) niet of zwak bemest worden en nooit zijn gescheurd. Voorbeelden van dergelijke gebieden met sterke zilte invloeden zijn de Yerseke en Kapelse Moer op Zuid-Beveland, die voor paddenstoelen tot de meest waardevolle graslanden van Zeeland behoren. Een voorbeeld van een overstromingsgrasland met zoet water vormen de Rotstergaaster Wallen, een boezemgebied langs de Tjonger bij Heerenveen. Ook hier zijn de hogere kopjes en ruggen in het terrein begroeid met kamgrasweide en zelfs heischraal grasland met een buitengewoon waardevolle mycoflora. Ook in het rivierengebied kunnen hogere delen van overstromingsgrasland in de uiterwaarden voor paddenstoelen van belang zijn, bijvoorbeeld in de Vreugderijker Waard bij Zwolle. De mycologische waarden, karakteristieke soorten en knelpunten bij dergelijke terreinen worden besproken in § 12.2, kruiden- en faunarijk grasland.

Voorbeeldgebieden

Yerseke en Kapelse Moer, Prunjepolder, inlagen langs Ooster- en Westerschelde, Rotstergaaster Wallen bij Heerenveen, Vreugderijkerwaard langs de IJssel bij Zwolle.

Knelpunten en maatregelen

De frequentie en duur van overstromingen wordt ten dele bepaald door natuurlijke oorzaken, zoals stormvloed, regenval, de afvoer van rivieren, maar ook door de eigenschappen van de aangelegde infrastructuur, zoals de hoogte van kades en (zomer)dijken, bemaling en begreppeling. Voor de mycoflora in geaccidenteerde, oude graslanden, zoals de hierboven genoemde Yerseke Moer en Rotstergaaster Wallen, is het voor de mycoflora van groot belang dat de hogere delen van het terrein permanent droog blijven of hooguit zeer incidenteel en kortstondig overstroomd worden. Een gemiddelde peilverhoging met een decimeter (bijvoorbeeld om een gebied aantrekkelijker te maken voor overwinterende ganzen) kan voor paddenstoelen reeds desastreuus zijn. Een geringe verlaging van het peil is voor de mycoflora evenwel niet nadelig.

Het is dus zaak om bij voorgenomen ingrepen in het waterbeheer in dergelijke gebieden de belangen van de mycoflora mee te wegen en ook gericht onderzoek te laten uitvoeren naar aanwezige mycologische waarden. Momenteel zijn er maar enkele ten dele overstroomde graslandgebieden in Nederland bekend met grote mycologische betekenis, zodat hier uitermate zorgvuldig mee moet worden omgegaan.

12.5 Kruiden- en faunarijke akker (N12.05)

Karakteristiek

Dit beheertype wordt niet vermeld bij de Natura 2000-habitattypen. Evenals akkers in de gangbare landbouw worden kruiden- en faunarijke akkers in voor- of najaar ingezaaid met een traditioneel cultuurgewas, doorgaans een graansoort. Het inzaaien gebeurt hier echter in relatief lage dichtheden waardoor er veel ruimte overblijft voor andere kruidachtige planten die zich spontaan kunnen vestigen of soms samen met het graan worden uitgezaaid. Het gaat daarbij overwegend om eenjarige planten die voor een groot deel karakteristiek zijn voor akkers, in totaal enkele tientallen soorten. In vegetatiekundig opzicht behoren deze vegetaties tot de Klasse van akkergemeenschappen (*Stellarietea mediae*) die negen verschillende associaties omvat (Schaminée et al. 1998). Vier van deze associaties hebben betrekking op graanakkers, vijf (vooral) op hakvrucht- en maisakkers. Van oudsher hadden de graanakkers de hoogste botanische waarde, maar hier is buiten de natuurreservaten weinig meer van over. De samenstelling van deze 'onkruid' gemeenschappen wordt in hoge mate bepaald door de bodemomstandigheden, die kunnen variëren van vochtige, zware klei tot matig vochtige leem of löss en droog zand met een vrij gering humusgehalte. De akkers worden in principe jaarlijks geoogst, waarna een intensieve grondbewerking wordt toegepast van ploegen, eggen en organische bemesting, alvorens een nieuw gewas wordt ingezaaid. Soms worden akkervegetaties bewust niet geoogst of blijft de akker na de oogst een jaar braak liggen. Bij de gangbare landbouw is de kenmerkende flora en fauna van akkers sterk gereduceerd door efficiënte zaadzuivering, chemische of mechanische onkruidbestrijding en hoge mestgiften. Bij kruiden- en faunarijke akkers wordt bij voorkeur ongezuiverd zaaizaad gebruikt, vindt geen chemische onkruidbestrijding plaats en ligt het bemestingsniveau laag.

Mycoflora

In tegenstelling tot de flora van vaatplanten is de mycoflora in akkers in het algemeen arm aan soorten en individuen, ook als deze extensief worden beheerd. In principe vormen stoppels, achtergebleven wortels en oogstresten een geschikt substraat voor een aantal soorten maar de steeds terugkerende bodemverstoring is nadelig voor de ontwikkeling van mycelia tot een zodanige omvang dat ze vruchtlichamen vormen en zich dus ook bovengronds manifesteren.

Volgens de recente Standaardlijst (Arnolds & Van den Berg 2013) zijn 15 soorten paddenstoelen kenmerkend voor akkers, bollenvelden en braakland (tabel 12.4). Hieronder bevindt zich slechts één plaatjeszwam, het Compostbreeksteeltje (*Conocybe fuscimarginata*), dat een liefhebber is van voedselrijke bodems en composthopen met restanten van organische mest. Voor de rest gaat het om twee andere basidiomyceten (één korstzwam en één klokje) en twaalf kleine Ascomyceten die zich vaak alleen maar in hun ongeslachtelijke stadium (als anamorfe schimmel) manifesteren. Binnen de vijftien kenmerkende soorten is alleen het Compostbreeksteeltje bodembewonend. Vier soorten zijn kenmerkend voor dode stengels van akkergewassen en tien soorten leven parasitisch, waaronder gevreesde pathogenen als Echt moederkoren (*Claviceps purpurea*) en Aardappeltrosvlies (*Thanatephorus cucumeris*; beter bekend onder de naam van het ongeslachtelijke stadium, *Rhizoctonia solani*). Van de kenmerkende soorten staat er geen enkele op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008).

Daarnaast worden op akkers vrij geregeld enkele paddenstoelen aangetroffen die hun optimum elders hebben op stikstofrijke, vaak gestoorde bodems,

bijvoorbeeld pioniers op kale grond (Grote oranje bekerzwam, *Aleuria aurantia*) en soorten van ruigtes (Geschubde inktzwam, *Coprinus comatus*; Gewone beurszwam, *Volvariella gloiocephala*), in parken (bijvoorbeeld Roze stinkzwam (*Mutinus ravenelii*), bemeste graslanden (Vaalpaarse schijnridderzwam, *Lepista sordida*; Grasleemhoed, *Agrocybe pediades*) of op mest (Vaal breeksteeltje, *Conocybe siliginea*, en diverse inktzwammen). In sommige gevallen kan een van deze soorten in stoppelvelden massaal optreden. De achtergronden van dergelijke incidentele paddenstoelenexplosies zijn niet duidelijk.



Figuur 12.7. De Grote oranje bekerzwam (*Aleuria aurantia*) is een pionier op voedselrijke, niet of schaars begroeide grond en kan soms massaal in maisakkers optreden (foto E. Arnolds).

Tabel 12.4: Kenmerkende paddenstoelen voor kruiden- en faunarijke akkers (15 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Claviceps purpurea</i>	MA	TNB	Echt moederkoren
<i>Conocybe fuscimarginata</i>	VZ	TNB	Compostbreeksteeltje
<i>Erysiphe cruciferarum</i>	UZ	NB	Koolmeeldauw
<i>Pyrenophora trichostoma</i>	ZZ	NB	Roggemuurspoorbolletje
<i>Thanatephorus cucumeris</i>	Z	OG	Aardappeltrosvlies

Knelpunten en maatregelen

Voor paddenstoelen in kruiden- en faunarijke akkers zijn geen specifieke maatregelen nodig. Het gangbare beheer volstaat. Wel is het gebruik van vaste, strorijke mest aan te bevelen en zijn er aanwijzingen dat de mycoflora zich wat beter kan ontwikkelen indien het stoppelstadium na de oogst langere tijd, tot in de winter, gehandhaafd wordt.

12.6 Ruigteveld (N12.06)

Karakteristiek

Tot het beheertype ruigteveld worden vlakvormige vegetaties gerekend die worden gedomineerd door hoog opgaande ruigtekruiden, zoals Grote brandnetel (*Urtica dioica*), Akkerdistel (*Cirsium arvense*), Ridderzuring

(*Rumex obtusifolius*), Kweek (*Elytrigia repens*) en Late guldenroede (*Solidago gigantea*). Ze ontstaan op zeer voedselrijke, vochtige tot droge gronden na bodemverstoring of plotselinge veranderingen in beheer, bijvoorbeeld op braak liggende akkers, na het staken van beweiding of hooilandbeheer in sterk bemeste graslanden, na kap van (populieren)bossen op voedselrijke grond, op bouwterreinen en afgedekte vuilstorten. Ook op sterk verdroogde veengrond en kapvlaktes kunnen ruigtevegetaties ontstaan door versnelde afbraak van de grote hoeveelheid organisch materiaal. Ruigtevelden behoren vegetatiekundig voor een belangrijk deel tot de Klasse der nitrofiële zomen (*Galio-Urticetea*) en worden niet tot een Natura-2000 Habitatype gerekend. In ruigtevelden kan plaatselijk struweelvorming optreden met onder meer diverse bramensoorten, Gewone vlier (*Sambucus nigra*) en Boswilg (*Salix caprea*). In principe gaan ruigten uiteindelijk over in loofbossen, maar door de dichte, hoge kruidlaag en de dichte wortellaag kan de succesvolle vestiging van bomen lang duren, soms tientallen jaren.

Vaak komen ruigtevegetaties plaatselijk en kleinschalig voor als zomen langs voedselrijke bossen of pleksgewijs op erven, in overhoekjes in het agrarisch landschap en op plekken waar puin, tuinafval of agrarisch afval is gestort in natuurgebieden. Deze kleinschalige ruigtes worden niet tot dit beheertype gerekend maar de soortensamenstelling van vegetatie en mycoflora is wel vergelijkbaar doch fragmentair. Natte ruigtevelden met een hoge grondwaterstand hebben een eigen soortensamenstelling en worden tot de voedselrijke moerassen gerekend (§ 5.1). Ruigtevelden hoeven niet te worden beheerd. Bij maaien en afvoeren ontstaat op den duur een voedselrijk hooiland, vaak een ruderaal vorm van het Glanshaverhooiland (*Arrhenatherion elatioris*) (§ 12.3). Bij beweiding kan in gunstige gevallen een grotere afwisseling ontstaan tussen ruigtevegetaties, grazige plekken, struweel en jong bos.

Mycoflora

Biodiversiteit

In totaal worden 49 soorten paddenstoelen als kenmerkend voor ruigtevegetaties beschouwd (Arnolds & Van den Berg 2013). Hiervan horen er 35 (71%) tot de Ascomyceten, waaronder 14 kleine schijfzwammetjes (*Helotiales*). De overige 21 soorten behoren diverse andere groepen Ascomyceten en zijn nog minder opvallend. Basidiomyceten zijn vertegenwoordigd met 14 soorten (29%), waaronder 9 plaatjeszwammen (*Agaricales*) en twee buikzwammen (gasteromyceten).

Naast deze kenmerkende soorten komen nog tal van andere paddenstoelen regelmatig in ruigtevelden voor, maar ze hebben een bredere amplitudo en groeien bijvoorbeeld ook in voedselrijke zomen, ruilverkavelingsbosjes op voormalige landbouwgrond, in parken en in tuinen. Tot de soorten uit deze groepen die in ruigten opvallend vaak aanwezig zijn, behoren de Geschubde inktzwam (*Coprinus comatus*), Valse kopergroenzwam (*Stropharia caerulea*) en Tranende franjehoed (*Lacrymaria lacrymabunda*).

Ruigtevegetaties maken zelden of nooit de indruk van een grote rijkdom aan paddenstoelen, noch aan soorten, noch aan vruchtlichamen. Exacte cijfers op opstandniveau zijn niet bekend omdat ze nooit mycosociologisch zijn onderzocht, ook niet in naburige landen.

Functionele diversiteit

Ruigtevegetaties produceren jaarlijks een grote hoeveelheid dode stengels en bladeren van grassen en kruiden. Het is dan ook niet verwonderlijk dat het

overgrote deel van de fungi betrokken is bij de afbraak van dit materiaal, in totaal 42 soorten (86%). Daaronder zijn alleen al 17 soorten die zich bij voorkeur of uitsluitend voeden met dode stengels van Grote brandnetel. Het merendeel leeft saprotroof op stengels en bladeren, maar er zijn ook vier parasieten op kruidachtige planten, waaronder de Smeerwortelmycena (*Hemimycena candida*) die groepjes witte vruchtlichamen vormt op de wortelhals van Gewone smeerwortel (*Symphytum officinale*) met afstervend loof, een voor paddenstoelen uniek substraat. De zeven andere soorten (14%) hebben hun optimum op zeer voedsel- en humusrijke grond in ruigtevegetaties, waarvan vijf plaatjeszwammen, met als meest opvallende soorten de Gewone beurszwam (*Volvariella gloiocephala*), de Witsteelstropharia (*Stropharia inuncta*) en de spectaculaire Goudhoed (*Phaeolepiota aurea*; figuur 12.8). Deze paddenstoel met een goudgele hoed zo groot als een soepbord is nog wel vrij zeldzaam maar heeft zich sinds 1990 sterk uitgebreid (NMV 2013). Verder komen er twee opvallende buikzwammen voor: de Reuzenbovist (*Calvatia gigantea*) die de grootte van een flinke voetbal kan bereiken en de wat kleinere maar ook markante Lederster (*Mycenastrum corium*) met een zeer dikke buitenwand die stervormig openscheurt en lang zichtbaar blijft. De laatste soort bereikt in ons land de noordgrens van zijn areaal en komt maar op enkele plekken in het zuidwesten voor met een warm microklimaat, bijvoorbeeld op zeer voedselrijke dijktaaluds en in verruigde duingraslanden. Mycorrhizapaddenstoelen worden in ruigtes sporadisch aangetroffen en dan alleen bij opgeslagen bomen of struiken die ectomycorrhiza vormen, zoals diverse wilgen.



Figuur 12.8. De Goudhoed (Phaeolepiota aurea) is een spectaculaire en zeldzame paddenstoel in ruigtevegetaties en aan bosranden op zeer voedsel- en humusrijke grond. Hij groeit gewoonlijk tussen Grote brandnetel (Urtica dioica) (foto E. Arnolds).

Betekenis van de mycoflora

De mycologische betekenis van ruigtevegetaties is betrekkelijk gering. De meeste kenmerkende soorten zijn wijd verbreid en niet bedreigd. Slechts vijf soorten (12%) staan op de Rode Lijst; twee als gevoelig vanwege het geringe aantal groeiplaatsen en drie als kwetsbaar in verband met enige landelijke achteruitgang (Arnolds & Veerkamp 2008).

Tabel 12.5: Kenmerkende paddenstoelen voor het ruigteveld (48 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Calloria neglecta</i>	A	TNB	Brandnetelschijfje
<i>Calvatia gigantea</i>	A	TNB	Reuzenbovist
<i>Calyprella capula</i>	A	TNB	Brandnetelklokje
<i>Coprinopsis phaeospora</i>	VZ	KW	Kleinsporige halminktzwam
<i>Crepidotus luteolus</i>	A	TNB	Gelig oorzwammetje
<i>Hemimycena candida</i>	VA	TNB	Smeerwortelmycena
<i>Mycenastrum corium</i>	ZZ	GE	Lederster
<i>Phaeolepiota aurea</i>	VZ	TNB	Goudhoed
<i>Psathyrella lutensis</i>	VA	TNB	Satijnsteelfranjehoed
<i>Trichopeziza sulphurea</i>	A	TNB	Zwavelgeel franjekelkje
<i>Stropharia inuncta</i>	VA	KW	Witsteelstropharia
<i>Volvariella gloiocephala</i>	ZA	TNB	Gewone beurszwam

Voorbeeldgebieden

Ruigtevelden vinden we verspreid over heel Nederland, vaak in de stedelijke sfeer.

Knelpunten en maatregelen

Er zijn geen speciale maatregelen bekend voor de mycoflora in ruigtevelden. Begrazing kan ook in mycologisch opzicht leiden tot een grotere variatie, zoals ondermeer gebleken is op verzoete, drooggevallen schorren in Zeeland, bijvoorbeeld op de voormalige Slikken van De Heen bij St Philipsland.

13 Vogelgrasland (N13)

Samenvatting

Vogelgraslanden omvatten twee beheertypen: weidevogelgraslanden, met als hoofddoelstelling een goede broedpopulatie van weidevogels (N13.01), en wintergastenweiden, met als hoofddoelstelling het bieden van rust- en foerageergebieden aan overwinterende graslandvogels (N13.02). Gebieden van beide beheertypen zijn in het algemeen te voedselrijk voor een rijke of interessante mycoflora. Ook zijn ze vaak te nat. Vogelgraslanden kunnen echter schralere gedeelten omvatten of grenzen aan vochtige schraallanden. In die gevallen is het vanuit mycologisch perspectief belangrijk om de schralere delen niet te bemesten en aldaar verschrallend beheer te continueren of in te stellen. Het is daarnaast belangrijk om inundatie van mycologisch waardevolle terreingedeelten te voorkomen.

13.1 Vochtig weidevogelgrasland (N13.01)

Karakteristiek

Dit beheertype is in feite een variant van de hiervoor beschreven beheertypen vochtig hooiland (§ 10.2), kruiden- en faunarijk grasland (§ 12.2) en zilt- en overstromingsgrasland (§ 12.4). Slechts een heel beperkt deel van deze graslanden valt onder een Habitatype (zie onder de desbetreffende beheertypen). Het Vochtig weidevogelgrasland wordt gekenmerkt door een speciale doelstelling: het handhaven of verkrijgen van een goede weidevogelstand van minimaal 35 broedparen per 100 ha. Hiervoor zijn onder meer van belang het handhaven van het open karakter van het landschap; een graas- en maaibeheer dat de vogels een kans geeft om hun jongen groot te brengen, dat wil zeggen begrazing in lagere dichtheden en later maaien dan op commerciële landbouwbedrijven; het bewerkstelligen van een voldoende groot voedselaanbod door het handhaven van een hoge bodemvruchtbaarheid in (delen van) vochtige weidevogelgraslanden door periodieke organische bemesting. Voor de eigenschappen van de vegetatie wordt verwezen naar de hoofdstukken over vochtig hooiland (§ 10.2), kruiden- en faunarijk grasland (§ 12.2) en zilt- en overstromingsgrasland (§ 12.4).

Mycoflora

De paddenstoelenflora van vochtige weidevogelgraslanden is beschreven in hoofdstuk 12, Rijke graslanden en akkers. Gezien de specifieke beheersdoelstellingen is het logisch dat er geen karakteristieke paddenstoelen voor dit beheertype bekend zijn. In oude weidevogelgebieden met goed ontwikkelde Kamgrasweiden (*Cynosurion cristati*) en vochtige hooilanden kunnen evenwel de mycologische waarden groot zijn, zoals beschreven onder de betreffende beheertypen (§ 12.2, 10.2).

Voorbeeldgebieden

Bantpolder, Wormer- en Jisperveld, Westerhornerpolder, Tjongerdal, Eempolder, Polder Arkemheen, Yersekeemoer, Oude land van Strijen.

Knelpunten en maatregelen

Beheer ten behoeve van weidevogels kan lokaal op gespannen voet staan met het behoud van andere natuurwaarden, vooral van planten en paddenstoelen. Bij verschrallend hooiland beheer, en in mindere mate bij beweiding zonder afvoer van gewas en zonder toevoer van meststoffen, wordt de bodem minder voedselrijk waardoor de aantallen regenwormen en andere bodemdieren kunnen afnemen, en daardoor ook de potentiële dichtheid aan weidevogels. Daarentegen vertonen verschrallende percelen doorgaans een steeds hogere diversiteit aan planten en paddenstoelen en een toename aan bijzondere en bedreigde soorten. Men zou in mycologische zeer belangrijke graslanden, zoals de Yerseke Moer bij Yerseke en de Rotstergaaster Wallen bij Heerenveen, die waarden dienen te laten prevaleren boven die van weidevogels. Er zijn in Nederland immers vele duizenden hectares grasland geschikt voor grote populaties van weidevogels maar slechts enkele tientallen hectares van Kamgrasweiden met een soortenrijke mycoflora, waaronder vele Rode-lijstsoorten. Bovendien zijn deze graslanden zeer oud en minstens tientallen jaren op constante wijze in beheer. Een eenmalige forse mestgift, ook van ruige stalmest kan een eeuwenlange ontwikkeling van de mycoflora te niet doen en irreversibel zijn. De hierboven vermelde terreinen worden hier met name genoemd omdat over beide natuurreservaten discussies hebben plaats gevonden met betrekking tot de wenselijkheid van bemesting van gedeelten ten behoeve van weidevogels. Zonder kennis over de uitzonderlijke mycologische waarden van sommige delen was wellicht gemakkelijker tot grootschalige bemesting overgegaan.



Figuur 13.1. De Yerseke Moer op Zuid-Beveland is een belangrijk gebied voor weidevogels en overwinterende ganzen, maar sommige delen met ongestoord reliëf zijn ook bijzonder interessant voor paddenstoelen (foto E. Arnolds).

13.2 Wintergastenweide (N13.02)

Karakteristiek

Evenals het weidevogelgrasland is de wintergastenweide in feite een variant van de hiervoor beschreven beheertypen vochtig hooiland (§ 10.2), kruiden- en faunarijk grasland (§ 12.2) en zilt- en overstromingsgrasland (§ 12.4). Ook hier geldt dat slechts een beperkt deel valt onder een habitatype en ook

dit beheertype wordt gekenmerkt door een speciale doelstelling: het bieden van optimale foerageer- en rustgebieden aan hier in de winter verblijvende watervogels, vooral ganzen, zwanen en eenden. Nog meer dan bij weidevogelbeheer wordt door additionele bemesting gestreefd naar een hoge bodemvruchtbaarheid met daarmee gepaard gaande een hoge grasproductie van goede kwaliteit. Het beheer kan verder bestaan uit begrazing en/of maaien. De vegetatie is in het algemeen arm aan soorten en kruiden. Een groot deel van deze terreinen staat in het winterhalfjaar meestal plasdras of onder ondiep water. Deze delen sluiten aan bij het beheertype van zilt- en overstromingsgrasland (§ 12.4).

Mycoflora

De paddenstoelenflora van de wintergastenweide is beschreven in hoofdstuk 12, in het bijzonder bij zilt- en overstromingsgrasland (§ 12.4). Gezien de specifieke beheersdoelstellingen is het logisch dat er geen karakteristieke paddenstoelen voor dit beheertype bekend zijn. In de meeste wintergastenweiden zal de mycoflora zeer arm zijn als gevolg van de hoge voedselrijkdom en periodieke inundaties. In sommige belangrijke wintervogelgebieden komt echter een afwisseling voor van zeer voedselrijke graslanden en schralere gedeelten, behorende tot het Kamgras-verbond (*Cynosurion cristati*), het Glanshaver-verbond (*Arrhenatherion elatioris*), Dotterbloem-verbond (*Calthion palustris*) en soms zelfs blauwgraslanden (*Junco-Molinion*) en heischrale graslanden (*Nardo-Galion saxatilis*). Deze gedeelten kunnen wel van grote mycologische waarde zijn.

Voorbeeldgebieden

Bantpolder, polders rond Anjum, graslanden rond Aldegea, vallei van de Tjonger, Korendijkse slikken, Scheelhoek.

Knelpunten en maatregelen

In het algemeen zullen bij het beheer van wintergastenweiden geen mycologische waarden in het geding zijn. Belangentegenstellingen kunnen evenwel optreden in gebieden waar dit beheertype in een mozaïek optreedt met of grenst aan schralere graslandvegetaties, zoals hierboven beschreven. Het spreekt haast voor zich dat voedselarme vegetaties in het kader van natuurbeheer niet worden bemest om de productiviteit voor de foeragerende wintergasten te verhogen. Er is immers reeds een overmaat aan zeer voedselrijk grasland in ons land aanwezig, een van de redenen waarom het aantal overwinteraars sterk is toegenomen. Schralere terreingedeelten worden echter door het toenemende aantal ganzen ook gebruikt als rustgebieden en secundaire foerageergebieden. Hierdoor vindt ongewenste toevoer plaats van stikstofrijke mest uit het omringende voedselrijke gebied. Dat komt boven op de toch al te hoge stikstofdepositie uit de lucht. Dit probleem speelt bijvoorbeeld in de Rotstergaaster Wallen bij Heerenveen, een van de mycologisch meest waardevolle graslanden van ons land. Een oplossing voor dit vermestingsprobleem is lastig te formuleren. Men kan overwegen om in voorkomende gevallen ter compensatie een extra maaibeurt uit te voeren waardoor met het maaisel (een deel van) de extra nutriënten worden afgevoerd. Een andere mogelijke bedreiging voor aanwezige mycologische waarden vormen peilverhogingen ten behoeve van overwinterende watervogels in gebieden. Vrijwel alle graslandpaddenstoelen zijn gevoelig voor langdurige inundaties. Hierop is ingegaan bij het beheertype van zilt- en overstromingsgrasland (§ 12.4).

14 Vochtige bossen (N14)

Samenvatting

Onder de verzamelnaam Vochtige bossen worden hier een groot aantal door houtige gewassen gedomineerde begroeiingstypen samengevat. Het gaat hierbij niet alleen om hoog opgaande (loof)bossen, maar ook om (min of meer natuurlijke) struwelen. Landschappelijk gaat het hier om het zoetwatergetijdengebied, de uiterwaarden, de binnendijkse kleigronden, het laagveen- en klei-op-veengebied, het Limburgse lössgebied en de beekdalen. Nog als zodanig beheerde grienden en hakhoutbossen komen hier niet aan bod. Hetzelfde geldt voor aangeplant naaldhout met een productiefunctie (bijvoorbeeld in de Flevopolders). Zie hiervoor respectievelijk hoofdstuk 17 en 16.

Onder het beheertype 'Rivier- en beekbegeleidend bos' vallen zachthoutooibossen, hardhoutooibossen en beekbegeleidend bossen. Beekbegeleidende bostypen omvatten gemengde loofbossen op vochtige minerale bodem (Vogelkers-Essenbossen) en bronbossen (Goudveil-Essenbossen) en Elzenbroekbossen (op natte venige standplaatsen). Al deze bostypen kunnen - indien ongestoord - veel dood hout bevatten. In die gevallen zijn de bossen, met tientallen soorten, rijk aan paddenstoelen van dood hout. In de drogere hardhoutooibossen is het aandeel van bodembewonende saprotroof groeiende en mycorrhiza-vormende paddenstoelen groter; deze bossen behoren tot de voor paddenstoelen soortenrijkste van Nederland. Vanuit mycologisch perspectief is 'niets doen' meestal het gunstigste beheer, hoewel soms maatregelen nodig kunnen zijn om het oorspronkelijke grondwaterregime te herstellen.

Het beheertype 'Hoog- en laagveenbos' omvat Berken- en Elzenbroekbossen en struwelen van Wilde gagel, Georde en Grauwe wilg op niet ontwaterde veengronden (buiten de beekdalen). De meeste van deze bossen zijn erg jong en nog volop in ontwikkeling, waarbij – parallel aan de ontwikkeling van de groeiplaats (toenemende isolatie t.o.v. grond- en oppervlakte water) – Elzenbroekbos geleidelijk overgaat in Berkenbroekbos. Goed ontwikkelde, oudere moerasbossen- en struwelen zijn in mycologisch opzicht vaak zeer waardevol. De mycoflora van oude Elzenbroekbossen en Wilgenbroekstruwelen is rijk aan soorten, waaronder een groot aantal karakteristieke paddenstoelen. Die van Berkenbroekbossen en Wilde gagel is armer aan soorten, maar ook hier komen diverse soorten paddenstoelen voor die aan deze vegetatietypen zijn gebonden. Kenmerkende soorten vinden we zowel onder houtafbrekers en strooiselverteerders als onder de mycorrhizapartners van Zwarte els, Zachte berk en wilgen. In Berkenbroekbos kan de lokale aanwezigheid van Grove dennen bijdragen aan het voorkomen van zeldzame mycorrhizapaddenstoelen. Gagel vormt geen ectomycorrhiza. Tientallen paddenstoelen van hoog- en laagveenbossen zijn zeldzaam en staan op de Rode Lijst. De mycoflora van moerasbossen en – struwelen is gebaat bij een spontane ontwikkeling zonder enig ingrijpen door de mens. Dan kunnen zich binnen enkele decennia dichte, moeilijk

doordringbare vegetaties vormen met een vochtig microklimaat en veel dood hout. Hakhoutbeheer in deze bossen is voor paddenstoelen nadelig. Belangrijke randvoorwaarde voor een optimale ontwikkeling is een hoge grondwaterstand met natuurlijke fluctuaties. Langdurige inundaties (weken tot maanden) zijn zeer nadelig voor de paddenstoelenflora. Verdroging en (vaak daarmee gepaard gaande) vermessing leiden tot verruiging van de ondergroei en een sterke verarming van de mycoflora, het sterkst bij de mycorrhizasymbionten. Ook aangeplante elzenbossen en wilgenstruwelen op voormalige landbouwgrond hebben doorgaans een arme mycoflora als gevolg van te hoge stikstof- en fosfaatgehalten in de bodem. Na verwijdering van de bouwvoor kan in spontaan opgeslagen moerasbossen spoedig een interessante paddenstoelenflora tot ontwikkeling komen.

Het beheertype 'Haagbeuken- en essenbos' omvat bos- en struweel op basenrijke klei- en leemgronden en/of gronden met periodiek hoge grondwaterstanden, maar buiten de invloed van overstroming van beken en rivieren. Onder dit beheertype vallen twee groepen bostypen. Enerzijds gaat het om (zeer) jonge, opgaande productiebossen op kleigronden (veelal eerste-generatie en monocultuur, o.a. in Flevoland), anderzijds om (zeer) oude, voorheen als middenbos (hakhout-met-overstaanders) beheerde, gemengde bossen op leemgronden. Tot de groep van oude bossen op basenrijke lemige bodems behoren de Eiken-Haagbeukenbossen van Oost-Nederland (o.a. op keileem) en de hellingbossen van Zuid-Limburg (vooral op lössleem; al dan niet met mergel in de ondergrond). Vegetatiekundig behoren de jongste bossen van dit beheertype tot het Elzen-Vogelkers verbond (*Alno-Padion*, onderverbond *Ulmenion*) en de oudere bossen tot het Haagbeukenverbond (*Carpinion betuli*). In beide gevallen is er een belangrijke boomsoort. De mycoflora van de bossen in Flevoland is afwijkend vanwege de ontwikkeling op voormalige zeebodem. Langzamerhand worden de verschillen met bossen op het 'oude land' kleiner. Kenmerkend voor de Haagbeukenbossen in Oost-Nederland zijn relatief veel mycorrhiza-vormende soorten bij Hazelaar en Haagbeuk; de meeste zijn echter zeldzaam. De houtbewoners van de haagbeuken- en essenbossen in Oost-Nederland lijken op die van de voedselrijke beekbegeleidende bossen en de loofbossen van de Flevopolders. De Limburgse hellingbossen vertonen in mycologisch opzicht overeenkomst met genoemde Oost-Nederlandse bossen, zij het dat ze ook een flink aantal (38) eigen kenmerkende soorten hebben. Van betekenis zijn de bosjes waar veel soorten Parasolzwammen bij elkaar voorkomen, met tal van zeldzame, kenmerkende soorten. Vanwege het grote aantal kenmerkende soorten, die voor een groot deel op de rode lijst staan, hebben de Haagbeuken- en essenbossen en speciaal de Zuid-Limburgse hellingbossen grote betekenis. In veel gevallen volstaat voor de paddenstoelen een beheer van 'niets doen'. Voor speciale elementen zoals laanbermen en padranden kan aanvullend beheer zoals maaien van de ondergroei nodig zijn.

14.1 Rivier- en beekbegeleidend bos (N14.01)

Karakteristiek

Het beheertype Rivier- en beekbegeleidend bos omvat zeer uiteenlopende bostypen op rivierklei, zandige (al dan niet kalkhoudende) zavel, lemig zand en beekveen. Dit beheertype omvat het Natura 2000 habitatype H91E0. Langs de grote rivieren groeien op de natste en/of meest dynamische plekken in de uiterwaarden bossen die worden gedomineerd door hoge Schietwilgen

en Kraakwilgen en die behoren tot het Verbond van wilgenvloedbossen (*Salicion albae*; associatie *Salicetum albo-fragilis*). Dit wordt wel aangeduid met de term zachthoutooibos. 's Winters staat dit type periodiek enige tijd onder water. Een bijzonder geval vormen de door getijde beïnvloede Wilgenvloedbossen uit de Biesbosch, die net als veel uiterwaardbossen doorgaans ontstaan zijn uit niet langer gebruikte grienden.

Op hogere terreinen langs de rivieren, en ook binnendijks, groeien bossen die behoren tot het Verbond van Els en Gewone vogelkers (*Alno-Padion*; onderverbond *Ulmenion caprinifoliae*), waarvan diverse soorten loofbomen deel uit maken, met name Eiken, Essen en vroeger veel Iepen. Waar dit bostype buitendijks groeit, wordt het hardhoutooibos genoemd. Deze hardhoutooibossen worden gewoonlijk slechts kortstondig of zelfs helemaal niet overstroomd. De binnendijkse *Ulmenion*-bossen worden behandeld in § 14.3.

Beekbegeleidend bos van de hogere zandgronden en het heuvelland vertoont veel overeenkomst met het vochtige hardhoutooibos. Beekbegeleidend bos is doorgaans ook vochtig tot nat, maar er groeien gewoonlijk meer Zwarte els, Vogelkers en Hazelaar (op minerale gronden *Alno-Padion* onderverbond *Circaeo-Alnion*; op beekveen *Alnion glutinosae*). De mycoflora van Elzenbroekbossen komt in § 14.2 aan bod.

Zowel in het uiterwaardenlandschap als in de beekdalen is veel productiebos van populier aangeplant, vooral op groeiplaatsen van respectievelijk het hardhoutooibos en Vogelkers-Essenbos. Vegetatiekundig betreft het hier veelal soortenarme Rompgemeenschappen met dominantie van Grote brandnetel. In het rivierkleigebied liggen landgoederen, waarvan ook boscomplexen deel uitmaken. Deze zijn vaak sterk door de mens beïnvloed wat betreft boomsoortenkeuze (ook Beuken ingeplant) en de intensiteit van beheer (onderhoud paden en ondergroei). Omdat het veelal gevarieerde, structuurrijke, oude bossen betreft, zijn de natuurwaarden vaak erg hoog. De landgoedbossen behoren tot de Park- en stinzenbossen (§ 17.3).

Door de hoge voedselrijkdom van de bodem wordt de ondergroei van de zachthoutooibossen vaak gedomineerd door 2 tot 3 m hoge Brandnetels (*Urtica dioica*), en tegenwoordig ook door de Reuzenbalsemien (*Impatiens glandulifera*) of rietruigte. Hierbij moet aangetekend worden dat de laagstgelegen vloedbossen in de Biesbosch in de tijd dat er nog getijde voorkwam vrijwel geen ondergroei kenden. Ook nu nog is te zien, dat na een langere inundatie van het zachthoutooibos de Brandnetels tijdelijk in bedekking afnemen. In de natste delen van de zachthoutooibossen komt voorts de Gele lis (*Iris pseudacorus*) voor en in de wilgenvloedbossen de Spindotterbloem (*Caltha palustris* ssp. *araneosa*). Door de lage intensiteit van het beheer en de natte bodem zijn sommige van deze terreinen ondoordringbare wildernissen geworden.

Het hardhoutooibos heeft een veel gevarieerdere ondergroei met in het voorjaar bloeiende planten als Speenkruid (*Ficaria verna*), Pinksterbloem (*Cardamine pratensis*). Ook beekbegeleidende bossen kennen een rijke ondergroei met onder andere Bosanemoon (*Anemone nemorosa*), IJle zegge (*Carex remota*) en Slanke Sleutelbloem (*Primula elatior*) in het Vogelkers-Essenbos, Elzenzegge in de broekbossen (*Carex elongata*) en Groot springzaad (*Impatiens noli-tangere*) op kwelplekken. Zowel in de uiterwaarden als in de beekdalen vormen de verschillende bostypen dikwijls een mozaïek dat bepaald wordt door de afwisseling van natte en drogere terreingedeelten.

Mycoflora

Zachthoutoibos

De mycologische betekenis van de zachthoutoibossen en wilgenvloedbossen lijkt beperkt te zijn, hoewel met name uit de Biesbosch weinig gegevens voorhanden zijn. Veerkamp (2005) heeft geconstateerd dat het bosreservaat Kekerdome, een wilgenbos in de uiterwaard van de Waal, met 135 soorten (op 1000 m², 3 onderzoeksjaren met 2 – 3 bezoeken per jaar) in de middenmoot zit wat betreft de totale soortenrijkdom aan paddenstoelen in door haar onderzochte loofbossen. Dat is opmerkelijk, omdat er slechts één boomgeslacht aanwezig is: wilgen (*Salix*). Dit bos is met 6 soorten mycorrhiza-vormende paddenstoelen uitgesproken arm. Met 76 houtbewonende soorten is het voor houtbewoners soortenrijk te noemen, ook gezien de weinige verschillende houtsoorten. De wilgen groeien snel en leveren grote hoeveelheden dood hout, staand en liggend, wat de rijkdom aan houtpaddenstoelen kan verklaren. Van de wilgenvloedbossen in de Biesbosch zijn slechts weinig gegevens bekend, afkomstig van enkele losse excursies. In de doorgeschoten griendbossen zijn eveneens grote hoeveelheden dood hout beschikbaar. Op de wilgen is de Bruinzwarte vuurzwam (*Phellinus conchatus*) een belangrijke necrotrofe parasiet. Deze bossen lijken verder in mycologisch opzicht waarschijnlijk op de andere zachthoutoibossen.

De wilgenbossen op voedselrijke bodem kennen zeer weinig soorten ectomycorrhizapaddenstoelen, en deze treden ook op in kleine aantallen vruchtlichamen. Veerkamp (2005) vond enkele soorten behorende tot de geslachten Vaalhoed (*Hebeloma*)-, Vezelkop (*Inocybe*)- en Rouwkorstje (*Tomentella*). Strooiselverteeders zijn voor het overgrote deel enigszins ruderaal soorten van voedselrijke standplaatsen zoals soorten uit de geslachten Breeksteeltje (*Conocybe*) en Franjehoed (*Psathyrella*). Op de bladeren van Schietwilg groeiden vele vruchtlichamen van de minuscule Populierentaailing (*Marasmius minutus*). Houtbewoners zijn er talrijk, enkele soorten met voorkeur voor wilg, zoals Gewone schelpjesmolenaar (*Clitopilus hobsonii*), Papierzwammetje (*Byssomerulius corium*) en Ziekenhuisboomkorst (*Radulomyces confluens*) en met een grote meerderheid aan algemene soorten die kunnen groeien op een brede range aan houtsoorten. De grote necrotrofe polyporen ontbreken in de gegevens van Veerkamp (2005) voor het wilgenbos langs de Waal. Losse observaties van elders suggereren dat de Platte tonderzwam (*Ganoderma lipsiense*), Roodporiehoutzwam (*Daedaleopsis confragosa*) en plaatselijk Rookzwam (*Bjerkandera fumosa*), Bleke borstelkurkzwam (*Corioloropsis trogii*), Echte vuurzwam (*Phellinus igniarius*) en wellicht de Tijgertaaiplaat (*Lentinus tigrinus*; figuur 14.1) belangrijke groot-hout verteeders zijn (Keizer n.p.).

Hardhoutoibos en beekbegeleidende bos

Hardhoutoibos en beekbegeleidende bossen behoren tot de meest soortenrijke bostypen waarin alle functionele groepen van paddenstoelen in ruime mate aanwezig zijn. Grote hoeveelheden dood hout van verschillende afmetingen op rijke bodem met een goede vochtvoorziening vormen een ideale combinatie, wat zich uit in een grote diversiteit aan soorten. De mineraalrijke bodem in combinatie met een rijke diversiteit aan bomen schept een geschikte groeiplaats voor veel mycorrhiza-vormende soorten. Evenzo profiteren terrestrische (saprotrofe) soorten van de diversiteit van bomen.

Van alle door Veerkamp (2005) onderzochte bosreservaten behoren de hardhoutoibossen en beekbegeleidende bossen behoren met bijna 200 soorten (op 1000 m², zelfde onderzoeksmethode) tot de soortenrijkste van

(Vechtlanden en Bekendelle). Alle functioneel-ecologische groepen zijn rijkelijk vertegenwoordigd, vooral ook houtbewoners, met rond de 100 soorten, zo'n 50% van het totaal. Bij een ander onderzoek werden in het beekbegeleidend bos Burgvallen langs de Drentse Aa (met een fraai ontwikkeld *Alno-Padion*) meer dan 140 houtbewonende soorten gevonden (Keizer & Arnolds 1990, Keizer 1985). In deze bossen blijft al vele jaren al het dode hout achter, met diverse verschillende boomsoorten. In bossen waar minder dood hout is achtergebleven en/of waar sprake is van verdroging liggen de aantallen soorten paddenstoelen ongetwijfeld lager. Hiervan zijn echter geen systematisch ingezamelde gegevens. Het bekende hardhoutoibos Zakerbos ligt op drogere kalkhoudende zandige bodem. Hier zijn o.m. diverse soorten Aardsteren (*Geastrum*) gevonden (Bremer 2009). Bij zulke hoge soortenaantallen is vanzelfsprekend ook het aantal zeldzaamheden aanzienlijk, wat de betekenis van deze bostypen voor de mycoflora onderstreept.

In sommige bossen met lemige of kleiachtige bodem groeien concentraties van soorten uit de geslachten Satijnzwam (*Entoloma*), Wasplaat (*Hygrocybe*), Knotszwam (*Clavulinopsis*) en Aardtong (*Geoglossum*). De soorten staan bekend als schraalgraslandbewoners, maar groeien soms ook in bossen op rijke bodem (zie § 2.4, § 11.1 en onderaan deze paragraaf). Waar dat het geval is, dragen zulke groeiplaatsen sterk bij aan de betekenis van die bossen, omdat de genoemde paddenstoelen veelal zeldzaam en bedreigd zijn.

Kenmerkende soorten

Tabel 14.1: Kenmerkende soorten voor Rivier- en beekbegeleidend bos. Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3.

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Optimum in zachthoutoibos/wilgenvloedbos			
<i>Coriolopsis trogii</i>	VA	TNB	Bleke borstelkurkzwam
<i>Mycena hiemalis</i>	A	TNB	Stronkmycena
<i>Mycena speirea</i>	ZA	TNB	Kleine breedplaatmycena
<i>Lentinus tigrinus</i>	VA	KW	Tijgertaaiplaat
<i>Phellinus conchatus</i>	VA	TNB	Bruinzwarte vuurzwam
<i>Trametes suaveolens (voorkeur knotwilg)</i>	MA	KW	Anijskurkzwam
Optimum in hardhoutoibos en beekbegeleidende bossen			
<i>Crepidotus caspari</i>	A	TNB	Bleek oorzwammetje
<i>Entoloma euchroum</i>	MA	BE	Violette satijnzwam
<i>Mycena speirea</i>	ZA	TNB	Kleine breedplaatmycena
<i>Lentinus tigrinus</i>	VA	KW	Tijgertaaiplaat
<i>Phlebia subochracea</i>	VZ	TNB	Roodgele aderzwam
<i>Peniophora limitata</i>	MA	TNB	Essenschorszwam
<i>Stereum subtomentosum</i>	ZA	TNB	Waaierkorstzwam



Figuur 14.1: De Tiggertaaiplaat (*Lentinus tigrinus*) heeft haar optimum in zachthoutoibos (foto T. Læssøe).

Een aantal soorten uit andere bostypen wordt regelmatig in Rivier- en beekbegeleidend bos waargenomen. Ze indiceren in dat geval gunstige groeiplaatsen (zie tabel 14.2).

Tabel 14.2: Kwaliteitsindicatoren van rivier- en beekbegeleidende bossen.

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers van lanen en parken op kalkhoudende bodem			
<i>Boletus impolitus</i>	VZ	BE	Goudporieboleet
<i>Russula cuprea</i>	Z	EB	Donkere geelplaatrussula
<i>Russula farinipes</i>	MA	KW	Bleekgele russula
Soorten die gewoonlijk in schraalgraslanden optreden			
<i>Entoloma chalybaeum</i>	MA	KW	Blauwplaatstaalsteeltje
<i>Entoloma serrulatum</i>	VA	KW	Zwartsneesatijnzwam
<i>Hygrocybe glutinipes</i>	VZ	KW	Hooilandwasplaat
<i>Hygrocybe virginea</i>	A	GE	Sneeuwzwammetje
Soorten van bemoste boomstammen			
<i>Mycena olida</i>	VZ	BE	Ranzige mycena
<i>Mycena pseudocorticola</i>	VA	TNB	Blauwgrijze schorsmycena



Figuur 14.2: De Goudporieboleet (*Boletus impolitus*) is een kwaliteitsindicator voor lanen in rivierbegeleidende bossen (foto E. Arnolds).

Tabel 14.3: Indicatoren voor verdroging en vermessing in rivier- en beekbegeleidende bossen

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Indicatoren voor verdroging			
<i>Clitocybe nebularis</i>	ZA	TNB	Nevelzwam
<i>Lepista flaccida</i>	ZA	TNB	Roodbruine schijnridderzwam
<i>Mycena pura</i>	ZA	TNB	Elfenschermpje
<i>Scleroderma citinum</i>	ZA	TNB	Gele aardappelbovist
Indicatoren voor vermessing			
<i>Agaricus brunneolus</i>	VA	TNB	Panterchampignon
<i>Clitocybe metachroa</i>	ZA	TNB	Tweekleurige trechterzwam
<i>Lepista flaccida</i>	ZA	TNB	Roodbruine schijnridderzwam
<i>Lepista nuda</i>	ZA	TNB	Paarse schijnridderzwam

Voorbeeldgebieden

- Zachthoutoobos: Kekeerderom, Biesbosch, Millingerwaard, buitendijkse bosjes bij Waardenburg
- Hardhoutoobos: Kolenbranderbos, Zalkerbos, delen van Bunderbos, Blauwe Kamer, Lingebos, Ooijpolder.
- Beekbegeleidend bos: Bekendelle, Vechtlanden, Burgvallen (Anloo)

Knelpunten en maatregelen

Knelpunten in het beheer van rivier- en beekbegeleidende bossen liggen dikwijls in de waterhuishouding. Vooral bossen behorende bij kleinere beeksystemen ontkomen niet aan de aan agrarische belangen aangepaste (lagere) waterstanden, met verdroging van het natuurgebied als gevolg. In bodems met een hoog gehalte aan organisch materiaal, zoals beekerdgrond kan mineralisatie veel voedingsstoffen vrijmaken. De verdroging veroorzaakt hier een effect dat lijkt op vermessing. Het gevolg is dan een toename van verzuigingsindicatoren, bijvoorbeeld bramen. De aanpak van verdroging vraagt maatregelen op gebiedsniveau, gewoonlijk een moeizaam proces, vanwege de relatieve grootschaligheid van de maatregelen en het risico van het optreden van verzuiging als gevolg van interne eutrofiëring

Een ander knelpunt voor het voortbestaan van zachthoutoobos kan voortvloeien uit het programma "Ruimte voor de Rivier" van het Rijk, dat in het uiterwaardgebied een vrije doorstroming van rivierwater beoogt in de stroombanen. In die stroombanen is aanwezigheid van opgaande vegetatie al snel een probleem, omdat deze de waterstand te veel opstuwt. Een oplossing voor eventueel "in de weg" liggende wilgenbossen kan zijn elders in de uiterwaard ruimtelijke compensatie, en dan bij voorkeur in grotere eenheden, te zoeken, waardoor het bos behouden kan blijven.

In gebieden waar in het verleden populieren of andere bomen voor de houtproductie zijn aangeplant, kan het kappen en wegslepen van de populierenstammen een grote verstoring in het bos betekenen. Het zou de voorkeur hebben de populieren rustig dood te laten gaan en de ontwikkelingen van het bos spontaan verder te laten verlopen. Zo is niet alleen aanzienlijke bodemverstoring te voorkomen, maar ook een gevarieerde bosstructuur/-dynamiek te krijgen. Het afsterven van die populieren gebeurt geleidelijk, gespreid in ruimte en de tijd, waardoor steeds nieuwe open plekken voor kolonisatie van nieuwe bomen beschikbaar komen. Deze bossen, die op matig tot zeer voedselrijke bodem liggen, zijn niet bijzonder gevoelig voor stikstofdepositie.

Het beheer van deze bossen bestaat vanuit de paddenstoelen bezien, bij voorkeur uit niets doen. Dan kan de spontane ontwikkeling van het bos plaats vinden, waarbij en de structuurvariatie en met name ook de hoeveelheid dood hout toenemen. In sommige gebieden zijn populieren aangeplant met het oog op latere houtwinning. Deze zouden gewoon kunnen blijven staan tot ze vanzelf afsterven. In andere gevallen kan er sprake zijn van verdroging, wat kan leiden tot een sterke toename van Bramen en afname van de soortendiversiteit van paddenstoelen. Dan gaan algemene ruderaal strooiselpaddenstoelen vooruit bijv. Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*), Roodbruine schijnridderzwam (*Lepista flaccida*), ten koste van specialistische strooiselbewoners en mycorrhizavormers. Beheer kan dan bestaan uit herstelmaatregelen t.b.v. de waterhuishouding, denk aan geleidelijke verhoging van de waterstand. Herstel van verloren gegane kwel is een stuk moeilijker; dat vraagt een gebiedsgerichte aanpak.

In de Biesbosch zijn vroeger grote gebieden als griend gebruikt geweest, maar in vele terreinen is dat gebruik al 30–40 jaar geleden beëindigd. De hoeveelheden dood hout in het terrein zijn nu aanzienlijk. Deze bossen krijgen steeds meer het karakter van spontane wilgenbossen. Ook hier is niets doen de aanbevolen beheervorm vanuit mycologisch perspectief. Samenvattend: Het Rivier- en beekbegeleidend bos vraagt voor paddenstoelen geen speciale (inwendige) beheermaatregelen. Herstelmaatregelen zoals herstel van de hydrologie kunnen nodig zijn.

14.2 Hoog- en laagveenbos (N14.02)

Karakteristiek

Van de hoog- en laagveenbossen behoren in de systematiek van Natura-2000 gebieden Berkenbroekbossen tot het habitatype 91D0 (Hoogveenbossen) en elzenbossen in beek- en rivierdalen tot type 91E0 (Vochtige alluviale bossen). Elzenbroekbossen op laagveen en wilgenstruwelen vallen hier niet onder. Hoog- en laagveenbos wordt gekenmerkt door de groeiplaats op veengronden met een hoge grondwaterstand. Ook struwelen op dergelijke standplaatsen worden tot dit beheertype gerekend. In vegetatiekundig opzicht gaat het om alle plantengemeenschappen uit de Klassen der wilgenbroekstruwelen (*Franguletea*), Berkenbroekbossen (*Vaccinio-Betuletea pubescentis*) en Elzenbroekbossen (*Alnetea glutinosae*; met name de associatie *Thelypterido-Alnetum*) (Stortelder et al. 1999), hieronder gezamenlijk korthedshalve aangeduid als moerasbossen of broekbossen. Deze bossen en struwelen worden gedomineerd door Grauwe wilg (*Salix cinerea*), Geoorde wilg (*S. aurita*), Wilde gagel (*Myrica gale*), Zachte berk (*Betula pubescens*) en/of Zwarte els (*Alnus glutinosa*) en zijn daaraan in het algemeen gemakkelijk te herkennen. Zachte berk kan ook veel voorkomen in vochtige varianten van het Zomereik-verbond (*Quercion roboris*), maar dan in combinatie met Zomereik (*Quercus robur*), Gewone lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) en /of Ratelpopulier (*Populus tremula*). Deze bossen worden behandeld in § 15.2 (Dennen- eiken- en beukenbos). Zwarte els kan mede dominant zijn in het Verbond van Els en Vogelkers (*Alno-Padion*), dan samen met Es (*Fraxinus excelsior*) en Gewone vogelkers (*Prunus padus*) en met een standplaats op minerale bodems. Deze Elzen-Vogelkersbossen worden behandeld in § 14.1).

De floristische samenstelling en vegetatiekundige indeling van moerasbossen worden op de eerste plaats bepaald door de hydrologie. Bij een overheersende invloed van regenwater ontstaan hoogveenbossen,

gedomineerd door Zachte berk, met een ondergroei van veenmossen en vaak dwergstruiken. Bij een zwakke invloed van grond- of oppervlaktewater worden ze vaak voorafgegaan door of ruimtelijk afgewisseld met struwelen van Wilde gagel en Geoorde wilg. Bij overwegende invloed van grond- of oppervlaktewater ontstaan laagveenbossen met dominantie van Zwarte els en een ondergroei van kruiden, eventueel voorafgegaan door of ruimtelijk afgewisseld met struwelen van Grauwe wilg. In laagveenmoerassen kan de bovengrond van de elzenbossen geleidelijk zo verzuren dat Zachte berk terrein wint en tot dominantie komt. Het zo ontstane Zompzegge-Berkenbroek (*Carici curtae-Betuletum pubescentis*) kan als een tussenvorm tussen hoogveen- en laagveenbossen worden beschouwd. Voor veel paddenstoelen is de dominante boom of struik in de vegetatie van overwegend belang. Daarom worden hieronder achtereenvolgens Wilgenstruwelen, Gagelstruwelen, Elzenbroekbossen en Berkenbroekbossen apart behandeld. Deze indeling komt overeen met de vegetatiekundige indeling op het niveau van klassen, waarbij gagelstruwelen echter tot meerdere klassen worden gerekend (Stortelder et al. 1999).

Moerasbossen zijn meestal spontaan ontstaan door successie van moerasvegetaties van kruidachtige planten, zoals (verwaarloosde) rietlanden en hoogveenbegroeiingen, dit in tegenstelling tot bossen op drogere gronden die overwegend geplant zijn. Daardoor hebben moerasbossen, mits niet verdroogd, vaak al op jonge leeftijd een natuurlijke structuur met een variabele afstand tussen bomen en een gevarieerde leeftijdsopbouw. Door de slappe bodem treedt ook al relatief snel windworp op, waardoor de structuur nog natuurlijker wordt met voor Nederlandse omstandigheden grote hoeveelheden dood hout. Een vijftigjarig Elzenbroekbos kan daardoor al een oerwoudachtige indruk maken en vrijwel ondoordringbaar zijn. Een geplant eikenbos verkeert dan nog in de jonge boomfase. De afwisseling in structuur en de permanent hoge vochtigheid dragen bij tot de relatief snelle ontwikkeling van een rijke paddenstoelenflora. Een andere gunstige factor voor de mycoflora is dat broekbossen van weinig belang zijn voor de houtoogst, waardoor beheersingrepen onnodig zijn. Ze zijn niet alleen onnodig, maar ook vaak ongewenst.

In veel hoog- en laagveengebieden en natte beekdalen wordt in het natuurbeleid gestreefd naar het handhaven van grote open moerasgebieden. De vorming van moerasbossen wordt daar veelal als ongewenste 'verbossing' beschouwd. Die kan worden tegen gegaan door beheermaatregelen, zoals het maaien van rietlanden en natte graslanden. Het zou in sommige gevallen overweging verdienen om de ontwikkeling van moerasbossen toe te laten, vooral als er sprake is van uitbundige spontane opslag van wilgen en elzen.

Hoog- en laagveenbossen zijn in mycologisch opzicht zeer belangrijk en rijk aan karakteristieke soorten die een hoge indicatiewaarde hebben voor de kwaliteit van vegetatie en milieu. Het is daarom jammer dat slechts één paddenstoel is aangewezen als kenmerkende soort voor deze habitattypen, alleen voor het Berkenbroekbos (zie aldaar), te meer daar karakteristieke soorten voor deze vegetatietypen onder vaatplanten zeer schaars zijn. In de jaren tachtig is vanuit het toenmalige Biologisch Station te Wijster meerjarig onderzoek verricht aan de paddenstoelengemeenschappen in moerasbossen. De resultaten hiervan zijn slechts ten dele gepubliceerd. Gegevens over de soortenrijkdom en de verdeling van soorten over functionele groepen zijn samengevat in onderstaand kader. Hieruit blijkt dat het aantal soorten in moerasbossen in dezelfde orde van grootte ligt als van voedselarme eiken- en beukenbossen.

Moerasbos wordt praktisch nooit aangeplant op natte veengronden. Wel worden er elzen-, berken- en wilgenbossen aangelegd op verdroogd veen. Deze worden ook in dit hoofdstuk behandeld, ofschoon de vegetatiekundige en mycologische eigenschappen sterk afwijken van natuurlijke moerasbossen. Datzelfde geldt voor sterk verdroogde vormen van broekbossen en moerasstruwelen.

De veenbodems onder broekbossen worden gekenmerkt door accumulatie van organisch materiaal onder zuurstofloze of zuurstofarme omstandigheden. De bovengrond behoort tot het S-type (*Sphagnum*) indien het gaat om onverteerd veenmos of het Of-type (Organische vezeltype) als het bestaat uit onverteerd veen met duidelijk herkenbare plantenresten in een zure omgeving (Van Delft et al. 2006). Bij lichte verdroging of in een meer basisch milieu ontstaat onder invloed van bacteriële afbraak een Om-type (Organisch overgangstype) met overwegend gefragmenteerd en deels geoxideerd organisch materiaal, gemengd met herkenbare plantendelen; bij sterkere verdroging een horizon van het Oh-type (Organisch humustype) met amorf, veraard veen zonder herkenbare plantenresten. Bij dit afbraakproces kunnen vooral bij voedselrijk laagveen veel nutriënten vrij komen, resulterend in verruiging van de vegetatie. Door deze omstandigheden spelen strooiselafbrekende schimmels in moerasbossen een ondergeschikte rol in vergelijking bij bossen op drogere minerale gronden.

Kader 14.1: Mycosociologisch onderzoek in moerasbossen en -struwelen

Tussen 1980 en 1985 is vanuit het toenmalige Biologisch Station te Wijster van de Landbouwuniversiteit Wageningen meerjarig onderzoek verricht aan de paddenstoelengemeenschappen in Berkenbroekbossen (Jalink & Nauta 1984), Elzenbossen en Wilgen- en Gagelstruwelen in 43 representatieve proefvlakken van 1000 m² (Arnolds, n.p.). De resultaten zijn alleen gepubliceerd wat betreft het optreden van hout afbrekende paddenstoelen op verschillende bomen en struiken (Keizer & Arnolds 1990). De gegevens over aantallen soorten en de verdeling over functionele groepen in de verschillende onderzochte vegetatietypen zijn weergegeven in tabel 14.1. Elzenbroekbossen zijn het rijkst aan soorten, maar wilgenstruwelen doen hier weinig voor onder. Berkenbroekbossen en gagelstruwelen zijn veel armer aan soorten. Het aandeel van de verschillende functionele groepen verschilt sterk in de verschillende vegetatietypen. In elzenbossen en struwelen van Grauwe wilg maken houtafbrekende paddenstoelen gemiddeld meer dan de helft van het aantal soorten uit. In struwelen van Geoorde wilg is het aantal mycorrhizasymbionten opvallend groot en in gagelstruwelen en Berkenbroekbossen het aandeel van mosbewonende paddenstoelen. Op de mycologische kenmerken wordt nader ingegaan bij de bespreking van de afzonderlijke vegetatietypen.

Tabel 14.1: Gemiddeld aantal soorten paddenstoelen en verdeling over functionele groepen in 42 proefvlakken van 1000 m² in verschillende typen moerasbossen en -struwelen in Drenthe (kolom 1-5 naar ongepubliceerde gegevens voormalig Biologisch Station Wijster (Arnolds n.p.) (inclusief Korstzwammen en kleine Ascomyceten); kolom 6 naar gegevens van Jalink & Nauta 1984 (exclusief Korstzwammen en kleine Ascomyceten).

Type	Geoorde wilg struweel	Grauwe wilg struweel	Gagel Struweel	Elzenbroekbos	Elzenaanplant droog	Berkenbroekbos
Aantal proefvlakken	8	6	6	6	3	7
Gemiddeld aantal	97	117	46	122	97	31
Mycorrhizavormers	26 (27%)	12 (10%)	2 (1%)	16 (13%)	5 (5%)	7 (23%)
Saprotroof op bodem	19 (20%)	27 (23%)	10 (22%)	15 (12%)	18 (19%)	6 (19%)
Saprotroof op kruiden	9 (9%)	11 (9%)	7 (16%)	9 (7%)	16 (16%)	2 (6%)
Saprotroof op hout	35 (36%)	60 (51%)	17 (37%)	71 (58%)	54 (56%)	6 (19%)
Saprotroof op mest	2 (2%)	2 (2%)	3 (6%)	1 (1%)	0 (0%)	1 (3%)
Op mossen	5 (5%)	4 (3%)	7 (16%)	5 (4%)	1 (1%)	6 (19%)
Parasiet op bomen	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	4 (3%)	1 (1%)	1 (3%)
Parasiet op paddenstoelen	2 (2%)	2 (2%)	0 (0%)	1 (1%)	1 (1%)	2 (6%)
Parasiet op insecten	1 (1%)	1 (1%)	0 (0%)	1 (1%)	1 (1%)	0 (0%)

14.2.1 Wilgenstruweel

Karakteristiek

Wilgenbroekstruwelen worden gedomineerd door aan de basis vertakte, struikvormige wilgen, in ons land Geoorde wilg (*Salix aurita*) en Grauwe wilg (*S. cinerea*). Soms worden verspreid boomvormige wilgen aangetroffen, vooral Laurierwilg (*S. pentandra*) en Boswilg (*S. caprea*). Andere boomvormige wilgen zijn kenmerkend voor wilgenvloedbossen, die in 's winters geregeld overstroomde rivierdalen voorkomen (zie § 14.1). Vegetaties met dominantie van de laag blijvende Kruiwilg (*S. repens*) worden behandeld bij de vochtige duinvalleien (§ 8.4).

Binnen het Verbond der wilgenbroekstruwelen (*Salicion cinereae*) worden twee associaties onderscheiden, gecorreleerd met de dominante wilgensoort (Stortelder et al. 1999). De associatie van Geoorde wilg (*Salicetum auritae*) vormt vrij lage, tot drie meter hoge struwelen op zuur, matig voedselrijk veen en op zandgronden met een venige bovenlaag. De grondwaterstand is in de winter hoog en komt vaak tijdelijk wat boven het maaiveld. 's Zomers zit het grondwater meestal minder dan 0,5 meter diep. De bodem kan vrijwel onbegroeid zijn of een vrij dichte kruidlaag hebben met onder andere Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) en Kruiwend struisgras (*Agrostis canina*). Ook de ontwikkeling van de moslaag is zeer variabel van vrijwel ontbrekend tot een nagenoeg gesloten dek van veenmossen (*Sphagnum spec.*). Struwelen van Geoorde wilg komen vooral voor in het heidelandschap, in de randzone van hoogvenen, aan venoevers en in terreindepressies die onder enige invloed staan van grondwater.

De associatie van Grauwe wilg (*Salicetum cinereae*) vormt in vergelijking met de associatie van Geoorde wilg hogere struwelen tot circa acht meter, met veel dikkere stammen, tot circa 30 cm diameter. Struwelen van Grauwe wilg groeien op matig voedselrijke tot voedselrijke, venige en minerale gronden met een constant hoge of wisselende grondwaterstand. De kruidlaag is meestal goed ontwikkeld en vergelijkbaar met die van Elzenbroekbossen. Hij bestaat overwegend uit hoge moerasplanten, vaak met enige stikstofminnaars als Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en Ruw beemdgras (*Poa trivialis*). De moslaag is sterk wisselend maar veenmossen spelen geen rol van betekenis. De associatie van Grauwe wilg groeit vooral in beekdallandschappen en laagveenmoerassen, ook in duinvalleien. Beide typen Wilgenbroekstruweel zijn in Nederland vrij algemeen maar zeer lokaal en de totale omvang is vrij gering. Plaatselijk worden struwelen gemaaid om uitbreiding in vochtige heide of schraalland te voorkomen. Soms worden wilgenstruwelen aangeplant, vaak

op drogere standplaatsen dan in hun natuurlijke biotoop, bijvoorbeeld in de oksels van klaverbladen van snelwegen. Onder dergelijke omstandigheden overheersen in de ondergroei vaak triviale ruigtekruiden.



Figuur 14.3: Struweel met dominantie van Grauwe wilg (Salix cinerea) op potklei bij Roden. Oude wilgenstruwelen zijn vaak verrassend rijk aan paddenstoelen, waaronder veel soorten die aan dit vegetatietype gebonden zijn (foto E. Arnolds).

Mycoflora

Biodiversiteit en functionele diversiteit

Het Verbond van wilgenbroekstruwelen heeft, behalve de twee dominante wilgensoorten, geen eigen kensoorten onder de vaatplanten en mossen. De ondergroei is feitelijk een zwakke afspiegeling van diverse open moerasvegetaties en bevat in het algemeen weinig bijzondere soorten. Daarom is het verrassend dat maar liefst 60 soorten paddenstoelen als kenmerkend voor deze vegetaties worden beschouwd, waaronder 33 plaatjeszwammen, vier Korstzwammen en 19 Ascomyceten (Arnolds & Van den Berg 2013). In de laatste groep zitten veel kleine schijfjes en kelkjes, maar ook een paar opvallende soorten als de Bruine modderbekerzwam (*Peziza limnaea*) op kale, natte plekken en de Rozetkussentjeszwam (*Hypocreopsis lichenoides*; figuur 14.4) op dode takken die nog aan de struik vastzitten. Dominante houtafbrekers zijn de Roodporiehoutzwam (*Daedaleopsis confragosa*) voor dikkere stammen en de Tabaksborstelzwam (*Pseudochaete tabacina*) op dunnere takken. Van de kenmerkende soorten horen er 27 (45%) tot de ectomycorrhizavormers. In wilgenstruwelen overwegen soorten die strikt gebonden zijn aan wilgen (zie tabel 14.2) en komen relatief weinig soorten voor die een breed waardplantenspectrum hebben, zoals de Gewone fopzwam (*Laccaria laccata*) en Opaalvaalhoed (*Hebeloma velutipes*). Verder zijn 21 karakteristieke soorten (35%) betrokken bij de afbraak van wilgenhout, waaraan ook tal van soorten met een wijdere boomkeuze meedoen. De zeven saprotrofe en parasitaire soorten (12%) op bladeren en katjes zijn gebonden aan wilgen. Vier karakteristieke paddenstoelen (10%) gelden als bodembewonende saprotrofe soorten (tabel 14.2).

Ook op het niveau van opstanden zijn wilgenstruwelen verrassend rijk aan soorten. In de jaren tachtig zijn in Drenthe 14 proefvlakken gedurende vijf jaar mycosociologisch onderzocht, inclusief de weinig opvallende Korstzwammen en kleine Ascomyceten, en wel acht proefvlakken in de

associatie van Geoorde wilg en zes in de associatie van Grauwe wilg (Arnolds, n.p.). Met respectievelijk gemiddeld 97 en 117 soorten per proefvlak doen ze nauwelijks onder voor Elzenbroekbossen (tabel 14.1). Het aantal vruchtlichamen kan tijdens een bezoek oplopen tot circa 3000 per 1000 m². Daarbij zijn vaak specifieke mycorrhizavormers van wilgen dominant, zoals de Kopperode gordijnzwam (*Cortinarius uliginosus*) en de Gele wilgengordijnzwam (*C. cinnamomeoluteus*). De paddenstoelen-gemeenschappen van wilgenstruwelen werden door Bon & Van Haluwyn (1981) uit Noord-Frankrijk beschreven als een 'mycologische associatie' van de Greppelmelkzwam (het '*Lactarium lacunarum*'), ook in ons land een karakteristieke soort van dit type. Bij deze auteurs varieerde het aantal soorten slechts van 3 tot 23 per proefvlak, maar het is onduidelijk hoe groot deze proefvlakken waren en welke methodiek de auteurs gebruikten.

Het gemiddelde aantal soorten paddenstoelen in beide vegetatietypen ontloopt elkaar niet veel, maar de verdeling over functionele groepen vertoont opmerkelijke verschillen. In struwelen van Grauwe wilg domineren houtbewonende paddenstoelen met gemiddeld 60 soorten per proefvlak, iets meer dan de helft van het totaal. In struwelen van Geoorde wilg worden gemiddeld slechts 35 houtafbrekers gevonden, 36% van het totaal. Dit verschil is een afspiegeling van de veel grotere variatie in dood hout bij Grauwe wilg, met name door dikkere stammen, en het daar heersende vochtiger microklimaat. Daar staat tegenover dat het aantal soorten mycorrhizapaddenstoelen in struwelen van Geoorde wilg met gemiddeld 26 (27% van het totaal) veel hoger is dan bij Grauwe wilg met gemiddeld 12 soorten (10%). Dat correspondeert met het voedselarmere karakter van het eerste type. Het aandeel van paddenstoelen op de grond, op kruidachtige plantendelen en op mossen ontloopt elkaar niet veel (tabel 14.1).

De meeste paddenstoelen van wilgenstruwelen zijn in beide typen aan te treffen. Er zullen ongetwijfeld soorten zijn met een uitgesproken voorkeur voor hetzij Geoorde wilg, hetzij Grauwe wilg, maar de bestaande gegevens laten dergelijke conclusies niet toe. Onze huidige kennis is ook overwegend gebaseerd op gegevens uit wilgenstruwelen op het pleistoceen. Over de mycoflora in laagveengebieden en de duinen is veel minder bekend. Opvallende verschillen zijn nog niet gerapporteerd.



Figuur 14.4: De Rozetkussentjeszwam (*Hypocreopsis lichenoides*) is een opvallende verschijning op dode wilgentakken in dichte, vochtige struwelen. De soort is internationaal een grote zeldzaamheid (foto E. Arnolds).

Betekenis van de mycoflora

Alleen al door het grote aantal kenmerkende soorten kunnen wilgenstruwelen mycologisch van zeer groot belang zijn. Van de 60 karakteristieke soorten staan er bovendien 20 (33%) op de Rode Lijst; 22 soorten (37%) konden daarvoor niet worden beoordeeld wegens gebrek aan gegevens en slechts 18 soorten (30%) worden als niet bedreigd beschouwd. Daarnaast komt een aantal zeldzame en bedreigde paddenstoelen met een bredere ecologische amplitudo relatief vaak in wilgenstruwelen voor, vooral onder de hout bewonende soorten.

Niet alle wilgenstruwelen zijn van even grote betekenis voor de mycoflora. Uit voornoemd mycosociologisch onderzoek in Drenthe en aanvullend veldwerk elders is gebleken dat drie factoren hierbij van overwegend belang zijn: hydrologie, oppervlakte en leeftijd. Voor de meeste kenmerkende soorten is een hoge en niet te sterk fluctuerende grondwaterstand essentieel. In de zomer mag die niet lager staan dan circa een halve meter onder het maaiveld, in de winter tot aan het maaiveld of iets erboven. Langdurige inundaties van maanden zijn echter ongunstig voor de mycoflora, maar uitdroging, vaak gepaard gaand met verruiging van de ondergroei, is nog nadeliger. In het algemeen zijn alleen wilgenstruwelen met een oppervlakte van 0,2 ha of meer rijk aan paddenstoelen doordat dan onder de dichte struiklaag een karakteristiek vochtig microklimaat tot ontwikkeling kan komen. Ingebed in andere moerasbossen kan de kritische oppervlakte kleiner zijn. Lintvormige wilgenstruwelen langs watergangen hebben doorgaans slechts een fragmentarisch ontwikkelde mycoflora. Oude struwelen hebben een gunstiger microklimaat, een gevarieerdere structuur en meer groot dood hout dan jongere struwelen, waardoor de mycologische rijkdom groter wordt.

Tabel 14.2: Kenmerkende paddenstoelen voor wilgenstruwelen (60 soorten, selectie). Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3.

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers (25 soorten, selectie; * = relatief goed bestand tegen verdroging)			
<i>Alnicola salicis</i>	VA	KW	Wilgenzompzwam
<i>Alnicola spadicea</i>	VZ	BE	Bruinrode zompzwam
<i>Cortinarius cinnamomeoluteus</i>	MA	TNB	Gele wilgengordijnzwam
<i>Cortinarius uliginosus</i>	A	TNB	Kopperrode gordijnzwam
<i>Entoloma bisporigerum</i> *	MA	KW	Tweesporige satijnzwam*
<i>Entoloma politum</i>	VA	KW	Nitreuze elzensatijnzwam
<i>Entoloma rhodopolium</i> *	A	KW	Stinksatijnzwam*
<i>Hebeloma pusillum</i> *	VA	TNB	Wilgenvaalhoed*
<i>Inocybe acuta</i>	VZ	TNB	Spitse moerasvezelkop
<i>Inocybe salicis</i>	MA	TNB	Wilgenvezelkop
<i>Inocybe squarrosa</i>	VZ	BE	Dwergvezelkop
<i>Lactarius aspideus</i> *	VZ	KW	Violetvlekkende moerasmelkzwam*
<i>Lactarius lacunarum</i>	VA	TNB	Greppelmelkzwam
<i>Peziza limnaea</i> *	VA	KW	Bruine modderbekerzwam*
<i>Russula laccata</i> *	MA	TNB	Geurige wilgenrussula*
<i>Russula subrubens</i>	VA	TNB	Wilgenrussula
Strooiselafbrekers (6 soorten, selectie; met * mogelijk mycorrhizavormers)			
<i>Galerina lacustris</i>	MA	KW	Wilgenmosklokje
<i>Galerina salicicola</i>	ZZ	TNB	Broekbosmosklokje
Houtafbrekers (21 soorten, selectie)			
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	ZA	TNB	Roodporiehoutzwam
<i>Diatrype bullata</i>	VA	TNB	Wilgenschorsschijfje
<i>Hohenbuehelia fluxilis</i>	MA	TNB	Harige harpoenzwam
<i>Hypocreopsis lichenoides</i>	Z	GE	Rozetkussentjeszwam
<i>Nidularia deformis</i>	MA	BE	Eierzakje
<i>Phaeomarasmium erinaceus</i>	VZ	BE	Egelzwammetje
<i>Phlebia subochracea</i>	VZ	TNB	Roodgele aderzwam
<i>Pseudochaete tabacina</i>	VA	TNB	Tabaksborstelzwam



Figuur 14.5: De Geurige wilgenrussula (Russula laccata) is een van de vele specifieke mycorrhizapartners van wilgen. Deze soort verschijnt al bij opslag van een paar jaar oud op voedselarme, ontgronde terreinen (foto E. Arnolds).

Voorbeeldgebieden

De Wieden, De Weerribben, duinvalleien op Schiermonnikoog, vennen nabij Havelte, Eexterveld, Twickel

Knelpunten en maatregelen

Wilgenbroekstruwelen krijgen in het algemeen niet veel aandacht binnen het natuurbesluit, mede omdat ze weinig specifieke planten bevatten.

Wilgenstruwelen hebben in goed ontwikkelde vorm echter belangrijke natuurwaarden, waaronder grote mycologische kwaliteiten. Daarnaast draagt het vochtige microklimaat bijvoorbeeld ook bij aan een grote rijkdom aan epifytische mossen en lichenen (Bijlsma et al. 2009). Door de dichte structuur en moeilijke toegankelijkheid fungeren zij bovendien als natuurlijke rustgebieden voor wild en in moerasgebieden vormen de lage, bolle contouren van wilgenstruwelen een kenmerkend element in het landschap.

De belangrijke punten van waterhuishouding, oppervlakte en langdurige ontwikkeling werden onder de mycologische waarden reeds aangestipt. Voor de ontwikkeling van mycologisch waardevolle wilgenstruwelen is geen actief bosbeheer nodig. Bij ongestoorde ontwikkeling vormen zij haast ondoordringbare, jungle-achtige bosschages en op den duur zullen ze overgaan in Elzenbroekbos of Berkenbroekbos. Het heeft vanuit mycologisch oogpunt weinig zin om deze ontwikkeling tegen te gaan door het selectief kappen van bomen. De storende invloed daarvan weegt niet op tegen de eventuele verlenging van de levensduur van een struweel. Bij een gevarieerd beheer van grote natte natuurlijke eenheden als laagveenmoerassen en beekdalen is het mogelijk dat van tijd tot tijd lokaal nieuwe wilgenstruwelen ontstaan.

14.2.2 Gagelstruweel

Karakteristiek

Gagelstruwelen zijn tot twee meter hoge vlakdekkende of lintvormige struwelen, gedomineerd door Wilde gagel (*Myrica gale*). Vaak komt deze struik gemengd voor met Geoorde wilg (*Salix aurita*) of Grauwe wilg (*S.*

cinerea) en staan er verspreide berken in de vegetatie. Gagelstruwelen vormen geen eigen vegetatietype omdat de floristische samenstelling zeer heterogeen is, afhankelijk van de standplaats (Masselink 1975). In 'De vegetatie van Nederland' worden vier rompgemeenschappen onderscheiden, variërend van open struwelen onder invloed van regenwater binnen de klasse der hoogveenbulten tot gesloten struwelen onder invloed van grondwater binnen de Klasse der wilgenbroekstruwelen in laagvenen (Schaminée et al. 1995; Stortelder et al. 1999). Ondanks deze heterogeniteit worden de genoemde typen hier als eenheid behandeld omdat de mycoflora belangrijke overeenkomsten vertoont (zie hieronder). Gagelstruwelen zijn in Nederland vrij schaars en lokaal aanwezig in laagveengebieden, aan de randen van hoogvenen en venoevers, op de flanken van beekdalen en in duinvalleien op de Waddeneilanden. Het beheer bestaat in het algemeen uit niets doen. Lokaal worden struwelen soms gemaaid om uitbreiding in vochtige heide of schraalland te voorkomen.

Mycoflora

Biodiversiteit en Functionele diversiteit

Er zijn slechts vijf soorten paddenstoelen kenmerkend voor gagelstruwelen (Arnolds & Van den Berg 2013), veel minder dan van de andere typen moerasbos. Het betreft bovendien uitsluitend kleine Ascomyceten, specifiek voor dode takken en afgevallen katjes van Gagel, die alleen bij gericht onderzoek gevonden kunnen worden (tabel 14.3). Een essentieel verschil met andere bomen en struiken in moerasbossen is dat Gagel geen ectomycorrhiza vormt en dat deze functionele groep in zuivere gagelstruwelen geheel ontbreekt. Daardoor wijkt de mycoflora sterk af van alle andere moerasbossen. Evenals bij elzen zijn de wortels van Gagel voorzien van wortelknolletjes waarin stikstof bindende bacteriën van het genus *Frankia* leven (Huguet et al. 2001). Daardoor kan de struik ook in een voedselarme omgeving voldoende stikstof verwerven. Door stikstofbinding uit de lucht maakt Gagel zijn omgeving geleidelijk voedselrijker (Weeda et al. 1985). Gagel produceert langzaam verterend bladstrooisel dat een losse strooisellaag van enkele centimeters kan vormen bovenop de ondergrond van onveraard of licht veraard veen. Bij de decompositie van strooisel zijn vooral een paar wijd verbreide plaatjeszwammen betrokken, het meest *Mycena's* en Trechterzwammen, die ook heidestrooisel en boombladeren in andere zure, voedselarme milieus afbreken. Specifieke soorten voor gagelstrooisel zijn niet bekend. De verhoudingsgewijs soortenarme mycoflora wordt ook veroorzaakt door het ontbreken van groot dood hout. Gageltakken worden maar een paar centimeter dik en verteren in de natte, voedselarme omstandigheden relatief traag. De vier specifieke Ascomyceten voor gageltakken nemen slechts een beperkt deel van de afbraak voor hun rekening, maar ook Korstzwammen en Buisjeszwammen zijn op dit substraat schaars (Keizer & Arnolds 1990). Voor zo ver bekend komen de kenmerkende soorten uitsluitend voor in oudere struwelen van enige omvang, niet in lintvormige gagelvegetaties of bij geïsoleerde struiken.

Vanwege de geringe diversiteit en het kleine aantal kenmerkende soorten blijven de vaak moeilijk toegankelijke gagelstruwelen tijdens paddenstoelenexcursies meestal links liggen. In de jaren tachtig zijn in Drenthe evenwel zes proefvlakken gedurende vijf jaar grondig geïnventariseerd, zodat er toch een redelijk goed beeld is van de mycoflora in de gagelstruwelen in de randzone van hoogvenen en in beekdalen (Arnolds, n.p.; tabel 14.1). Die is met een gemiddeld aantal van 46 soorten per proefvlak arm in vergelijking met wilgenstruwelen. Hierbij overheersen saprotrofe soorten op hout (37%), strooisel (22%) en kruidachtige

plantendelen (16%). Natte gagelstruwelen zijn daarnaast rijk aan mosbegeleidende paddenstoelen (gemiddeld 16% van het aantal soorten, maar soms tot 40%), vooral dankzij het voorkomen van veel veenmossen, en kunnen daardoor van belang zijn voor hoogveenpaddenstoelen. In de proefvlakken behoort gemiddeld slechts 1% van de soorten tot de mycorrhizapaddenstoelen en die groeien altijd nabij verspreide berken of wilgen. Over de mycoflora van gagelstruwelen in laagveengebieden en in duinvalleien op de Waddeneilanden is veel minder bekend.

Betekenis van de mycoflora

De kenmerkende paddenstoeltjes voor Gagel zijn in Nederland van weinig groeiplaatsen opgegeven, maar hun werkelijke verspreiding is onvoldoende bekend. Daardoor kon hun status niet beoordeeld worden voor de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Ook internationaal staan deze soorten als zeldzaam bekend. Aangezien gagelstruwelen een beperkt verspreidingsgebied hebben in Noordwest-Europa, slechts lokaal voorkomen en overal achteruit gaan, moeten de Nederlandse struwelen als internationaal belangrijk worden aangemerkt, ook wegens hun unieke, zij het soortenarme mycoflora.

Tabel 14.3: Kenmerkende paddenstoelen voor gagelstruwelen (5 soorten)

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Houtafbrekers (4 soorten, selectie)			
<i>Hyalopeziza corticicola</i>	UZ	NB	Gagelpiekhaarkelkje
<i>Incrucipilum sulphurellum</i>	VZ	OG	Gagelfranjekelkje
<i>Rutstroemia myricae</i>	VN	OG	Gagelstromakelkje
Saprootroof op afgevalen katjes (1 soort)			
<i>Ciboria acerina</i>	Z	OG	Gagelmummiekelkje

Voorbeeldgebieden

Bongeveen bij Donderen, Oelmerveen en Stroetma bij Elp, duinvalleien op Terschelling.

Knelpunten en maatregelen

Voor het behoud van gagelstruwelen en hun karakteristieke mycoflora is op de eerste plaats een goede hydrologische situatie met voldoende hoge grondwaterstanden van belang. Verder beheer is in principe niet nodig. Om bosvorming tegen te gaan kunnen eventueel andere bomen en struiken periodiek handmatig worden verwijderd. Maaien van gagelstruwelen is uit mycologisch oogpunt ongewenst. De specifieke fungi zijn afhankelijk van dichte, volgroeide struwelen met van nature afstervende, dikke takken. Ook andere paddenstoelen profiteren van het beschutte en vochtige microklimaat onder een gesloten struiklaag.

14.2.3 Elzenbroekbos

Karakteristiek

Elzenbroekbossen worden in ons land gedomineerd door de Zwarte els (*Alnus glutinosa*). De Witte els (*A. incana*) is oorspronkelijk niet inheems en meestal aangeplant als stikstofbemester in jonge bossen op voedselarme zandgrond. Hij is van daaruit hier en daar min of meer ingeburgerd. Deze boom blijft hier verder buiten beschouwing. In Elzenbroekbossen komen in de boomlaag verder vaak Zachte berk (*Betula pubescens*) en Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*) voor; in de struiklaag Grauwe wilg (*Salix cinerea*). Deze bossen groeien op permanent natte, matig voedselrijke tot voedselrijke bodems met een grondwaterstand die in de winter gewoonlijk tot in het maaiveld staat of

iets erboven en in de zomer tot maximaal 0,6 meter eronder. Ze staan in contact met basenhoudend grondwater, oppervlaktewater of kwelwater.

Vegetatiekundig behoren deze bossen tot een eigen Klasse der elzenbroekbossen (*Alnetea glutinosae*), met in ons land één verbond (*Alnion glutinosae*) met twee associaties: het Moerasvaren-Elzenbroek (*Thelypterido-Alnetum*) en het Elzenzegge-elzenbroek (*Carici elongatae-Alnetum*) (Stortelder et al. 1999). De eerste associatie wordt gekenmerkt door het veelvuldig voorkomen van Moerasvaren (*Thelypteris palustris*), Riet (*Phragmites australis*), Plumzegge (*Carex paniculata*) en Oeverzegge (*C. acutiformis*) en komt voornamelijk voor op met grondwater verzadigde veengronden in laagveenmoerassen. Moerasvaren-elzenbroek kan daar het eindstadium vormen in de successie of bij verdere bodemophoging overgaan in het Zompzegge-berkenbroek (zie hierna). Het Elzenzegge-elzenbroek wordt onder meer gekenmerkt door de kensoorten Elzenzegge (*Carex elongata*) en Zwarte bes (*Ribes nigrum*). Deze associatie komt voornamelijk voor op het pleistoceen, in beekdalen en in de oeverzone van verlande voedselrijke plassen, zowel op minerale als venige gronden; zelden ook in het rivierengebied. Het Elzenzegge-elzenbroek vormt vaak het eindstadium van de successie. Zonder menselijke invloed zou een groot deel van ons land met dit vegetatietype zijn begroeid, maar de meeste standplaatsen zijn in cultuur gebracht. Vaak resteren slechts kleine fragmenten die zeer gevoelig zijn voor veranderingen in de omgeving.

In de meeste Elzenbroekbossen wordt tegenwoordig geen beheer uitgevoerd. Traditioneel werd in een deel van de Elzenbroekbossen hakhoutbeheer uitgeoefend, met name in beekdalen (zie § 17.1). De aldus ontstane elzenstoven zijn in dergelijke percelen vaak nog te herkennen. Deze beheersvorm is niet meer rendabel maar wordt lokaal wel als vorm van natuurbeheer toegepast, met name om open plekken te creëren voor planten en insecten.



Figuur 14.6: De Elzenweerschijnzwam (*Mensularia radiata*) is de belangrijkste paddenstoel die betrokken is bij het afsterven en de decompositie van kwijnende en oude elzenstammen in broekbossen (foto J.H. Petersen).

Mycoflora

Biodiversiteit en Functionele diversiteit

Niet minder dan 104 soorten paddenstoelen worden als kenmerkend beschouwd voor Elzenbroekbossen: 48 grotere en kleinere Ascomyceten

(46%), 38 plaatjeszwammen (37%), 14 Korstzwammen en Trilzwammen (13%), twee Buisjeszwammen (2%) en twee Knotszwammen (2%) (tabel 14.4). Dit aantal ligt iets hoger dan in wilgenstruwelen en veel hoger dan in Berkenbroekbossen. Dat laatste verschil wordt mede veroorzaakt doordat veel paddenstoelen in hoge mate specifiek zijn voor het geslacht Els (*Alnus*), terwijl berken veel soorten gemeen hebben met andere loofbomen als eiken en beuken. Bovendien is de grote meerderheid van elzenbegeleiders tevens karakteristiek voor Elzenbroekbossen; slechts een klein aantal voor elzen-vogelkersbossen (zie § 14.1, 14.3). Veel berkenbegeleiders hebben hun optimum in drogere berken-eikenbossen. De variatie in structuur en plantensoorten is in Elzenbroekbossen echter ook beduidend groter.

Bij de functionele groepen overheersen in Elzenbroekbossen onder de karakteristieke paddenstoelen die van houtafbrekers met 46 soorten (44%). Een belangrijke houtzwam is de Elzenweerschijnzwam (*Mensularia radiata*; figuur 14.6) die als zwakteparasiet veel kwijnende elzenstammen aantast en daarop lange tijd saprotroof door kan groeien. Niet zelden komt als secundaire houtafbreker op dezelfde stammen het Geelgerand elfenbankje (*Antrodiella serpula*) voor, uitsluitend op hout dat reeds door de Elzenweerschijnzwam is voorbereid. Op elzenstoven zijn de lichtgele toefen van de Elzenbundelzwam (*Flammula alnicola*) een opvallende verschijning en is de Violette satijnzwam (*Entoloma euchroum*) een fraaie zeldzaamheid. Op verse elzentakken, vaak nog hangend in de struiklaag, is de Pijpknotszwam (*Macrotyphula fistulosa*) regelmatig te vinden. Alle genoemde soorten worden overigens in mindere mate ook aangetroffen op berkenhout in natte en vochtige bossen maar zelden op nog andere boomsoorten (Keizer & Arnolds 1990). Naast soorten op elzenhout vinden we in elzenbossen vaak paddenstoelen op dode resten van Grauwe wilg (*Salix cinerea*), die veelal in een vorig successiestadium dominant was. Verderend wilgenhout kan nog vele jaren aanwezig zijn nadat de laatste levende struiken in de schaduw van de elzen zijn afgestorven. Naast de kenmerkende houtpaddenstoelen van Elzenbroekbos vinden ook veel houtbewoners met een bredere amplitudo hier een goed biotoop dankzij de vaak grote hoeveelheden dood hout in diverse afmetingen en het permanent vochtige microklimaat.

Ectomycorrhizapaddenstoelen zijn met 28 kenmerkende soorten (27%) ook goed vertegenwoordigd. Van alle Nederlandse bomen heeft de Zwarte els verreweg het hoogste aandeel aan specifieke mycorrhizasymbionten. Dominant zijn enkele zompzwammen, zoals de Bleke elzenzompzwam (*Alnicola escharoides*) en de Donkere elzenzompzwam (*Alnicola scolecina*) die in Elzenbroekbossen vaak zeer talrijk zijn. Generalistische symbionten komen in elzenbossen nauwelijks voor, maar wel vaak enkele soorten die geassocieerd zijn met wilgen en berken, indien deze bomen aanwezig zijn. De Zwarte els kent een ingewikkeld wortelleven. Naast ectomycorrhiza's kent deze boom ook VA mycorrhiza's (zonder bovengrondse vruchtlichamen) en in opvallende samengestelde wortelknollen leven stikstof bindende *Frankia* bacteriën (Huguet et al. 2001). Over de onderlinge interacties van deze drie functionele groepen is nog onvoldoende bekend. Door stikstofbinding uit de lucht 'bemest' de els zijn eigen omgeving en worden elzenbossen geleidelijk voedselrijker.

Veel paddenstoelen zijn beperkt tot bepaalde delen van de Zwarte els. Voorbeelden van dergelijke specialisaties zijn eerder vermeld in tabel 2.4.1. Op elzenbladeren, -katjes en proppen leven 16 kenmerkende, maar vaak weinig opvallende ascomyceetjes (15%), waarvan drie bladparasieten en 13 saprotrofe soorten. Het meest bekend zijn drie soorten die in het voorjaar fructificeren: het Elzenkatjesmummiekelkje (*Ciboria amentacea*) op afgevallen

mannelijke katjes, het Elzenzaadmummiekelkje (*Ciboria lentiformis*) op elzenzaden en het Elzenstromakelkje (*Rutstroemia conformata*) op stelen en nerven van overjarige bladeren. Tien, in het algemeen zeer zeldzame, soorten (10%) worden als kenmerkende strooisel- en humusafbrekers in elzenbossen beschouwd en één soort, het Glad mosoortje (*Rimbachia arachnoidea*) groeit parasitair op Gewoon sterrenmos (*Mnium hornum*) in natte bossen.

Op het niveau van opstanden zijn Elzenbroekbossen van alle typen moerasbos het rijkst aan soorten. In de jaren tachtig zijn in Drenthe zes proefvlakken van het Elzenzegge-elzenbroek gedurende vijf jaar mycosociologisch onderzocht, inclusief de weinig opvallende Korstzwammen en kleine Ascomyceten (Arnolds, n.p.). Gemiddeld werden 122 soorten paddenstoelen waargenomen per proefvlak van 1000 m², soms met meer dan 2000 vruchtlichamen per bezoek (tabel 14.1). Het aandeel van houtpaddenstoelen is met gemiddeld 71 soorten (58%) opmerkelijk hoog. Daarna volgen mycorrhizapaddenstoelen (13%), humus- en strooiselverteerders (12%) en soorten op kruidachtige plantendelen (7%). Er is geen vergelijkbaar onderzoek verricht in proefvlakken in het Moerasvaren-Elzenbroek. Wel zijn in dezelfde studie drie proefvlakken gevolgd in aangeplante elzenbossen op voormalige, vochtige en voedselrijke landbouwgrond in Drenthe (Arnolds, n.p.). De hydrologie aldaar was met grondwaterstanden tussen 0,3 en 1,0 meter beneden maaiveld niet te vergelijken met die van natuurlijke Elzenbroekbossen. Het totaal aantal soorten was met een gemiddelde van 97 per proefvlak slechts weinig (20%) lager dan bij Elzenbroekbossen, maar het aantal mycorrhizapaddenstoelen bedroeg met gemiddeld 5 soorten nog geen derde deel van dat in Elzenbroekbossen. Bovendien betrof dit ten dele soorten met eiken; slechts 1-2 specifieke soorten per proefvlak van els. Het gemiddelde aantal houtpaddenstoelen was met 54 soorten in deze droge bossen 25% lager, maar het gemiddelde aantal soorten op kruidachtige plantendelen was met 16 bijna twee keer zo hoog als in broekbossen dankzij de veel hogere bedekking van Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en andere ruigtekruiden. Uit deze gegevens blijkt dat vooral de mycorrhizasymbionten van de Zwarte els een maatstaf vormen voor de ongestoordheid van Elzenbroekbossen en uitstekende indicatororganismen zijn voor de natuurwaarden.

Betekenis van de mycoflora

Alleen al door het grote aantal kenmerkende paddenstoelen zijn Elzenbroekbossen mycologisch zeer belangrijk. Daarnaast staan van deze soorten er 39 op de Rode Lijst, waarvan zeven als verdwenen en zes als ernstig bedreigd (Arnolds & Veerkamp 2008). Van de 104 kenmerkende soorten zijn er 42 wegens te geringe kennis over hun verspreiding niet voor de Rode Lijst beoordeeld. Van de 62 wel beoordeelde soorten staat dus 63% op de Rode Lijst. De belangrijkste negatieve factoren voor de mycoflora in elzenbossen zijn verstoring van de hydrologie en eutrofiëring vanuit de omgeving (zie knelpunten en maatregelen).

Volgens de huidige gegevens zijn de Elzenzegge-Elzenbroekbossen in de beekdalen op het pleistoceen van grotere mycologische betekenis dan de Moerasvaren-Elzenbroekbossen in laagveengebieden, maar de laatste zijn ook minder goed onderzocht. Het eerstgenoemde type is in ieder geval wel het meest kwetsbaar voor verstoring van kwelstromen, verdroging en vermesting.

In verdroogde elzenbossen met een ondergroei waarin Hennegras (*Calamagrostis canescens*), stekelvarens (*Dryopteris spec.*), bramen (*Rubus fruticosus*) en Framboos (*Rubus idaeus*) domineren is de mycoflora sterk verarmd. Hetzelfde geldt voor vermeste elzenbossen met soorten als Grote

brandnetel (*Urtica dioica*), Kleefkruid (*Galium aparine*) en Hondsdraf (*Glechoma hederacea*). In beide gevallen is vooral het aantal ectomycorrhizavormers gereduceerd tot de meest algemene soorten (tabel 14.4). Houtbewonende paddenstoelen kunnen zich wat beter handhaven.

Ook in aangeplante elzenbossen op relatief droge grond, bijvoorbeeld voormalige landbouwgrond en veraard veen, is de mycoflora fragmentarisch ontwikkeld en weinig waardevol. Behalve te lage grondwaterstanden speelt hier ook een te hoog stikstofgehalte een negatieve rol, die nog versterkt wordt door het stikstofbindend vermogen van de wortelknollen van de els zelf. In dergelijke bossen is vaak Grote brandnetel sterk overheersend.

Tabel 14.4: Kenmerkende paddenstoelen voor Elzenbroekbossen (104 soorten, selectie)

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers (28 soorten, selectie; * = relatief goed bestand tegen verdroging)			
<i>Alnicola celluloderma</i>	MA	BE	Rossige elzenzompzwam
<i>Alnicola escharoides</i> *	ZA	TNB	Bleke elzenzompzwam*
<i>Alnicola scolecina</i>	A	TNB	Donkere elzenzompzwam
<i>Alnicola striatula</i>	MA	TNB	Gestreepte zompzwam
<i>Alnicola subconspersa</i> *	VA	KW	Fijnschubbige elzenzompzwam*
<i>Cortinarius alnetorum</i> *	VA	TNB	Gegordelde elzengordijnzwam*
<i>Cortinarius bibulus</i>	MA	KW	Kleine elzengordijnzwam
<i>Cortinarius helvelloides</i>	MA	TNB	Geelvlokkige gordijnzwam
<i>Cortinarius lilacinopusillus</i>	VZ	TNB	Kleinste elzengordijnzwam
<i>Entoloma caccabus</i>	MA	KW	Ranzige elzensatijnzwam
<i>Inocybe calamistrata</i>	Z	EB	Groenvoetvezelkop
<i>Lactarius lilacinus</i>	MA	BE	Lila melkzwam
<i>Lactarius obscuratus</i> *	A	TNB	Groenige elzenmelkzwam*
<i>Lactarius omphaliformis</i>	VA	TNB	Rossige elzenmelkzwam
<i>Russula alnetorum</i>	MA	KW	Elzenrussula
Strooiselafbrekers (10 soorten, selectie)			
<i>Conocybe subpubescens</i>	MA	TNB	Moerasbreeksteeltje
<i>Entoloma scabrosum</i>	UZ	BE	Grofschubbig staalsteeltje
<i>Psathyrella noli-tangere</i>	MA	KW	Oeverfranjehoed
Parasitair of saprotroof op bladeren, bloemen en vruchten van els (17 soorten, selectie)			
<i>Ciboria amentacea</i>	A	TNB	Elzenkatjesmummiekelkje
<i>Ciboria viridifusca</i>	MA	OG	Elzenpropmummiekelkje
<i>Rutstroemia conformata</i>	MA	BE	Elzenstromakelkje
<i>Taphrina alni</i>	VA	NB	Elzenvlag
Houtafbrekers (46 soorten, selectie)			
<i>Antrodiella serpula</i>	VA	TNB	Geelgerand elfenbankje
<i>Cudoniella clavus</i>	VA	TNB	Waterknoopje
<i>Entoloma euchroum</i>	MA	BE	Violette satijnzwam
<i>Flammula alnicola</i>	A	TNB	Elzenbundelzwam
<i>Galerina heimansii</i>	Z	EB	Elzenmosklokje
<i>Macrotyphula fistulosa</i>	ZA	TNB	Pijpknotszwam
<i>Mensularia radiata</i>	ZA	TNB	Elzenweerschijnzwam
<i>Ombrophila violacea</i>	Z	BE	Violet elzenknoopje
<i>Scutellinia scutellata</i>	ZA	TNB	Gewone wimperzwam



Figuur 14.7: De Fijnschubbige elzenzompzwam (Alnicola subconspersa) is een van de exclusieve mycorrhizasymbionten van elzen. Deze soort groeit niet alleen in natte Elzenbroekbossen maar soms ook langs elzensingels en in licht verdroogde terreinen (foto E. Arnolds).

Voorbeeldgebieden

De Wieden, Weerribben, Naardermeer, gebied van de Drentsche Aa, elzenbossen rond Weerselo en Saasveld, De Holmers bij Elp (spontane ontwikkeling van elzenbos), Agelerbroek bij Denekamp.

Knelpunten en maatregelen

Zoals bij de andere moerasbossen is de hydrologie in Elzenbroekbossen en hun omgeving het grootste knelpunt. Bij het Moerasvaren-Elzenbroek in laagveenmoerassen speelt verdroging doorgaans niet zo'n grote rol omdat hier meestal regionaal een hoge grondwaterstand wordt gehandhaafd en de kragge kan meebewegen met het grondwater. Te hoge stikstof- en fosfaat belasting van het oppervlaktewater kan wel leiden tot ongewenste effecten, zoals een toename van ruigtekruiden.

Voor behoud van Elzenzegge-elzenbroekbossen speelt de grondwaterstand een doorslag gevende rol, te meer daar veel broekbossen kleine relicten zijn in een ontwaterde, agrarische omgeving. Met name in Twente en Noord-Brabant liggen tal van bosjes die nog wel door Zwarte els worden gedomineerd maar waarin de meeste kenmerkende planten ontbreken en vervangen zijn door bramen, stekelvarens en Hennegras. Karakteristieke paddenstoelen zijn nog gevoeliger voor verdroging en ontbreken hier vrijwel volledig. Slechts enkele mycorrhizasymbionten van de els kunnen enige mate van verdroging verdragen (zie tabel 14.4) en komen daar als relicten in lage dichtheden voor. Ook de kwaliteit van het grondwater speelt een rol. Door het wegvallen van kwelstromen gaan elzenbossen verzuren en veranderen ze geleidelijk in vochtige berken-eikenbossen. Veel resterende elzenbosjes liggen in de laagste delen van het dekzandlandschap en zijn gevoelig voor toestromend stikstofrijk landbouwwater, met als gevolg een steeds breder wordende randzone met Gewone vlier (*Sambucus nigra*), Grote brandnetel (*Urtica dioica*) en andere ruigtekruiden. Dergelijke verruigde broekbosjes zijn ook mycologisch sterk verarmd, vooral wat betreft mycorrhizapartners van de els, en hebben een hoog aandeel aan triviale, stikstof minnende soorten.

Spontane opslag van Zwarte els kan zich in voedselrijke moerassen binnen enkele jaren ontwikkelen tot een snel groeiend Elzenbroekbos. Spontane,

jonge elzenbossen komen in laagveengebieden veel voor, maar ze zijn op het pleistoceen betrekkelijk zeldzaam. Het blijkt dat zich onder gunstige hydrologische condities al binnen een jaar of twintig veel karakteristieke mycorrhizapartners van els kunnen vestigen, onder meer in de Eekmaten bij Wijster in Drenthe (Arnolds, n.p.). Een gevarieerde flora van houtzwammen volgt na een jaar of vijftig; voor een inheems loofbos opmerkelijk snel.

De mycoflora van Elzenbroekbossen is gebaat bij een ongestoorde ontwikkeling zonder menselijk ingrijpen. Dan kan zich een optimale variatie in structuur vormen met een afwisselende leeftijdsopbouw van de boomlaag en voldoende afstervende en dode bomen. Bij een beheer van niets doen kan zich reeds na ongeveer vijftig jaar een oerwoudachtig bos ontwikkelen met een groot aandeel aan dood hout, onder andere doordat de bomen op de slappe grond gemakkelijk omwaaien of deels in de kragge wegzakken. Hakhoutbeheer verstoort deze ontwikkeling en leidt onder de huidige omstandigheden met een overmaat aan stikstof en vaak een tendens tot verdroging meestal tot ongewenste neveneffecten, zoals een verruiging van de ondergroei. Op den duur ontstaan in onbeheerde Elzenbroekbossen vanzelf open gaten van beperkte omvang doordat de bomen op moerassige bodems gevoelig zijn voor windworp. Bij dit natuurlijke proces ontstaat meer structuurvariatie door liggende, hangende en staande boomlijken, droge eilandjes op wortelkluiten, met water gevulde wortelkuilen en natuurlijke verjonging. Ook ten behoeve van mossen en korstmossen wordt een dergelijk beheer van niets doen gepropageerd (Bijlsma et al. 2009).

Het is het overwegen waard om in de benedenloop van beekdalen ruimte te bieden aan de ontwikkeling van grotere oppervlakten aaneengesloten Elzenbroekbos (minimaal 100 ha). Daarbij is wel een voorwaarde dat de hydrologische condities in orde zijn met een voldoende hoge grondwaterstand en invloed van basenrijke kwel, en dat de bodem niet te rijk is aan nutriënten. Kansrijk voor dergelijke ontwikkelingen zijn bijvoorbeeld natuurontwikkelingsprojecten langs de Hunze en het Peizerdiep in Drenthe. Zoals hierboven al is aangegeven dient aangeplant elzenbos op verdroogd veen of vroegere bemeste landbouwgronden alleen een landschappelijk doel. Van mycologische en andere natuurwaarden is weinig te verwachten.

14.2.4 Berkenbroekbos

Karakteristiek

Berkenbroekbossen hebben een open, laag blijvende boomlaag die gedomineerd wordt door Zachte berk en een goed ontwikkelde moslaag waarin veenmossen de boventoon voeren. Vegetatiekundig vormen ze een eigen klasse der Berkenbroekbossen (*Vaccinio-Betuletea pubescentis*), waarin binnen Nederland één verbond voorkomt (*Betulion pubescentis*) met twee associaties, het Dophei-berkenbroek (*Erico-Betuletum pubescentis*) in hoogveengebieden en langs heidevennen, en het Zompzegge-berkenbroek (*Carici curtae-Betuletum*) op regenwater-gevoede bodems in het laagveengebied. Beide behoren tot het prioritaire habitattypen 'hoogveenbossen'.

In het Dophei-berkenbroek wordt de Zachte berk in boom- en struiklaag vaak vergezeld van een enkele Grove den (*Pinus sylvestris*), Geoorde wilg (*Salix aurita*) en Wilde gagel (*Myrica gale*). Overigens vertoont de vegetatie verder sterke overeenkomsten overeen met die van hoogveenbulten (zie hoofdstuk 6.3), met soorten als Eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*), Dophei (*Erica tetralix*) en Kleine veenbes (*Vaccinium oxycoccus*) in een goed

ontwikkelde moslaag van overwegend veenmossen. Dit vegetatietype komt zeldzaam voor op het pleistoceen in de randzone van hoogvenen en de oeverzone van verlande vennen.

Op verdroogd en gedeeltelijk afgegraven hoogveen ontwikkelt zich vaak een zeer soortenarme vorm van berkenbos met een ondergroei van voornamelijk Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*), soms ook Adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), terwijl veenmossen vrijwel of geheel ontbreken. Dit bostype is beschreven als rompgemeenschap van Pijpenstrootje binnen het Verbond van berkenbroekbossen (Stortelder et al. 1999). Het is veel wijder verbreid dan het natte Dophei-berkenbroek en bedekt bijvoorbeeld in Zuidoost-Drenthe aanzienlijke oppervlaktes van onvergraven hoogveenrestanten te midden van laag gelegen cultuurland.

In het Zompzegge-berkenbroek wordt de Zachte berk vaak vergezeld van een enkele Zwarte els (*Alnus glutinosa*) en Grauwe wilg (*Salix cinerea*). In de ondergroei groeien soorten van matig voedselrijke moerassen als Riet (*Phragmites australis*), Hennegras (*Calamagrostis canescens*) en Zompzegge (*Carex curta*). Dit vegetatietype komt voor op even natte, maar wat minder zure en voedselarme veengronden dan het Dophei-berkenbroek, vaak op plaatsen waar een dunne zure regenwaterlens ontstaan is boven basenhoudend grondwater. Het kan ontstaan bij voortschrijdende successie uit Elzenbroekbossen en wilgenstruwelen, vooral in laagveenmoerassen, plaatselijk ook in beekdalen en langs vennen op het pleistoceen.

Ook van het Zompzegge-berkenbroek komt een door verdroging gedegenererde vorm voor, de rompgemeenschap van Braam (*Rubus fruticosus*) binnen het Verbond van berkenbroekbossen (Stortelder et al. 1999). Daarnaast kan de oorspronkelijk geïmporteerde Appelbes (*Aronia x prunifolia*) tot dominantie komen waarbij op den duur vrijwel alle andere planten verdwijnen en zich een dikke, onverteerde laag strooisel ophoopt (Rompgemeenschap van Appelbes binnen het Verbond van berkenbroekbossen). Beheer wordt in oudere Berkenbroekbossen meestal niet uitgevoerd. Vaak wordt vestiging en uitbreiding in open moerasgebieden tegengegaan door middel van het verwijderen en maaien van berkenopslag.

Mycoflora

Biodiversiteit en Functionele diversiteit

Negentien soorten paddenstoelen worden als kenmerkend beschouwd voor Berkenbroekbossen (Arnolds & Van den Berg 2013), waarvan 16 plaatjeszwammen, één boleet en twee kleine Ascomyceten (tabel 14-5). Dit aantal ligt veel lager dan bij de Wilgenbroekstruwelen en Elzenbroekbossen. Dat houdt verband met de armoede aan soorten en structuurvariatie binnen Berkenbroekbossen, maar is voor een deel ook te wijten aan het feit dat het overgrote deel van de wilgen- en elzenbegeleiders tevens karakteristiek is voor de daardoor gedomineerde moerasbossen terwijl veel specifieke berkenbegeleiders tevens voorkomen in berken-eikenbossen en door de veel grotere verbreiding van dat habitatype in de Standaardlijst van paddenstoelen (Arnolds & Van den Berg 2013) aan dat vegetatietype zijn toegekend. Voorbeelden zijn bij de mycorrhizapaddenstoelen de Kleine berkenrussula (*Russula nitida*) en Rimpelende melkzwam (*Lactarius tabidus*); bij de houtpaddenstoelen de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*). Deze soorten zijn in Berkenbroekbossen talrijk maar komen ook in (vochtige) eiken-berkenbossen zeer regelmatig voor.

Bij de kenmerkende soorten overheersen de mycorrhizasymbionten van de berk met 14 soorten (78%). Het is onbekend in hoeverre er bij symbionten een specifieke voorkeur bestaat voor Zachte berk (*Betula pubescens*) of Ruwe berk (*Betula pendula*) omdat de berkensoort in het veld niet systematisch in het veld wordt genoteerd, ook niet in andere Europese landen. Verder worden drie saprotrofe Satijnzwammen op strooisel en twee op hout als karakteristiek voor Berkenbroekbossen beschouwd. Op het niveau van opstanden zijn zeven Drentse Berkenbroekbossen in de jaren tachtig mycosociologisch onderzocht (Jalink & Nauta 1984). Het gemiddelde aantal soorten is het laagste van alle typen moerasbos en zelfs kleiner dan in gagelstruwelen (tabel 14.1). Dit is echter niet geheel reëel omdat in voornoemde studie de Korstzwammen en kleinere Ascomyceten niet werden geïnventariseerd en in de andere vegetatietypen wel. Het aantal mycorrhizavormers (gemiddeld 7) is onderling wel goed vergelijkbaar en is duidelijk kleiner dan in Wilgenbroekstruwelen en Elzenbroekbossen. Het aantal mosbewonende paddenstoelen (gemiddeld 6) is hoog en vergelijkbaar met dat in gagelstruwelen dankzij de goed ontwikkelde veenmostapijten in beide typen. De variatie aan houtpaddenstoelen is opmerkelijk gering (gemiddeld 7 soorten), ook als de beperking van de bestudeerde groepen fungi in aanmerking wordt genomen. Dit hangt samen met de jonge boomlaag in de onderzochte proefvlakken en het ontbreken van dode stammen en ander grof hout. Oudere Berkenbroekbossen zullen zeker een rijkere mycoflora op hout bezitten, al zal de variatie achterblijven bij wilgenstruwelen en elzenbossen.

Betekenis van de mycoflora

Van de 19 kenmerkende soorten van Berkenbroekbossen staan er 13 (68%) op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Hieronder zijn enkele zeer opvallende soorten, zoals de ernstig bedreigde Armbandgordijnzwam (*Cortinarius armillatus*; figuur 3.1), de bedreigde Bruinschubbige gordijnzwam (*C. pholideus*) en Blauwe satijnzwam (*Entoloma nitidum*) en de kwetsbare Witte berkenboleet (*Leccinum niveum*; figuur 14.8). Deze laatste soort is als kenmerkende soort voor het prioritaire habitatype van hoogveenbossen geselecteerd. Hun mycologische betekenis ontlenen Berkenbroekbossen niet alleen aan de kenmerkende soorten, maar ook aan het optreden van bijzondere berkenbegeleiders met een wijdere amplitudo, bijvoorbeeld de Forse melkzwam (*Lactarius trivialis*), en van een groot aantal soorten die karakteristiek zijn voor hoogveenen en vochtige heide (vergelijk hoofdstuk 6).

Mycologisch waardevolle Berkenbroekbossen zijn vooral bekend van de natte randzones van hoogveenen en vennen op het pleistoceen. Mogelijk zijn sommige Zompzegge-berkenbroekbossen in laagveengebieden even waardevol, maar over de mycoflora aldaar is veel minder bekend. Van de vier hierboven genoemde markante soorten is alleen de Witte berkenboleet op diverse plekken in laagveenmoerassen gevonden (Nederlandse Mycologische Vereniging 2013).

Verdroogde vormen, zowel op hoogveen als op laagveen, vertonen een sterk verarmde mycoflora waarin de meeste kenmerkende soorten ontbreken. Alleen de Gele berkenrussula (*Russula claroflava*) en in mindere mate de Berkenridderzwam (*Tricholoma fulvum*) worden geregeld in door Pijpenstrootje (*Molinia caerulea*) gedomineerde berkenbossen op verdroogd hoogveen aangetroffen. De mycoflora vertoont veel grotere overeenkomsten met die in vochtige berken-eikenbossen (subassociatie met Pijpenstrootje). Struwelen van Appelbes (*Aronia x prunifolia*) zijn bijzonder arm aan paddenstoelen en bevatten, voor zo ver bekend, geen karakteristieke soorten.

Tabel 14.5: Kenmerkende paddenstoelen voor Berkenbroekbossen (19 soorten, selectie). Toelichting kolom "N2000 soort": X= aangewezen als typische soort; V= voorstel.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers (14 soorten, selectie)				
<i>Cortinarius armillatus</i>	V	Z	EB	Armbandgordijnzwam
<i>Cortinarius pholideus</i>	V	VZ	BE	Bruinschubbige gordijnzwam
<i>Cortinarius raphanoides</i>		VZ	TNB	Groene berkengordijnzwam
<i>Lactarius vietus</i>	V	VA	KW	Roodgrijze melkzwam
<i>Leccinum niveum</i>	X	MA	KW	Witte berkenboleet
<i>Russula aquosa</i>	V	VZ	KW	Waterige russula
<i>Russula claroflava</i>		A	TNB	Gele berkenrussula
<i>Russula sphagnophila</i>		Z	BE	Veenmosrussula
<i>Tricholoma fulvum</i>		A	TNB	Berkenridderzwam
<i>Xerocomus ripariellus</i>	V	VZ	OG	Wijnrode boleet
Strooiselafbrekers (2 soorten; met * mogelijk mycorrhizavormer)				
<i>Entoloma favrei</i>		Z	KW	Moerassatijnzwam
<i>Entoloma nitidum*</i>	V	Z	BE	Blauwe satijnzwam*
<i>Entoloma queletii</i>	V	ZZ	GE	Roze moerasbossatijnzwam



Figuur 14.8: De Witte berkenboleet (*Leccinum niveum*) is een kenmerkende mycorrhizapartner van Zachte berk in Berkenbroekbossen en in het kader van Natura 2000 aangewezen als typische soort voor dat habitattype (Foto E. Arnolds).

Voorbeeldgebieden

Witterveld, Bargerveen, Vragenderveen, Korenburgerveen, Naardermeer.

Knelpunten en maatregelen

De mycoflora van Berkenbroekbossen is doorgaans gebaat bij een ongestoorde ontwikkeling zonder enig menselijk ingrijpen. Dan kan zich een optimale variatie in structuur vormen met een afwisselende leeftijdsopbouw van de boomlaag en voldoende afstervende en dode bomen. In laagveengebieden kan in Zompzegge-berkenbroek de bestrijding van de exotische Appelbes (*Aronia*) wenselijk zijn.

Het grootste knelpunt bij het behoud van dit vegetatietype en zijn kenmerkende mycoflora is het handhaven van een voldoende hoge grondwaterstand om een veenmosdeken in stand te houden. Bij een verstoorde waterhuishouding ontstaan verdroogde berkenbossen die in mycologisch opzicht weinig te bieden hebben.

Veel kleinere veentjes in zandgebieden hebben van nature de neiging om met berkenbos begroeid te raken, mede onder invloed van stikstofdepositie. In die gevallen moet een beheerder van plaats tot plaats een afweging maken in hoeverre hij in hoogvenen en langs venoevers de ontwikkeling van Berkenbroekbossen toelaat ten koste van open moerasvegetaties. In het algemeen is het tegengaan van deze successie alleen zinvol bij een beperkte berkenopslag die niet hoger is dan ongeveer twee meter. In andere gevallen levert de (plaatselijke) vorming van volwaardige Berkenbroekbossen veelal meer natuurwinst op. Het gaat hier om een zeldzaam vegetatietype met specifieke natuurwaarden, waaronder een reeks karakteristieke paddenstoelen, dat in Europees verband zelfs als prioritair wordt aangemerkt.

14.3 Haagbeuken- en essenbos (N14.03)

Karakteristiek

Het beheertype 'Haagbeuken- en essenbos' (N14.03) omvat bos op basenrijke klei- en leemgronden en/of gronden met periodiek hoge grondwaterstanden, maar buiten de invloed van overstroming van beken en rivieren. Onder de noemer Haagbeuken- en essenbos vallen uiteenlopende bossen en bij de bespreking van de mycoflora maken we onderscheid tussen (1) de aangeplante bossen op kleibodems in Flevoland, (2) Eiken-Haagbeukenbossen (*Quercus-Carpinetum*) op lemige zandgrond, voornamelijk in het oosten van Nederland, en (3) de hellingbossen op basenrijke hellingen in Zuid-Limburg (figuur 14.9). Deze hellingbossen kunnen voorkomen op verschillende typen ondergrond. De belangrijkste zijn diepe leembodems (vnl. lössleem), terrasmateriaal of kalksteen (mergel) met lössdek en verspoeld hellingmateriaal (colluvium) langs de onderranden van de hellingen. Het Eiken-Haagbeukenbos valt onder het Natura 2000-habitattype H9160 en de hier besproken essenbossen ten dele onder habitattype H91E0.

Gemeenschappelijk hebben deze bossen een matige tot beduidende basenrijkdom in de bodem, die steeds overwegend lemig - kleihoudend is. In Flevoland is de kalk afkomstig van miljoenen na 1932 (aanleg Afsluitdijk) gestorven Strandgaperschelpen die altijd nog in de voormalige zeebodem zitten. In Oost-Nederland is de kalk aanwezig in het moedermateriaal of is het via grondwaterstromen aangevoerd. In Zuid-Limburg vormen zowel de lössleem als de onderliggende mergel (indien aanwezig) de belangrijkste bron van basen. De aanwezigheid van basen (o.a. kalk) in de bodem heeft evenals bij de vaatplanten een grote invloed op de soortensamenstelling van de paddenstoelen. De bossen in oostelijk Nederland en Zuid-Limburg hebben een opvallend bloeiende voorjaarsflora. In Flevoland hebben de meeste van deze voorjaarssoorten de bossen nog niet gekoloniseerd.

Het bomenbestand is in de Flevopolders bepaald door wat is aangeplant (Populier, Es, Els, op klei en keileem ook Beuk en Eik, soms Haagbeuk. In de overige gebieden zijn ook veelvuldig bomen geplant en geoogst, maar is de soortensamenstelling toch wat meer een afspiegeling van het natuurlijke bomenbestand: Eik, Haagbeuk, Es, Zoete kers, Iep, Beuk, Esdoorn.

In ecologisch opzicht bestaat er een duidelijk contrast tussen bossen waar in de boomlaag Haagbeuk en andere mycorrhiza-vormende bomen (eik, beuk) domineren en bossen waar overwegend bomen met arbusculaire mycorrhiza

groeien (Es, Iep, Esdoorn; figuur 14.9). Dit contrast uit zich in verschillen in de paddenstoelenflora. In de eerste groep kunnen relatief veel mycorrhiza-vormende paddenstoelen aanwezig zijn, terwijl deze in de tweede groep grotendeels ontbreken (zie § 2.3.3). De verschillen in de soortensamenstelling van vaatplanten tussen beide bostypen kunnen betrekkelijk klein zijn, terwijl in mycologisch opzicht die verschillen groot zijn.



Figuur 14.9: Hellingbos op löss met op de voorgrond eik en op de achtergrond esdoorn dominant in de boomlaag (foto J. den Ouden).

Mycoflora

Bossen in de Flevopolders

De aangeplante bossen in de Flevopolders zijn op wereldschaal een unicum. Bos op een maagdelijke voormalige zeebodem tref je verder nergens aan. De ontwikkeling van de mycoflora in de bossen in de Flevopolders is relatief goed vastgelegd dankzij de inspanningen van de Werkgroep Mycologisch Onderzoek IJsselmeerpolders (Tjallingii & Tjallingii-Beukers 1983, Veerkamp 1992, van Zanen et al. 2000; Bremer et al. 2007). In het kort komt het erop neer dat in de droogvallende zeebodem in het begin totaal geen schimmels aanwezig waren, zodat de successie met een schone lei kon beginnen. Ook langere tijd na droogvallen bleef de mycoflora van de jonge bodems nog afwijkend van wat op het oude land gangbaar is. Strooiselafbrekende soorten van humusarme bodems op kalk zoals Pronkridder (*Calocybe*)-soorten zijn relatief talrijk. Mycorrhiza-vormende soorten zijn juist relatief schaars tot afwezig en grotendeels beperkt tot de geslachten Kluifzwam (*Helvella*), Vezelkop (*Inocybe*) en Vaalhoed (*Hebeloma*). De afwijkende mycologische samenstelling wijst wellicht op nog steeds voortdurende afwijkende concurrentieverhoudingen tussen paddenstoelen(mycelia) vergeleken met het oude land. Een voorbeeld is de observatie in de Flevopolder van een jong wilgenstruweel vol met enorme heksenkringen van de Blauwvlekkende rouwridderzwam (*Lyophyllum gangraenosum*), een zeldzame soort die gewoonlijk solitair groeit (Keizer n.p.). Langzamerhand beginnen de verschillen met de oude-land-bossen kleiner te worden (Bremer et al. 2007). Mycorrhiza-vormende soorten beginnen toe te nemen en er verschijnen ook zuurminnende soorten van zandbossen hier en daar in de (oudste) Noordoostpolder, bijvoorbeeld Gele knolamaniet (*Amanita citrina*), Gele aardappelbovist (*Scleroderma citrinum*).

Nog steeds zijn er verschillende soorten paddenstoelen die in de Flevobossen opvallend talrijker zijn dan elders in Nederland, zoals Rode kelkzwam

(*Sarcoscypha coccinea*; figuur 14.10), Krulhaarkelkzwam (*S. austriaca*), Roetkluifzwam (*Helvella atra*), Aangebrande kluifzwam (*H. confusa*), Zadelkluifzwam (*H. ephippium*), Grote schotelkluifzwam (*H. queletii*), Nonnenkapkluifzwam (*H. spadicea*) en Donkere pronkridder (*Calocybe obscurissima*). De bijzondere positie van de bossen in Flevoland geldt zeker ook voor de aangeplante naaldbossen. De sterk afwijkende samenstelling van de mycoflora, vergeleken met bossen op het oude land en de aanwezigheid van diverse bijzondere soorten, soms in grote aantallen, geven deze gebieden een grote betekenis. Vanuit wetenschappelijk perspectief is bovendien interessant de voortgaande successie te vervolgen.



Figuur 14.10: De Rode kelkzwam (*Sarcoscypha coccinea*) op takjes van *Es* (Foto P.J. Keizer)

Bossen op basenrijke bodem in Oost Nederland

De bossen op basenrijke bodems in het oosten van het land vertonen een zekere gelijkenis met beekbegeleidende bossen op minerale bodem (§ 14.1), en met parkbossen in het rivierengebied (§ 17.03). Opvallend goed vertegenwoordigd in termen van soortenaantallen is de groep van ectomycorrhiza vormde soorten van mineraalrijke bodem. Echter, het aantal vruchtlichamen is steeds laag en veel soorten zijn maar tot één of twee terreinen beperkt. Vooral zijn Haagbeuk- en Hazelaarbegeleiders zijn typerend voor deze bossen. De strooiselafbrekende soorten bestaan uit een combinatie van algemene soorten van voedselrijke bosbodem, bijvoorbeeld Elfenschermpje (*Mycena pura*) en vele zeldzamere soorten van basenrijke gronden van de geslachten Hertenzwam (*Pluteus*) en Taailing (*Marasmius*), daarnaast enige Breeksteeltje (*Conocybe*)- en Franjehoed (*Psathyrella*) -soorten. Evenals in beekbegeleidende bossen zijn in de haagbeuken- en essenbossen in Oost-Nederland hier en daar plekken met z.g. schraalgrasland-indicatoren te vinden met Satijnzwammen (*Entoloma*), Wasplaten (*Hygrocybe*) en Knotszwammen (*Clavaria*, *Clavulinopsis*); zie bij N14.01). Deze zijn vanwege de concentratie van zeldzame en bedreigde soorten zeer waardevol. Veerkamp (2005) vond dat de houtafbrekende soorten van de Haagbeuken- en essenbossen in Oost-Nederland veel overeenkomst vertonen met die van de voedselrijke beekbegeleidende bossen en de loofbossen van de Flevopolders, met soorten als Gewoon matkopje (*Simocybe haustellaris*), Bleke franjehoed (*Psathyrella candolleana*) en Kleine kaaszwam (*Skeletocutis nivea*).

De bossen op basenrijke bodem in Oost-Nederland zijn op nationale schaal van grote betekenis vanwege de aanwezigheid van veel bijzondere soorten, zowel van paddenstoelen als ook van andere organismen. In het nabije buitenland liggen echter grotere en soortenrijkere bosgebieden van dit type.

Dit relativeert de betekenis van de Nederlandse bossen op Europese schaal. Veerkamp (2005) heeft ter vergelijking enkele referentiegebieden in het nabije buitenland onderzocht bij haar studie naar Nederlandse Bosreservaten: Samerrott, Bentheimerwald, Neuenburger Urwald. Deze gebieden behoorden tot de soortenrijkste bossen uit haar onderzoek en bevatten meer zeldzaamheden dan de meeste in Nederland gelegen bossen van vergelijkbaar type. Dit neemt evenwel niet weg dat we in Nederland grote verantwoordelijkheid hebben om de Nederlandse bossen zo goed mogelijk te beschermen en te beheren. Dit wordt nog onderstreept door het feit dat een groot deel van de voor deze bossen kenmerkend geachte soorten op de Rode Lijst staan (Arnolds & Veerkamp 2008).

Zuid-Limburgse hellingbossen

De Zuid-Limburgse hellingbossen vertonen in mycologisch opzicht verwantschap met de Oost-Nederlandse bossen op basenrijke bodem, maar de bossen op de meest kalkrijke delen hebben ook enige overeenkomst met de loofbossen op kalk in de Ardennen/Famenne. Mycorrhiza-vormende soorten zijn in vele soorten aanwezig, maar steeds in lage aantallen en erg verspreid. Voorbeelden van overwegend tot Zuid-Limburg beperkte mycorrhiza-vormende soorten zijn Brokkelzakamaniet (*Amanita submembranacea*), Kleine brokkelzakamaniet (*Amanita olivaceogrisea*) en de Blozende knolvezelkop (*Inocybe godeyi*). Karakteristieke strooiselafbrekende paddenstoelen van de hellingbossen op kalkhoudende bodem komen in Zuid-Limburg voor, maar zijn er zeldzaam, zoals de Stekelige stuifzwam (*Lycoperdon echinatum*) en verscheidene Aardstersoorten: Grote ruwe aardster (*Geastrum berkeleyi*), Roze aardster (*G. rufescens*) en Grote vierslippige aardster (*G. fornicatum*).

Een welbekend verschijnsel in de Zuid-Limburgse bossen is de onregelmatige verschijning van (bos)paddenstoelen. Dit is met name opvallend bij (maar zeker niet beperkt tot) soorten van Parasolzwamachtigen (figuur 14.11). Tien of meer jaar kunnen voorbijgaan zonder opvallende fructificatie van deze soorten. En dan volgt er opeens een jaar waarin in een individueel bos 30 of meer soorten tegelijk groeien, waarna ook de geoefende mycoloog oververhit raakt. Onder welke weersomstandigheden zo'n uitbarsting van soorten plaatsvindt is nog niet goed bekend. Dit bostype, de zogenaamde *Parasolzwam-bosjes* (*Lepiota*-bosjes), dat zich onderscheidt in een bijzondere rijkdom aan Parasolzwam-achtigen (soorten die behoren tot de geslachten Poederparasol (*Cystolepiota*), Parasolzwam (*Lepiota*), Champignonparasol (*Leucoagaricus*), Plooiparasol (*Leucocoprinus*), Parasolzwam (*Macrolepiota*), Verkleurzwammetje (*Melanophyllum*) is als speciaal paddenstoelenbiotoop herkenbaar (Vellinga 2004). Optimaal voor veel Parasolzwammen zijn iets ruderaal bosgedeelten met in de struiklaag vaak Gewone vlier (*Sambucus nigra*), met brokjes kalk in de bodem, dikwijls op colluvium. De ondergroei is er schaars en bestaat dikwijls overwegend uit het mos Geplooid snavelmos (*Eurhynchium striatum*) en kleine hoeveelheden Daslook (*Allium ursinum*), Brandnetel (*Urtica dioica*), Klimop (*Hedera helix*), Klimopbladereprijs (*Veronica hederifolia*). Een strooisellaag ontbreekt goeddeels en de humuslaag bestaat uit mull-humus. In dit milieu is ook op takjes het zeldzame Prachttrechttertje (*Haasiella venustissima*) te vinden. Een aantal soorten Parasolzwammen en ook de Morielje (*Morchella esculenta*) komt gemeenschappelijk in Limburg en in loofbossen in de kalkrijke duinen en in de Flevopolders voor, steeds in terreinen met kalk in de bodem. Welke standplaatsfactoren nu precies essentieel zijn voor de parasolzwamachtigen en welke component uit de bodem ze benutten, is niet goed bekend. De Limburgse Parasolzwam-bosjes zijn ook op Europese schaal bijzonder door de hoge soortenrijkdom.



Figuur 14.11: Ringloze stinkparasolzwam (Lepiota hymenoderma) is een kenmerkende soort van humeuze, lemige bodems, langs randen van hellingbossen met een ondergrond van mergel (foto H. Huijser)

Enkele houtbewoners hebben in Nederland hun optimum in Zuid-Limburg, zoals de Roodplaathoutzwam (*Daedaleopsis tricolor*), die vaak op takken van Zoete kers en Hazelaar groeit en de Vlakke vuurzwam (*Fomitiporia punctata*), die ook vaak op hazelaar en andere loofhoutsoorten groeit. Beide soorten lijken langzaam vanuit het zuiden naar het noorden op te rukken, hetgeen mogelijk met effecten van klimaatverandering te maken heeft.

Een interessant verschijnsel is dat bossen op kalkhoudende bodem, de Zuid-Limburgse hellingbossen, de rivierbegeleidende loofbossen en bossen in het Duindistrict, een opvallend voorjaarsaspect kennen van Ascomyceten. Het gaat om soorten als de Gewone morielje (*Morchella esculenta*, figuur 14.12), Kapjesmorielje (*M. semilibera*), Grote aderbekerzwam (*Disciotis venosa*), Anemonenbekerzwam (*Dumontia tuberosa*), en andere, kleinere soorten.



Figuur 14.12: De Gewone morielje (Morchella esculenta) is een gemeenschappelijke soort van Haagbeuk-essenbossen op kalkrijke bodem in de duinen, de Flevopolders en Zuid-Limburg (foto H. Huijser).

De hellingbossen in Zuid-Limburg op kalkrijke bodem, zijn – mogelijk tegengesteld aan wat men zou verwachten – in mycologisch opzicht nogal verschillend van de kalkbossen in de Ardennen (Famenne). In de Limburgse hellingbossen zijn Gordijnzwammen (*Cortinarius*) van het ondergeslacht *Phlegmacium* en de grote kalkminnende Boleten grotendeels afwezig, terwijl deze kenmerkend zijn voor veel kalkbossen elders in Europa (Keizer 2002). Zeer kalkrijke maar tegelijk nitraat- en fosfaatarme bossen met weinig strooisel zijn in Limburg echter zeer schaars. Maar mogelijk spelen er ook nog andere – onbekende – factoren een rol die dit verschil veroorzaken; te denken valt aan verschillen in vochthuishouding in de bodem en verschillen in (micro)klimaat.

Niet minder dan 38 soorten worden beschouwd als kenmerkend voor de overwegend in Limburg voorkomende Eiken-Haagbeukenbossen (Arnolds & van den Berg 2013). Daarnaast komen er nog de soorten bij met een bredere ecologie, die deze bossen tot een zeer soortenrijk geheel maken. Verder geldt dat, evenals de bossen op basenrijke bodem in Oost-Nederland, veel kenmerkende soorten op de Rode Lijst staan (Arnolds & Veerkamp 2008).

Tabel 14.6: Kenmerkende soorten voor Haagbeuken- en essenbossen. Toelichting kolom "N2000 soort": X= aangewezen als typische soort; V= voorstel. Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3 (band 1).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Haagbeuken- en essenbossen in Oost-Nederland en loofbossen in Flevoland gemeenschappelijk met Beekbegeleidende bossen				
<i>Clitocybe geotropa</i>		VZ	BE	Grote trechterzwam
<i>Entoloma hebes</i>		VA	TNB	Dunsteelsatijnzwam
<i>Mycena rosea</i>		VA	TNB	Heksenschermpje
<i>Peniophora lycii</i>		A	TNB	Berijpte schorszwam
<i>Pluteus nanus</i>		A	TNB	Dwerghertenzwam
<i>Pluteus romellii</i>		VA	TNB	Geelsteelhertenzwam
<i>Pluteus thomsonii</i>		VA	TNB	Roetkleurige hertenzwam
Loofbossen in Flevoland				
<i>Calocybe obscurissima</i>		MA	TNB	Donkere pronkridder
<i>Pluteus thomsonii</i>		VA	TNB	Roetkleurige hertenzwam
<i>Polyporus tuberaster</i>		VA	TNB	Franjeporiezwam
<i>Sarcoscypha coccinea</i>		MA	TNB	Rode kelkzwam
<i>Sarcoscypha austriaca</i>		VA	TNB	Krulhaarkelkzwam
Eiken-Haagbeukenbossen in Oost-Nederland				
<i>Lactarius pyrogalus</i>		VA	TNB	Vuurmelkzwam
<i>Leccinum pseudoscabrum</i>		VZ	KW	Haagbeukboleet
Eiken-Haagbeukenbossen op Krijt; soorten deels ook in kalkrijke duinbossen (met D)				
<i>Agaricus moelleri</i> D		MA	TNB	Parelhoenchampignon
<i>Clitocybe phaeophthalma</i> D		VA	TNB	Spieringtrechterzwam
<i>Cystolepiota bucknallii</i>		VZ	TNB	Violetstelige poederparasol
<i>Gastrum fimbriatum</i> D		VA	TNB	Gewimperde aardster
<i>Gastrum rufescens</i>		Z	BE	Roze aardster
<i>Haasiella venustissima</i>	V	UZ	GE	Prachttrechtertje
<i>Lepiota boudieri</i> D		VA	TNB	Oranjebruine parasolzwam
<i>Lepiota calcicola</i>	V	ZZ	EB	Kalkstekelparasolzwam
<i>Lepiota forquignonii</i>	V	ZZ	GE	Olijfparasolzwam
<i>Lepiota fuscovinacea</i>		VZ	TNB	Purperbruine parasolzwam
<i>Lepiota ochraceofulva</i>		Z	GE	Okerbruine parasolzwam
<i>Lepiota perplexa</i>		VZ	TNB	Egelparasolzwam
<i>Lepiota pilodes</i>		Z	GE	Valse viltparasolzwam
<i>Lepiota tomentella</i>		Z	GE	Viltparasolzwam
<i>Lycoperdon echinatum</i>		Z	GE	Stekelige stuifzwam
<i>Marasmius wynneae</i>		VZ	KW	Beukentaailing

Tabel 14.7: Overige kwaliteitsindicatoren in Haagbeuken- en essenbossen

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Soorten van parkbossen en laanbermen op kalkhoudende rivierklei			
<i>Amanita solitaria</i>	Z	TNB	Stekelkopamaniet
<i>Boletus luridus</i>	VA	KW	Netstelige heksenboleet
<i>Cortinarius largus</i>	MA	TNB	Bruine kleibosgordijnzwam
<i>Cortinarius infractus</i>	MA	TNB	Olijfkleurige gordijnzwam
Soorten van Schraalgraslanden			
<i>Entoloma chalybaeum</i>	MA	KW	Blauwplaatstaalsteeltje
<i>Entoloma serrulatum</i>	VA	KW	Zwartsneesatijnzwam
<i>Clavulinopsis helveola</i>	A	KW	Gele knotszwam
<i>Hygrocybe virginea</i>	A	GE	Sneeuwzwammetje

Tabel 14.8: Indicatoren voor vermessing, verdroging en verzuring in Haagbeuken- en essenbossen

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Indicatoren voor verdroging			
<i>Lepiota cristata</i>	ZA	TNB	Stinkparasolzwam
Indicatoren voor verzuring			
<i>Amanita citrina</i>	ZA	TNB	Gele knolamaniet
<i>Clitocybe metachroa</i>	ZA	TNB	Tweekleurige trechterzwam
<i>Scleroderma citrinum</i>	ZA	TNB	Gele aardappelbovist
Indicatoren voor vermessing			
<i>Clitocybe nebularis</i>	ZA	TNB	Nevelzwam
<i>Mycena pura</i>	ZA	TNB	Elfenschermpje
<i>Mycena flavescens</i>	A	TNB	Geelsnedemycena
<i>Leucocoprinus brebissonii</i>	A	TNB	Spikkelplooiparasol

Voorbeeldgebieden

- Flevoland: Harderbos, Voorsterbos
- Oost-Nederland: Wildenborch, Smoddebos
- Zuid-Limburg: Bunderbos, Savelsbos, Bemelen, Schaelsbergbos, Gerendal.

Knelpunten en maatregelen

In de Flevopolders zijn relatief veel bomen aangeplant die geen ectomycorrhiza vormen zoals es en esdoorn zodat zulke bossen arm zijn aan mycorrhizapaddenstoelen. Het vaker aanplanten van ectomycorrhiza-vormende bomen levert een grotere soortendiversiteit op via de bijbehorende paddenstoelen. Een tweede aspect is dat in de loop der tijd de bodem zal verzuren. Dat gaat dan leiden tot verlies van die soorten die een hoog gehalte aan kalk vereisen.

Voor loofbossen op rijke bodem in Oost-Nederland geldt dat in veel gevallen geen ingrepen nodig zijn. Voor zover er bomenlanen met gemaaide ondergroei aanwezig zijn, is voortzetting van dat beheer gewenst.

Voor de Zuid-Limburgse hellingbossen op kalk onderscheidt Bobbink et al. (2008) de volgende bedreigingen voor de vegetatie en fauna in de Zuid-Limburgse hellingbossen. Per knelpunt worden de effecten op de mycoflora besproken:

1. Het stoppen van het hakhoutbeheer sinds de veertiger – vijftiger jaren van de 20^e eeuw. Hierdoor zijn de bossen doorgesloten (of actief omgevormd) tot opgaand bos. Door de toenemende beschaduwing wordt het voormalige hakhoutbos minder geschikt voor planten die (periodiek) lichttoetreding nodig hebben.

Welke effecten dit proces op de paddenstoelenflora heeft gehad is niet goed bekend. Waarschijnlijk zijn er positieve en negatieve effecten, afhankelijk van de soort. Beschaduwning als zodanig is voor paddenstoelen niet ongunstig, maar wel de dikwijls eveneens optredende strooiselaccumulatie (zie bij 2).

2. Samenhangend met punt 1 treedt enige strooiselaccumulatie op in de opgaande, qua structuur uniforme bossen. Dit leidt tot oppervlakkige verzuring van de bovengrond wat op basenrijke bodems de vestigingskansen van o.a. bramen en Beuk sterk vergroot.

Voor paddenstoelen heeft dit zeker gevolgen. Voor mycorrhiza-vormende soorten geldt dat de fructificatie vermindert bij een toenemende strooisellaag. Ook strooiselafbrekende paddenstoelen van kalkhoudende bodems, bijv. Aardsterren (*Geastrum*), zullen verdwijnen bij dikker worden van de strooisellaag, terwijl algemene soorten toenemen.

3. De intensivering van het gebruik van graslanden en akkers en tegelijkertijd de ontwikkeling van gesloten, opgaand bos, heeft geleid tot scherpe grenzen tussen bos en agrarisch gebied (hoog-productieve graslanden en akkers). Mantel- en zoomvegetaties komen zo in de verdrinking, met verlies aan hiervoor kenmerkende planten.

Er zijn niet veel soorten paddenstoelen die speciaal in mantel- of zoomvegetaties voorkomen. Daarom is dit punt voor paddenstoelen van weinig belang.

4. Atmosferische N-depositie. Al zeker sinds de jaren zeventig van de vorige eeuw is er in Zuid-Limburg net als overal in Nederland stikstofdepositie, die boven de kritische depositiewaarde ligt. De kleine oppervlakte van veel bospercelen maakt dat randinvloeden hierbij zich sterk doen voelen (Bobbink et al. 2008). Het gevolg is een verschuiving van het soortenspectrum waarbij weinig concurrentiekrachtige soorten verdwijnen en ruigtesoorten (bijv. bramen) toenemen.

Stikstofdepositie heeft zeker een groot effect op de mycoflora (zie § 3.1.1). Het leidt rechtstreeks tot een afname van mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Via een toename van de hoeveelheid strooisel en wellicht ook de kwaliteit ervan heeft het ook uitwerking op de strooiselafbrekende soorten. Mogelijk profiteren sommige Parasolzwamsoorten hier zelfs van. Stikstofdepositie kan ook leiden tot sterke uitbreiding van enkele planten, in hellingbossen bijvoorbeeld Klimop (*Hedera helix*). Op deze plaatsen lijken de mycologische (en ook floristische) waarden lager te zijn vergeleken met bossen zonder Klimop (Keizer n.p.; Oud 2011). Het is niet duidelijk welke maatregelen hier tegenover gezet kunnen worden, wil het middel niet erger dan de kwaal worden.

5. De hellingbossen in Zuid-Limburg vormen al eeuwenlang een versnipperd bosareaal. Isolatie van bosgebieden kan de vestiging van (planten)soorten bemoeilijken.

Paddenstoelen beschikken met hun microscopisch kleine sporen over een betere verspreidingscapaciteit dan de meeste planten, zeker op de schaal waarop terreinen in Limburg geïsoleerd liggen (orde van grootte enkele km). Daarom speelt dit probleem voor paddenstoelen waarschijnlijk in geringe mate.

6. Afname van terreinheterogeniteit, in ruimte en tijd, door afname van kleinschalig gebruik en "gerommel" in de bossen.

Zeer waarschijnlijk is dit voor paddenstoelen ook een relevante ontwikkeling. Sommige mycorrhiza-vormende paddenstoelen vormen hun vruchtlichamen bij voorkeur op plaatsen met kleinschalige bodembeschadigingen zoals in padranden en oude rijsporen.

7. Verdroging in hellingbossen met bronniveaus.

Ook hier geldt dat deze factor voor paddenstoelen zeker van belang is, op vergelijkbare wijze als dat voor overige organismen opgaat. Naast een afname van direct van vocht afhankelijke soorten gaat verdroging vaak ook gepaard met verruiging. Diverse zeldzamere soorten paddenstoelen verdwijnen terwijl enige algemene soorten hiervan profiteren.

Beheer

Als regel hoeven vanuit mycologisch perspectief in de bossen in de Flevopolders en die in Oost-Nederland op rijke bodem geen speciale maatregelen genomen te worden. Grazige padranden en bosranden kunnen met concentraties bevatten van mycorrhiza-vormende, maar ook enige strooiselafbrekende soorten, die elders in het bos schaars zijn of ontbreken, bijv. diverse Vezelkop (*Inocybe*) soorten. Deze soorten profiteren van het in stand houden van de open, min of meer grazige vegetatie. Behalve het middenbosbeheer (hakhoutbeheer) zijn er nog andere vormen van bosbeheer al dan niet experimenteel toegepast: bosrandbeheer, bosbegrazing en groepenkap. Voor al deze maatregelen is niet onderzocht welk effect ze op de mycoflora hebben.

15 Droge bossen (N15)

Samenvatting

Dit natuurtype omvat bossen op voedselarme zandgronden. In dit hoofdstuk komt de mycoflora aan bod van twee beheertypen: bossen en struwelen in het duin- en kustgebied (§ 15.1) en binnenlandse bossen op droge tot vochtige, zandige bodems met dennen, eiken, beuken en/of berken (§ 15.2).

In mycologisch opzicht behoren duinbossen tot de belangrijkste biotopen in Nederland. Vooral dynamische gebieden met gradiënten van duinbos naar open duinen en duinheide herbergen vaak een rijke mycoflora en in sommige kilometerhokken worden ruim 500 paddenstoelensorten aangetroffen. Binnen de struwelen is de hoogste mycologische waarde te vinden in oudere, gemengde meidoornstruwelen in kalkrijke duinen met een dunne, snel verterende strooisellaag. Variatie in de mycoflora van duinbossen hangt voor een belangrijk deel samen met verschillen in de mate van bodemontkalking en de ontkalkingsdiepte. De humusvorm ontwikkelt zich van een kalkrijke mull (met snelle strooiselafbraak) in kalkrijke bodems tot een mormoder (met langzame strooiselafbraak) in ontkalkte bodems. Op kalkrijke mull vertoont de mycoflora enige overeenkomsten met die van rijke bossen in het binnenland (zie § 14.3), vooral op locaties waar het strooisel jaarlijks volledig verteert. Op oude, ontkalkte duinbodems met een mormoder lijkt de mycoflora sterker op die van droge bossen in het binnenland. Het reliëf en de betere basenverzadiging van de duinbodems hebben er waarschijnlijk voor gezorgd dat diverse stikstofgevoelige paddenstoelen in de twintigste eeuw in duinbossen minder sterk zijn afgenomen dan in bossen in het binnenland.

De mycoflora van de binnenlandse bossen van het beheertype 'Dennen-, eiken en beukenbos' wordt besproken aan de hand van drie Natura 2000 habitattypen die verschillen in groeiplaats. Daarnaast hangt een belangrijk deel van de variatie in de mycoflora samen met de eigenschappen van het humusprofiel. Hierbij treedt in de drie bostypen een parallelle ontwikkeling op die in een aparte paragraaf besproken wordt. De diversiteit aan paddenstoelen kan in alle drie bostypen in potentie zeer groot zijn. Veel kenmerkende paddenstoelensorten van droge bossen zijn in de twintigste eeuw echter sterk achteruitgegaan en teruggedrongen tot kleine specifieke onderdelen van het landschap. Met name reliëfrijke plekken en oude bospaden en lanen vormen een belangrijk toevluchtsoord (refugium) voor bedreigde soorten van droge bossen. Voor het behoud van de mycologische diversiteit is het belangrijk om deze condities in het veld te herkennen. Kader 15.3 biedt hiervoor handvatten.

Vanwege de sleutelrol die paddenstoelen vervullen in het functioneren van droge bossen gaat dit hoofdstuk, in vergelijking met de andere hoofdstukken, wat dieper in op de effecten van diverse beheermaatregelen op de mycoflora. Voor sterk vermeste bodems zijn de perspectieven voor het herstel van de mycoflora op middellange termijn waarschijnlijk ongunstig door na-ijleffecten. Waarschijnlijk kan alleen afvoer van de vermeste organische laag hier leiden tot enig (tijdelijk) herstel, maar aan deze ingreep kleven veel nadelen (zie §

15.3.6). De resultaten van plagexperimenten zijn daarom vooral nuttig als 'proof of principle'. Bij plagexperimenten in Grove dennenbos werd aangetoond dat voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen het fijne netwerk van schimmeldraden in de bodem zich deels herstelde. Dit herstel is de waarschijnlijke verklaring voor het feit dat de vitaliteit van bomen na plagen niet verminderde, dat de droogtegevoeligheid niet toenam en dat ook de gehalten aan fosfaat en andere nutriënten in de naalden niet daalden. Daarmee wordt aannemelijk dat tekorten in de nutriëntenbalans in bomen onder invloed van N-depositie niet alleen het gevolg zijn van een beperkt aanbod van P en basische kationen in de bodem, maar ook van een beperkte opnamecapaciteit door de geringe hoeveelheid mycorrhiza. Kleinschalige verwijdering van de organische toplaag lijkt nog het meest kansrijk in bossen met een relatief open boomlaag op bodems die nog niet sterk uitgeoogd zijn, een laag gehalte aan organische stof hebben en waar nog geen sprake is van podzolvorming, zoals bijvoorbeeld op vaaggronden. Op oudere bosbodems met een Hh-laag leidt plagen waarschijnlijk tot een averechts effect zodat hier een ongestoorde bodemontwikkeling waarschijnlijk meer perspectief biedt (zie § 15.3.5).

Er is in Nederland geen systematisch onderzoek gedaan naar de effecten van begrazing op de mycoflora, maar op basis van veldervaringen zijn de effecten op paddenstoelen over het algemeen beperkt. Onder voedselrijke omstandigheden kunnen grote grazers de circulatiesnelheid van de nutriënten-kringloop versnellen hetgeen ongunstig is voor de mycoflora. In bossen met een minder sterk vermeste bodem kan begrazing op middellange termijn (10-25 jaar) mogelijk wel een gunstige maatregel zijn voor de mycoflora doordat de mate van strooiselophoping wordt gereduceerd.

Het effect van dunningen hangt vooral af van de intensiteit van dunning. Sterke dunning heeft over het algemeen een sterk negatief effect op de soortenrijkdom van de mycoflora en leidt tot een toename van een beperkt aantal opportunistische soorten. Bij een lichte dunning in jonge bossen is het effect op de mycoflora beperkt zolang de kroonsluiting hoog blijft. In oudere bossen (>50-80 jaar) is dunnen over het algemeen vanuit mycologisch perspectief niet wenselijk.

Voor een deel van de 'bospaddenstoelen' die tegenwoordig teruggedrongen zijn tot bospaden en lanen ligt de sleutel tot herstel waarschijnlijk niet zozeer in het bos zelf, maar in een landschapsecologische benadering met meer aandacht voor relictpopulaties in lijnvormige elementen (oude bospaden, lanen, schrale wegbermen) en gradiënten tussen bossen en schrale, open habitattypen. Dergelijke gradiënten kunnen in potentie rijk zijn aan paddenstoelen, maar in veel gevallen vormt de hoge invang van stikstofdepositie vermoedelijk een knelpunt. De perspectieven voor herstel van mycologisch rijke gradiëntmilieus zijn waarschijnlijk het beste in het kerngebied van grote, integraal beheerde gebieden met mozaïek van bossen en open, voedselarme beheertypen.

15.1 Duinbos (N15.01)

Karakteristiek

Het beheertype 'Duinbos' omvat bossen en struwelen in het duin- en kustgebied (Natura 2000 habitatype H2180). Duinbos kan voorkomen op zowel kalkrijke als kalkarme zandgronden, zowel op duinen als in vochtige

valleien en op drooggevallen zandplaten. Duinbos wordt gedomineerd door Ruwe berk, Grove den, Zomereik en Beuk. Vegetatiekundig omvat dit beheertype een breed scala aan bostypen die behoren tot het Zomereikverbond (*Quercion roboris*), het Verbond van Els en Gewone vogelkers (*Alno-Padion*) en het Verbond van de naaldbossen (*Dicrano-Pinion*). Door de invloed van zeewind ontstaat er een geleidelijke natuurlijke overgang van struweel in het buitenduyn naar hoger opgaand bos in verder van de zee gelegen binnenduyn. Op plekken waar struwelen domineren komen soorten voor als Meidoorn, Duindoorn, Wegedoorn, Egelantier, Hondсроos en Gewone vlier. Op open plekken in of het bos of langs de randen komen kruidenrijke zoomvegetaties en grazige vegetaties voor.

In vergelijking met Droge bossen in het binnenland (§ 15.2) worden duinbossen vaak gekenmerkt door goed ontwikkelde gradiënten die vaak op een relatief natuurlijke manier ontstaan zijn. Door het intensieve gebruik waren de duinen de afgelopen eeuwen zeer arm aan bos en de meeste bossen zijn eind 19^e en begin 20^e eeuw geplant zodat de Duinbossen over het algemeen nog relatief jong zijn. In de binnenduinen komen echter diverse oudere parkachtige bossen voor op landgoederen (zie Hoofdstuk 17).

Binnen het Nederlandse duingebied zijn er duidelijke mineralogische verschillen waarbij er een globaal onderscheid gemaakt kan worden tussen de Zeeuwse duinen en de Hollandse duinen ten zuiden van Bergen die van nature relatief rijk zijn aan kalk en ijzer, en de Hollandse duinen ten noorden van Bergen en het Waddengebied die gemiddeld armer zijn aan kalk en ijzer. Binnen deze deelgebieden is er echter veel variatie in primair kalkgehalte (van Haperen 2009) en ook binnen de primair kalkrijke duinen neemt het kalkgehalte landinwaarts sterk af. Dat is logisch: verder van zee zijn de duinen ouder en de (boven)gronden verder ontkalkt (figuur 15.5). De kalk- en ijzerrijke duinen zijn beter gebufferd tegen natuurlijke bodemverzuring en tegen verzuring onder invloed van stikstofdepositie. Doordat fosfaat in deze duinen langer beperkend blijft voor de vegetatie dan in kalkarme duinen, treedt vergrassing in kalkrijke duinen minder snel op (Kooijman et al. 2010).

Mycoflora

In mycologisch opzicht behoren Duinbossen tot de belangrijkste biotopen in Nederland en dit beheertype is ook in internationaal opzicht van groot belang voor de mycoflora (Arnolds 1988). Vooral dynamische gebieden met gradiënten van duinbos naar open duinen en duinheide herbergen vaak een rijke mycoflora en in sommige kilometerhokken in de duinen worden ruim 500 paddenstoelsoorten aangetroffen (Jalink 1999). Duinbossen verschillen in drie voor paddenstoelen relevante aspecten van bossen op leemarme zandgrond in het binnenland: (1) de hogere basenbezetting van de bodem waardoor de bodem beter gebufferd is tegen verzuring en het strooisel sneller afgebroken wordt, (2) de rijkdom aan natuurlijk reliëf waardoor zich plaatselijk minder strooisel ophoopt, en (3) het voorkomen van structuurrijke bosranden met open duinen en struwelen. De veronderstelling dat duinbossen worden gekenmerkt door een relatief lage stikstofdepositie blijkt niet te kloppen (Kooijman et al. 2010).

Duinstruweel met meidoorn

In duinbossen kunnen struwelen over grote oppervlakten voorkomen en ze vormen vaak, via Meidoorn-Berkenbos, geleidelijke overgangen naar hoger opgaand bos. Met name de overgangen naar open duinen kunnen rijk zijn aan paddenstoelen (Jalink & Nauta 2002b). De hoogste mycologische waarde is te vinden in oudere, gemengde meidoornstruwelen in kalkrijke duinen met een dunne, snel verterende strooisellaag (Jalink & Nauta 2002b). Soorten die in

de duinen een optimum hebben in meidoornstruwelen zijn onder andere Morieljes (*Morchella*), Vingerhoedjes, (*Verpa conica*; figuur 15.1) en diverse Aardsterren (*Geastrum*, *Myriostoma*). Bij de Aardsterren zijn er zelfs 10 soorten die hier hun zwaartepunt hebben, waaronder Ruwe aardster (*Geastrum campestre*), Barettaardsrer (*G. striatum*) en Peperbus (*Myriostoma coliforme*; figuur 15.3) (Jalink 1995; tabel 15.1). Als echte warmteminnaars zijn Aardsterren vaak op naar het zuiden of zuidoosten gerichte hellinkjes of aan de zuid(oost)rand van struwelen te vinden, vaak half onder de struiken.



*Figuur 15.1: Meidoornstruwelen vormen in kalkrijke duinen een belangrijk biotoop voor diverse bedreigde paddenstoelen waaronder het Vingerhoedje (*Verpa conica*) (foto H. Huijser).*



*Figuur 15.2: De Sleedoornsatijnzwam (*Entoloma sepium*) leeft in de randzone van meidoornstruweel als parasiet op de wortels van Meidoorn en Sleedoorn (foto H. Huijser).*

Een tweede groep soorten die opvallend vertegenwoordigd is in duinstruwelen zijn Satijnzwammen. Het gaat om een klein groepje soorten dat gebonden is aan Meidoorn, Sleedoorn en Iep, zoals Harde voorjaarssatijnzwam (*Entoloma clypeatum*), Slanke voorjaarssatijnzwam (*E. aprile*), Witte voorjaarssatijnzwam (*E. niphoides*) en Sleedoornsatijnzwam (*E. sepium*;

figuur 15.2). Deze soorten leven parasitair op wortels van soorten van deze struiken en bomen.

Tabel 15.1: Kwaliteitsindicatoren van gemengde duinstruwelen in kalkrijke duinen. De meeste soorten komen ook in andere biotopen voor. Toelichting kolom "N2000 soort": X= aangewezen als typische soort; V= voorstel.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	FR	R Lijst	Nederlandse naam
Strooiselafbrekers				
<i>Geastrum campestre</i>		VZ	TNB	Ruwe aardster
<i>Geastrum corollinum</i>		VZ	BE	Tepelaardster
<i>Geastrum coronatum</i>		VZ	TNB	Forse aardster
<i>Geastrum striatum</i>	V	MA	TNB	Baretaardster
<i>Geastrum triplex</i>		A	TNB	Gekraagde aardster
<i>Mitrophora semilibera</i>		VA	KW	Kapjesmorielje
<i>Morchella esculenta</i>		VA	KW	Gewone morielje
<i>Myriostoma coliforme</i>	V	VZ	KW	Peperbus
<i>Xylaria oxyacanthae</i>		MA	TNB	Meidoornbesgeweizwam
Parasitair (op wortels of hout van struweel)				
<i>Entoloma clypeatum</i>		VA	TNB	Harde voorjaarssatijnzwam
<i>Entoloma niphoides</i>		UZ	EB	Witte voorjaarssatijnzwam
<i>Entoloma sepium</i>		VZ	BE	Sleedoornsatijnzwam
<i>Phylloporia ribis</i>		MA	KW	Bessenvuurzwam

Een opvallend aspect van duinstruwelen is het talrijke voorkomen van voorjaarspaddenstoelen zoals Voorjaarspronkridder (*Calocybe gambosa*) en de al genoemde Morieljes, Vingerhoedjes en Voorjaarsatijnzwammen. In de overgangen van bos naar open duin en op open plekken in het bos komt soms Duindoornstruweel (H2160) voor. Dit habitatype komt optimaal voor in het beheertype 'Open duinen' en wordt behandeld in § 8.2.



Figuur 15.3: Een kenmerkende soort voor zonnige plaatsen in of aan de rand van duinstruwelen is de internationaal bedreigde Peperbus (*Myriostoma coliforme*) (foto E. Arnolds).

Droge Duinbossen

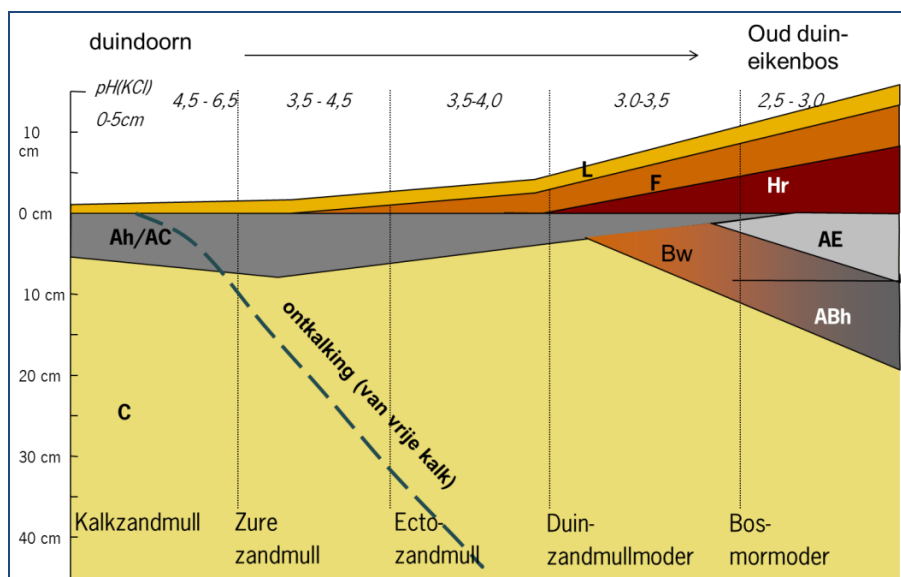
Variatie in de mycoflora van duinbossen hangt voor een belangrijk deel samen met verschillen in de mate van bodemontkalking en de ontkalkingsdiepte. Het kalkgehalte van de bovengrond neemt af met de stabilisering van het duinzand en met het ouder worden van de bodem (zie figuur 15.5), tenzij er vermenging plaatsvindt. In jonge buitenduinen aan de kustzijde kunnen in het

Renodunale district voor Nederland uitzonderlijk hoge kalkgehalten gemeten worden. De bovenlaag van bodems aan de landzijde van de duinstrook zijn meestal volledig ontkalkt. In het tussenliggende duinlandschap is er vaak veel kleinschalige variatie in de mate van ontkalking die samenhangt met de aard van het moeder materiaal, de ouderdom en bodemdynamiek. In het minder kalkrijke Waddendistrict is deze variatie kleiner.

De ontkalking zet een proces van verzuring in gang dat gepaard gaat met de ontwikkeling van een ectorganisch humusprofiel op de minerale ondergrond (figuur 15.5). De vorming van het humusprofiel versterkt de door de ontkalking ingezette bodemverzuring door de vorming van humuszuren. Zolang er kalk (calciumcarbonaat) in de bodem zit is de bodem gebufferd en treedt er nog geen daling op van de pH. Pas als alle calciumcarbonaat is opgelost kan de pH dalen. De humusvorm ontwikkelt zich van een kalkrijke mull (met snelle strooiselafbraak) in kalkrijke bodems tot een mormoder (met langzame strooiselafbraak) in ontkalkte bodems (Hommel et al. 2002; Hommel et al. 2007a; Weeda et al. 2000-2005). Deze ontwikkeling hangt echter ook af van de soortensamenstelling van de boomlaag, waarbij bodems onder Beuk en Den sneller verzuren dan bodems onder Berk en Eik. Onder Den kunnen zelfs in relatief korte tijd in de kalkarme duinen sterk ontwikkelde podzolen met een dikke uitspoelings-horizont ontstaan (E-horizont). De humusvorm die ontstaat is een dikke mormoder die naar een Mor neigt. Deze standplaats is het domein van de Dennenorchis. Bij aanwezigheid van Eik of Berk zal een veel mildere, minder zure mullmoderachtige humusvorm ontstaan (figuur 15.5). De verschillen in humusvorm weerspiegelen zich in de mycoflora. Op kalkrijke mull vertoont de mycoflora enige overeenkomsten met die van rijke bossen in het binnenland (zie § 14.3), vooral op locaties waar het strooisel jaarlijks volledig verteert. Een opvallend algemene soort op kalkrijke mull is bijvoorbeeld de giftige Groene knolamaniet (*Amanita phalloides*).



Figuur 15.4: Bokaalkluifjeszwam (*Helvella acetabulum*) is een mycorrhizavormer met eiken op humeuze, kalkhoudende zandgrond met een zandmull humusprofiel (foto H. Huijser).



Figuur 15.5: Schema van de bodemontwikkeling in kustduinen. De successie van een kalkminnende korte vegetatie naar een duinbos met Berk en Eik vindt relatief snel plaats. De afname van het kalkgehalte in de bodem gaat gepaard met de ontwikkeling van een ectorganisch humusprofiel op de minerale ondergrond. De vorming van het humusprofiel versterkt de door de ontkalking ingezette verzuring door de vorming van humuszuren.

Op oude, ontkalkte duinbodems met een mormoder lijkt de mycoflora sterker op die van Droge bossen in het binnenland met soorten als Hanenkam (*Cantharellus cibarius*; figuur 15.10), Zwavelmelkzwam (*Lactarius chrysorrhoeus*; figuur 15.10) en Broze russula (*Russula fragilis*) (zie § 15.2). De mycoflora verschilt hiervan echter door het plaatselijk voorkomen van soorten van iets beter gebufferde bodems zoals Panteramaniet (*Amanita pantherina*), Vroeg eekhoortjesbrood (*Boletus reticulatus*) en Gelaarsde gordijnzwam (*Cortinarius torvus*) (Ijpelaar 1985). Dit komt doordat de basenverzadiging hier over het algemeen nog steeds hoger is in vergelijking met de meeste binnenlandse bossen op leemarme zandgrond, ondanks de ontkalking en verzuring. Dit geldt zelfs voor de relatief kalkarme duinen in het Waddendistrict. Hierdoor verloopt de omzetting van organisch materiaal in oudere Duinbossen sneller en vindt er minder strooiselophoping plaats. Daarnaast is er vaak meer reliëf aanwezig in Duinbossen, waardoor er plaatselijk strooiselloze hellingen aanwezig zijn.

Het reliëf en de betere basenverzadiging van de duinbodems hebben er waarschijnlijk voor gezorgd dat diverse stikstofgevoelige paddenstoelen in de twintigste eeuw in duinbossen minder sterk zijn afgenomen dan in droge bossen in het binnenland. Duinbossen vervullen daarmee een refugiumfunctie voor paddenstoelen van stikstofarme en zwak zure, gebufferde bodems. Dit kan ook verklaren dat middeloude duinbossen vaak nog relatief rijk aan paddenstoelen in vergelijking met binnenlandse bossen op leemarme zandgrond (Veerkamp 2005).

Kader 15.1: Ridderzwammen als sleutelsoorten voor Stofzaad

Stofzaad (*Monotropia hypopitys*) is een zeldzame, bladgroenloze plant van loof- en naaldbos en Kruipwilgstruweel. De soort is vooral in het binnenland zeer sterk achteruit gegaan en thans heeft ze een zwaartepunt in het kustgebied. Stofzaad vormt een bijzonder mycorrhiza-type (monotropoïde

mycorrhiza) met uitsluitend Ridderzwammen en deze Ridderzwammen vormen op hun beurt ectomycorrhiza met bomen of struiken. Er is dus sprake van een driehoeksrelatie. (Bjorkman 1960; Bidartondo & Bruns 2001; Kuyper 2002; Leake et al. 2004). Stofzaad kan samenleven met verschillende soorten Ridderzwammen, afhankelijk van de standplaats. Zo leeft Stofzaad in Kruiwilgstruweel samen met de op wilgen gespecialiseerde Geringde ridderzwam (*Tricholoma cingulatum*), terwijl ze in Duindennenbos samenleeft met Muisgrijze ridderzwam (*T. terreum*). In loofbos ten slotte kan Stofzaad samenleven met diverse Ridderzwammen, waaronder Narcisridderzwam (*T. sulphureum*; figuur 15.5) en in mindere mate Witte ridderzwam (*T. album*), Witte duifridderzwam (*T. columbetta*) en Zeepzwam (*T. saponaceum*; figuur 15.17). Deze kennis heeft recent in de duinen geleid tot nieuwe vindplaatsen van Stofzaad door het systematisch afzoeken van groeiplaatsen met Narcisridderzwam (Roobeek & Spruijt 2012).



Figuur 15.5: Bloeiend Stofzaad (foto W. Ozinga) en vruchtlichamen van Narcisridderzwam met oude bloeiaren van Stofzaad (foto C. Roobeek).

Duin-dennenbossen

In het duingebied zijn veel dennenbossen aanplant om het stuivende duinzand vast te houden, maar tegenwoordig vindt in diverse duingebieden ook natuurlijke verjonging van dennen plaats. Bossen met Grove den hebben gemiddeld een rijkere mycoflora dan bossen met Zwarte den. Een belangrijk verschil met de meeste binnenlandse dennenbossen is de relatief goed gebufferd vermogen van de jonge bodem en de vaak afwijkende ondergroei, waarbij Zandzegge en/of Duinriet sterk op de voorgrond kunnen treden. Na ontkalking van de duinbodem zal de podzolvorming in duindennenbossen echter veel sneller verlopen dan in dennenbossen in het binnenland door het zeer geringe leemgehalte (De Waal n.p.). Duin-dennenbossen kunnen een rijke mycoflora herbergen, maar in praktijk geldt dat maar voor een klein deel van het areaal (5-10%).

Plekken met een rijke mycoflora zijn vooral te vinden op onder de volgende condities:

- Bos grenzend aan open, dynamische duinen (o.a. Schouwen);
- Waar in het bos een vochtige vallei aanwezig is (o.a. Schiermonnikoog, Vlieland);
- Bos grenzend aan gemaaid of begraasd kort duingrasland;
- Langs schelpenpaden en in mindere mate langs andere half-verharde paden.

Veel kenmerkende mycorrhizavormers en strooiselafbrekers komen vooral voor in dennenbossen op kalkhoudende bodem zoals Melkboleet (*Suillus granulatus*; figuur 15.6), Muisgrijze ridderzwam (*Tricholoma terreum*), Duinbosrussula (*Russula cessans*), Kopperode spijkerzwam (*Chroogomphus rutilus*; figuur 15.6) en Palingsteelmycena (*Mycena clavicularis*). Bij spontane bosontwikkeling zullen deze soorten grotendeels verdwijnen. Jonge spontaan opgeslagen dennenbosjes kunnen voor deze soorten op kleine schaal weer een nieuwe groeiplaats bieden. Daarnaast is duinnaaldbos van belang voor diverse naaldhoutbewoners zoals Optrullende strookzwam (*Antrodia ramentacea*), Duindennenzwam (*Diplomitoporus flavescens*), Rode plakkaatzwam (*Meruliopsis taxicola*), Roze dennenschorszwam (*Peniophora pini*). In het hoofdstuk 16 over naaldbossen met productiefunctie wordt uitgebreider ingegaan op het beheer van dennenbossen.



Figuur 15.6: Melkboleet (Suillus granulatus) en Kopperode spijkerzwam (Chroogomphus rutilus) zijn kenmerkend voor dennenbossen op kalkhoudende bodems met weinig strooiselophoping. Beide soorten komen tegenwoordig vooral voor in het kustgebied (foto W. Ozinga / D. Terwisscha).

Parkbossen en landgoederen aan de binnenduinrand

In de binnenduinrand komen diverse oudere parkachtige loofbossen voor op humeus zand met een rijke mycoflora. Goede voorbeelden zijn te vinden in de omgeving van Wassenaar (Eikenhorst, Raaphorst) en Haarlem (Elswout). Soorten die beschouwd kunnen worden als kwaliteitsindicator voor parkbossen en landgoederen aan de binnenduinrand zijn onder andere: Olijfkleurige slijmkop (*Hygrophorus persoonii*), Gladstelige heksenboleet (*Boletus queletii*), Roodnetboleet (*B. rhodoxanthus*), Glinsterende champignonparasol (*Leucoagaricus georginae*), Witte champignonparasol (*L. serenus*) en Grote aderbekkerzwam (*Disciotis venosa*). Voor een uitgebreidere bespreking van de mycoflora van parkachtige bossen en landgoederen wordt verwezen naar § 17.3 (Park- en stinzenbos).

Duinbossen in vochtige duinvalleien

Natuurlijke, vochtige berken-, elzen- en wilgenbosjes komen plaatselijk voor in beschutte duinvalleien en in de kwelzone van steile binnenduinen. Deze bosjes kunnen een rijke mycoflora herbergen met aan natte omstandigheden aangepaste mycorrhizavormers. In vochtige berkenbosjes gaat het om

soorten als Baardige melkzwam (*Lactarius torminosus*), Roodgrijze melkzwam (*Lactarius vietus*), Gele berkenrussula (*Russula claroflava*) en Kleine berkenrussula (*R. nitida*). In natte bossen met elzen en wilgen kunnen daarnaast specifieke elzen- en wilgenbegeleiders voorkomen als Elzenboleet (*Gyrodon lividus*), Rossige elzenmelkzwam (*Lactarius omphaliformis*), Rossige elzenzompzwam (*Alnicola celluloderma*), Fijnschubbige elzenzompzwam (*A. subconspersa*), Wilgenzompzwam (*A. macrospora*), Bruinrode zompzwam (*A. spadicea*) en Wilgenrussula (*Russula subrubens*). Een voorbeeld is te vinden in de kwelzone aan de binnenduinrand van Meijendel bij Wassenaar (Jalink & Nauta 2002a). Ook voor houtafbrekende paddenstoelen kunnen vochtige oudere duinbossen- en struwelen een rijk biotoop vormen (Heller & Keizer 1999). Voor een uitgebreidere bespreking van de mycoflora van Wilgenstruweel en Elzenbroekbossen wordt verwezen naar § 14.2.

Voorbeeldgebieden

Noord-Hollands duinreservaat, Terschelling, Schiermonnikoog, Lauwersmeer, Binnenduinrand bij Wassenaar;
Duin-dennenbossen: Bossen bij Hoorn, West-Terschelling, Schoorl.

Knelpunten en maatregelen

De hoogste mycologische diversiteit treedt in het beheertype 'Duinbos' op in gebieden met een gevarieerde vegetatiestructuur en met plaatselijk kalk tot aan het oppervlak. Door de hoge N-depositie in combinatie met het grotendeels wegvallen van konijnenvraat is er tegenwoordig sprake van (1) een versnelde bodemverzuring en een daarmee samenhangende ophoping van stikstofrijk organisch materiaal en (2) een versnelde successie vanuit open duin naar struweel. Dit leidt in duinbossen tot een nivellering van gradiënten.

Ophoping van stikstofrijk organisch materiaal

Met name de ophoping van stikstofrijk organisch materiaal en de hoge N-mineralisatie vormen een belangrijk knelpunt voor paddenstoelen (zie § 3.1.1). De kalk- en ijzerarme duinen in het Waddengebied verschillen in dit opzicht van de kalkrijke duinen. Doordat de duinen in het Waddengebied minder kalk en ijzer bevatten zal in de loop van de successie de P-beschikbaarheid sneller toenemen. Het gevolg is dat de duinen daar op verhoogd stikstofaanbod reageren (in de kalkrijke duinen blijft de plantengroei P-beperkt waardoor vergrassing uitblijft; Kooijman et al. 2010). Of mycorrhiza-vormende en strooisel afbrekende paddenstoelen op dezelfde manier reageren als vaatplanten behoeft nog aanvullend onderzoek. Een verder knelpunt in sommige duinbossen is de sterke toename van Gewone esdoorn ('*veresdoorning*') die eveneens leidt tot een verhoogde circulatiesnelheid van stikstof. Dit leidt tot een sterke afname van de mycologische diversiteit. Hierop wordt nader ingegaan in § 15.3.7.

Nivellering van gradiënten door versnelde successie

De in veel open plekken in duinbossen optredende uitbreiding van duinstruweel ('verstruweling') leidt tot een achteruitgang van paddenstoelen die afhankelijk zijn van een open vegetatiestructuur en/of van goed gebufferde bodems. Het is opvallend dat kenmerkende paddenstoelen van duinstruwelen, zoals Aardsterren, niet hebben geprofiteerd van de verstruweling. Ook deze soorten zijn waarschijnlijk gebaat bij een grotere bodemdynamiek (verstuiving, graafactiviteiten door konijnen).

Perspectieven voor herstel

De ongunstige effecten van de hoge stikstofdepositie kunnen deels gecompenseerd worden door een beheer dat gericht is op het herstel van de

oorspronkelijke verstuiwingsdynamiek (zie hoofdstuk 8) of als dit niet mogelijk is door een langdurig extra beheer waarbij de afvoer van verrijkt organisch materiaal centraal staat (zie ook Kooijman et al. 2010; Kooijman, Van der Hagen & Noordijk 2012). De perspectieven hiervoor lijken het beste in kalkrijke duinen. Voor een nadere bespreking van de effecten van mogelijke maatregelen in de bossen zelf wordt verwezen naar § 15.3.

15.2 Dennen-, eiken- en beukenbos (N15.02)

Karakteristiek

Het beheertype 'Dennen-, eiken- en beukenbos' omvat binnenlandse bossen op droge tot vochtige, zandige bodems met dennen, eiken, beuken en/of berken. De boomlaag bestaat voor maximaal 20% van het areaal uit boomsoorten die oorspronkelijk van buiten Europa zijn ingevoerd, zoals Amerikaanse eik, Fijnspar en Douglasspar. Grove den kan een natuurlijk onderdeel van deze bossen zijn, zodat ook gemengde dennenbossen onder dit beheertype vallen. De door naaldbomen gedomineerde bossen worden behandeld in hoofdstuk 16.

Een belangrijk verschil met de 'rijke bossen' in hoofdstuk 14 is het verschil in bodem en humusprofiel. Strooisel van Eik en met name Beuk wordt op basenarme bodems langzaam afgebroken. Hierdoor ontstaat een zure en overwegend organische humusvorm variërend van moder tot mor. Bij een ongestoorde ontwikkeling is sprake van ophoping van organisch materiaal en een soortenarme vegetatie. Aanwezigheid van boomsoorten met makkelijker afbreekbaar strooisel, zoals Linde op leemhoudende bodems, zorgt voor een mildere, beter gemengde, humus en een iets soortenrijkere vegetatie. Natuurlijke processen zoals windworp en begrazing kunnen voor variatie in structuur zorgen, maar vaak is een aanvullend menselijk beheer nodig om gevarieerde bosstructuur te verkrijgen.

15.2.1 Mycoflora in relatie tot bostypen

De diversiteit aan paddenstoelen (met name mycorrhiza-vormende paddenstoelen) in 'Dennen-, eiken- en beukenbos' kan in potentie zeer groot zijn en ruim 350 soorten hebben een voorkeur voor droge bossen op voedselarme zand- of leembodem. Tegenwoordig is deze rijkdom in het bos grotendeels teruggedrongen tot kleine plekjes met weinig strooiselophoping zoals boswallen en schrale bospaden en circa 20% van de soorten is tegenwoordig vrijwel beperkt tot lanen en schrale bermen met bomen (zie § 19.7).

Binnen dit beheertype komen drie Natura 2000 habitattypen voor die vooral verschillen in bodemtype en klimaat. Voor de bespreking van de mycoflora sluiten we aan bij deze Natura 2000 habitattypen, maar de hier besproken eenheden zijn iets ruimer omgrensd dan de habitattypen: Ze hebben niet alleen betrekking op oude bossen, maar ook op jongere bossen.

- Berken-Eikenbossen op leemarme zandgrond (omvat 'Oude eikenbossen' H9190)
- Beuken-Eikenbossen op leemhoudende bodem (omvat Beuken-Eikenbossen met Hulst H9120)
- Veldbies-Beukenbos (H9110)

Een belangrijk deel van de variatie in de mycoflora hangt niet zozeer samen met het bostype, maar met de eigenschappen van het humusprofiel. Hierbij treedt in de drie bostypen een parallelle ontwikkeling op die hierna in een aparte paragraaf besproken wordt (§ 15.2.2).

Berken-Eikenbossen op leemarme zandgrond

Berken-Eikenbossen op leemarme zandgrond omvatten bossen op van nature zeer nutriëntenarme, leemarme en basenarme zandgrond, zoals stuifzand en leemarm dekzand. Bodemkundig gaat het om humuspodzolen, leemarme vaaggronden en moderpodzolen met zanddek. De boomlaag wordt gedomineerd door Zomereik en Ruwe berk en in mindere mate Grove den, Wintereik en Beuk. De ondergroei is door de arme, zure bodem doorgaans soortenarm en bestaat vooral uit zuurminnende dwergstruiken, grassen en mossen. Mede dankzij de geringe beschikbaarheid van nutriënten (met name stikstof) kan de rijkdom aan mycorrhizapaddenstoelen zeer groot zijn. Het habitattype is beperkt tot het Noordwest-Europese laagland en gebieden met een goed ontwikkelde paddenstoelenflora zijn in internationaal opzicht van groot belang. Het Natura 2000 habitattype is beperkt tot bossen waarvan de bosgroeiplaats ouder is dan 150 jaar, maar voor de beschrijving van de mycoflora hanteren we een iets ruimere omgrenzing inclusief jongere bossen.

De Berken-Eikenbossen met de hoogste actuele rijkdom aan paddenstoelen zijn in het algemeen ontstaan in reliëfrijke delen van het heide- en stuifzandlandschap en worden gekenmerkt door een schrale, mosrijke ondergroei met weinig strooiselophoping. Vaak zijn ze ontstaan als strubbenbossen onder invloed van intensieve begrazing. De strubbenbossen hielden lang een open structuur onder invloed van begrazing, hakhoutbeheer en/of strooiselwinning (Weeda et al. 2000-2005; Smeenge 2006; Bijlsma, den Ouden & Siebel 2009; Den Ouden 2009).

Vegetatiekundig worden alle bossen van dit habitattype gerekend tot het Berken-Eikenbos (*Betulo-Quercetum roboris*), de schrale, mosrijke vorm tot de subassociatie van korstmossen (Gaffeltandmos-Eikenbos, subassociatie *cladonietosum*). Vooral Eikenstrubben behorende tot deze mosrijke vorm waren in het verleden zeer rijk aan mycorrhizapaddenstoelen (Barkman 1975; Jansen 1981). In proefvlakken van 1000 m² konden in de zeventiger jaren 100-135 soorten aangetroffen worden, waarvan het merendeel bestond uit mycorrhiza-vormende paddenstoelen (Jansen 1981). Kenmerkende soorten zijn onder andere Witte duifridderzwam (*Tricholoma columbetta*), Glanzende ridderzwam (*T. portentosum*), Indigoboleet (*Gyroporus cyanescens*; figuur 15.7) en Zwavelmelkzwam (*Lactarius chrysorrheus*; figuur 15.10). Vooral de rijkdom aan Stekelzwammen was vroeger kenmerkend voor dit bostype (Jansen 1981; Arnolds 2003). Het gaat hierbij om soorten als Wollige, Scherpe, Gezoneerde, Fluwelige, Eiken-, Blauwvoet-, en Avondroodstekelzwam (*Phellodon confluens*, *Hydnellum compactum*, *H. concrescens*, *H. spongiosipes*, *Sarcodon underwoodii*, *S. scabrosus*, en *S. joeides*; figuur 4.2). Deze soorten zijn in de twintigste eeuw sterk achteruitgegaan en zijn tegenwoordig grotendeels teruggedrongen tot schrale lanen en wegbermen met oude eiken en beuken (zie § 19.7).



Figuur 15.7: De Indigoboleet (Gyroporus cyanescens) is een kenmerkende soort van Berken-Eikenbossen op zeer voedselarme bodem met vrijwel geen strooiselophoping. Ze komt vooral voor in voormalige stuifzandgebieden (foto H. Huijser).

Oude eiken kunnen een hoge rijkdom aan houtafbrekende paddenstoelen herbergen met soorten als Biefstukzwam (*Fistulina hepatica*) en de zeldzamere Eikenvuurzwam (*Fomitiporia robusta*) en Eikenweerschijnzwam (*Pseudoinonotus dryadeus*) (Jansen 1981; Veerkamp 1999; Veerkamp 2005). Veel van deze soorten komen vooral voor in bossen met een open structuur en hebben een voorkeur voor parkbossen (§ 17.3) en lanen (§ 19.7).

Beuken-Eikenbossen op leemhoudende bodem

Beuken-Eikenbossen omvatten bossen op zwak tot sterk leemhoudende bodems, zoals leemhoudend dekzand, stuwwalmateriaal en löss. De boomlaag wordt gedomineerd door Zomereik, Wintereik en/of Beuk. Beuken-Eikenbossen nemen hiermee een tussenpositie in tussen enerzijds Berken-Eikenbossen en anderzijds Eiken-haagbeukenbossen (§ 14.3). Ten opzichte van 'Berken-Eikenbossen op leemarme zandgrond' komen deze Beuken-Eikenbossen voor op bodems met een iets betere basenverzadiging waarin vaak een moderpodzol ontstaan is. Ten opzichte van de Eiken-Haagbeukenbossen komen de Beuken-Eikenbossen voor op plekken zonder of met een geringe grondwaterinvloed. Op deze bodems is de Beuk concurrentiekrachtiger dan op leemarme bodems en zal eerder in de successie gaan domineren ten koste van Zomereik. In Nederland is door intensief bosbeheer de dominantie van beuk in veel bossen op leemhoudende grond teruggedrongen, maar bij extensivering van het beheer neemt de dominantie vanzelf weer toe (Weeda et al. 2000-2005; Bijlsma et al. 2008; den Ouden & Mohren 2010). In tegenstelling tot het habitatype 'Oude eikenbossen' is bij dit bostype veel hakhout in de loop van de 20^e eeuw omgevormd naar multifunctioneel bos met Douglasspar of Lariks (Bijlsma et al. 2008).

Het Natura 2000 habitatype is beperkt tot bossen waarvan de boomlaag en/of de bosgroeiplaats oud is, maar voor de beschrijving van de mycoflora hanteren we een iets ruimere omgrenzing inclusief jongere bossen. De naam van dit Natura 2000 habitatype is wat verwarrend doordat Hulst niet kenmerkend is voor dit habitatype: ze kan in dit type ontbreken en ze komt ook in toenemende mate voor in het habitatype Oude eikenbossen. Kenmerkende vaatplanten voor dit habitatype zijn Dalkruid (*Maianthemum*

bifolium), Gewone salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*), Lelietje-vandalen (*Convallaria majalis*) en Witte klaverzuring (*Oxalis acetosella*).

Bossen van dit habitatype waarin naast Beuk ook andere boomsoorten (met name Zomer- en Wintereik) een rol spelen, worden vegetatiekundig gerangschikt onder het Beuken-Eikenbos (*Fago-Quercetum*).

In vergelijking met Berken-Eikenbossen ligt de soortenrijkdom in Beuken-Eikenbos in dezelfde orde van grootte (70-140 soorten per 1000 m²; Jansen 1981; Veerkamp 2005). Over het algemeen is het aandeel strooiselafbrekers en houtafbrekers hoger terwijl het aandeel mycorrhiza-vormende paddenstoelen vaak iets lager is (Jansen 1981; Veerkamp 1999). Ten opzichte van Berken-Eikenbossen worden de Beuken-Eikenbossen vooral gekenmerkt door soorten van mineralogisch iets rijkere bodems zoals, Grauwe amaniet (*Amanita excelsa*), Ruwe russula (*Russula virescens*; figuur 15.8), Hoorn-van-overflow (*Craterellus cornucopioides*; figuur 15.9), Vergelende russula (*R. puellaris*), Gele stekelzwam (*Hydnum repandum*; figuur 15.8), Donkere watermelkzwam (*Lactarius subumbonatus*), Klimoptaailing (*Marasmius epiphylloides*) en zeldzaamheden als Goudgele koraalzwam (*Ramaria aurea*).



Figuur 15.8: Twee soorten met een voorkeur voor bossen op zwak-zure, leemhoudende bodem. Links: Gele stekelzwam (*Hydnum repandum*; foto W. Ozinga); rechts: Ruwe russula (*Russula virescens*; foto H. Huijser).

De vormen van het Beuken-Eikenbossen met de rijkste mycoflora liggen vooral op een relatief basenrijke bodem met een goede vochtvoorziening (Veerkamp 2005). Het gaat hierbij om overgangen naar Kleibossen en Eiken-Haagbeukbossen (beheertypen 14.1 en 14.3). Ook op kleinere schaal kunnen plaatsen waar goed gebufferde leem aan de oppervlakte komt een rijke mycoflora herbergen. Kansrijke locaties zijn in het veld te herkennen aan het voorkomen van planten als Ruige veldbies (*Luzula pilosa*), Fraai hertshooi (*Hypericum pulchrum*), Bleeksporig bosviooltje (*Viola riviniana*), Havikskruiden (*Hieracium spec.*) en zeldzaamheden als Knollathyrus (*Lathyrus montanus*) en Klein wintergroen (*Pyrola minor*) (Weeda et al. 2000-2005). Voorbeelden zijn te vinden bij de Havelterberg, Landgoed Staverden en de Leemkuilen bij Dorst.

Bossen op zandgrond met volledige dominantie van Beuk worden gerekend tot het Bochtige smele-Beukenbos (*Deschampsio-Fagetum*). Deze naam is in zoverre misleidend dat er nooit sprake is van een gesloten tapijt van Bochtige smele. De ondergroei van dit bostype is juist opvallend open en arm aan vaatplanten. Een voor paddenstoelen belangrijke vorm van het Bochtige smele-Beukenbos is de subassociatie met Kussentjesmos en Struikhei (subassociatie *leucobryetosum*), dat ook wel Kussentjesmos-Beukenbos wordt genoemd. Kussentjesmos-Beukenbos komt vooral voor op voedselarme en

slechts zwak lemige bodems met een mormoder, bijvoorbeeld in het stuwwallenlandschap. Dankzij de schrale, mosrijke ondergroei lijkt Kussentjesmos-Beukenbos in veel opzichten op de hierboven beschreven eikenstrubben. De Kussentjesmos-Beukenbossen hebben vroeger waarschijnlijk ook een met eikenstrubben vergelijkbare mycoflora gehad (Arnolds et al. 1994), maar hierover is minder bekend. Voor een deel gaat het om dezelfde kenmerkende soorten, maar daarnaast komen ook enkele specifiek aan Beuk gebonden mycorrhizavormers voor zoals de algemene Grijsgroene melkzwam (*Lactarius blennius*), Beukenrussula (*Russula fellea*), Stevige braakrussula (*Russula mairei*) en diverse zeldzamere soorten (tabel 15.2).

Net als bij Berken-Eikenbossen op leemarme zandgrond is de hoogste rijkdom aan paddenstoelen vaak te vinden in reliëfrijke gebieden met weinig strooiselophoping. Bij een dichter wordende boomlaag en bij een toenemende dominantie van Beuk neemt de rijkdom aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen over het algemeen iets af (Veerkamp 2005). Dit geldt zelfs voor de soortenrijke bossen op een lemige bodem. Dit hangt waarschijnlijk samen met het verschil in strooisel tussen Eik en Beuk. Onder Beuk krijgt de F-horizon een gelaagde structuur en vormt zich in vergelijking met Eik een relatief dikke Hh-laag (zie figuur 15.13 en 15.14).

Veldbies-Beukenbos

Het Veldbies-Beukenbos (*Luzulo luzuloides-Fagetum*) is een submontaan Beuken-Eikenbos dat in het uiterste zuidoosten van Zuid-Limburg op een zeer klein oppervlak voorkomt. Het is beperkt tot relatief hooggelegen plateaugedeelten (> 150 m boven zeeniveau) en daarbinnen tot één specifiek type groeiplaats: vuursteeneluvium met een lössdek. Vuursteeneluvium is een voedselarm tot matig voedselarm, zuur, lemig substraat dat rijk is aan vuursteen en is ontstaan door de verwerking van siliciumrijke kalksteen. De ondergroei is arm aan vaatplantensoorten en wordt gekenmerkt door Witte veldbies (*Luzula luzuloides*), Kranssalomonszegel (*Polygonatum verticillatum*) en Mispel (*Mespilus germanicus*). Door de aanwezigheid van een lössdek en een hoog aandeel van boom- en struiksoorten met goed verterend bladstrooisel, zoals Ruwe berk, Haagbeuk en Wilde lijsterbes (zie tabel 2.2), is het ectorganische humusprofiel op veel plaatsen vrij dun. De organische stof wordt hier door een actieve bodemfauna gemengd met de minerale delen (Ah-horizont). De tendens tot podzolering is hierdoor beperkt in vergelijking met de twee andere bostypen. Op sommige plaatsen is het ectorganische humusprofiel wat dikker met plantensoorten als Blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*).

De combinatie van een lemige bodem met plaatselijk weinig strooiselophoping en een vochtig microklimaat draagt bij aan een potentieel zeer hoge rijkdom aan paddenstoelen. Zo werden in een proefvlak van 1000 m² in het bosreservaat Vijlenerbos 163 soorten vastgesteld waarbij alle functionele groepen goed vertegenwoordigd waren (Veerkamp 1999; Veerkamp 2005). In totaal werden 29 soorten mycorrhiza-vormende paddenstoelen waargenomen (18%). Het zwaartepunt ligt bij soorten van voedselarme tot matig voedselrijke bossen met bedreigde soorten als Bloedrode gordijnzwam (*Cortinarius sanguineus*), Ametistcantharel (*Cantharellus amethysteus*), Hoorn-van-overflow (*Craterellus cornucopioides*) en Droge slijmkop (*Hygrophorus penarius*). De hoogste aantallen mycorrhizavormers komen voor in de iets minder verzuurde, lemige delen met een relatief dun humusprofiel. Ook bij de strooiselafbrekers komen naast soorten van armere bodems, soorten voor van wat rijkere bodems zoals Rondsporige satijnzwam (*Entoloma juncinum*). In tegenstelling tot de mycorrhizavormers worden bij

de strooiselafbrekende soorten de hoogste aantallen juist aangetroffen in de delen met een iets dikker humusprofiel. Houtafbrekende paddenstoelen zijn met 86 soorten (53%) opvallend goed vertegenwoordigd in het Vijlenerbos.



Figuur 15.9: De Hoorn-van-overvloed (Craterellus cornucopioides) is een soort van bossen op leemhoudende bodems die sterk achteruitgegaan is als gevolg van vermessing en/of verzuring (foto H. Huijser).

Kenmerkende soorten

Op de Nederlandse lijst van typische soorten worden voor vijf Natura 2000-habitattypen ook paddenstoelen genoemd. Eén van die habitattypen zijn de 'Oude eikenbossen'. Voor dit habitatype worden bij de typische soorten vier soorten paddenstoelen genoemd: Hanenkam (*Cantharel*, *Cantharellus cibarius*; figuur 15.10), Regenboogrussula (*Russula cyanoxantha*), Smakelijke russula (*Russula vesca*) en Zwavelmelkzwam (*Lactarius chrysorrheus*; figuur 15.10). Deze paddenstoelen maken dus deel uit van de kwaliteit die volgens de aanwijzingsbesluiten moet worden beschermd. Het gaat hierbij om het voorkomen in het bos (en dus niet langs padranden). Naast deze 4 soorten zijn er diverse andere goede kwaliteitsindicatoren onder de paddenstoelen die vergelijkbare (of nog strengere) eisen stellen aan hun leefgebied. Een overzicht van kwaliteitsindicatoren wordt gegeven in tabel 15.2.



Figuur 15.10: Twee paddenstoelensorten die in Nederland gebruikt worden voor de monitoring van de kwaliteit van het Natura 2000 habitatype 'Oude eikenbossen': de Zwavelmelkzwam (Lactarius chrysorrheus) en de Hanekam (Cantharellus cibarius) (foto's W. Ozinga / D. Terwisscha).

Tabel 15.2: Kwaliteitsindicatoren voor het beheertype 'Dennen-, eiken- en beukenbos'. Het gaat om een kleine selectie van de ruim 350 kenmerkende soorten. Toelichting kolom "N2000 soort": X= aangewezen als typische soort; V= voorstel. Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	FR	R Lijst	Nederlandse naam
Voorkeur Berken-Eikenbos op leemarme bodem				
- Mycorrhizavormer				
<i>Cantharellus cibarius</i>	X	A	GE	Hanenkam
<i>Cortinarius bolaris</i>	V	VA	KW	Roodschubbige gordijnzwam
<i>Cortinarius helvolus</i>		VA	TNB	Oranje eikengordijnzwam
<i>Cortinarius lividochraceus</i>	V	MA	BE	Rimpelige gordijnzwam
<i>Gyroporus cyanescens</i>	V	MA	BE	Indigoboleet
<i>Hydrellum compactum</i>	V	Z	EB	Scherpe stekelzwam
<i>Hydrellum concrescens</i>	V	VA	KW	Gezoneerde stekelzwam
<i>Hydrellum spongiosipes</i>	V	VA	KW	Fluwelige stekelzwam
<i>Inocybe sambucina</i>		Z	EB	Witte heidevezelkop
<i>Lactarius camphoratus</i>		A	TNB	Kruidige melkzwam
<i>Lactarius chrysorrheus</i>	X	A	TNB	Zwavelmelkzwam
<i>Leccinum quercinum</i>		VA	TNB	Eikenboleet
<i>Phellodon confluens</i>	V	MA	KW	Wollige stekelzwam
<i>Phellodon melaleucus</i>	V	MA	BE	Tengere stekelzwam
<i>Phellodon niger</i>	V	VZ	BE	Blauwzwarte stekelzwam
<i>Russula cyanoxantha</i>	X	ZA	TNB	Regenboogrussula
<i>Russula vesca</i>	X	A	TNB	Smakelijke russula
<i>Sarcodon joeides</i>	V	MA	BE	Avondroodstekelzwam
<i>Sarcodon lepidus</i>	V	Z	KW	Fraaie stekelzwam
<i>Sarcodon scabrosus</i>	V	VA	KW	Blauwvoetstekelzwam
<i>Sarcodon underwoodii</i>		UZ	EB	Eikenstekelzwam
<i>Tricholoma columbetta</i>	V	MA	BE	Witte duifridderzwam
<i>Tricholoma saponaceum</i>		VA	KW	Zeeppzwam
<i>Tricholoma sulphureum</i>		A	TNB	Narcisridderzwam
<i>Tylopilus felleus</i>		VA	KW	Bittere boleet
<i>Xerocomus pelletieri</i>		Z	BE	Goudplaatzwam
- Groot-houtafbrekers (necrotroof)				
<i>Laetiporus sulphureus</i> (figuur 3.5)		ZA	TNB	Zwavelzwam
<i>Pseudoinonotus dryadeus</i>	V	MA	BE	Eikenweerschijnzwam
<i>Daedalea quercina</i>		A	TNB	Doolhofzwam
<i>Fistulina hepatica</i>	V	A	TNB	Biefstukzwam
<i>Grifola frondosa</i>		A	TNB	Eikhaas
Voorkeur Beuken-Eikenbos of Veldbies-Beukenbos				
- Mycorrhizavormer				
<i>Amanita virosa</i>	V	VZ	BE	Kleverige knolamaniet
<i>Cantharellus amethysteus</i>		UZ	GE	Ametistcantharel
<i>Cortinarius porphyropus</i>		VZ	TNB	Purpersteelgordijnzwam
<i>Cortinarius sanguineus</i>		Z	BE	Bloedrode gordijnzwam
<i>Hydnum repandum</i>	V	VA	KW	Gele stekelzwam
<i>Lactarius serifluus</i>		MA	TNB	Donkere watermelkzwam
<i>Lactarius subumbonatus</i>		VZ	TNB	Lichte watermelkzwam
<i>Ramaria aurea</i>	V	ZZ	BE	Goudgele koraalzwam
<i>Russula fellea</i>		A	TNB	Beukenrussula
<i>Russula virescens</i>		MA	KW	Ruwe russula
<i>Tricholoma ustale</i>		A	TNB	Beukenridderzwam
- Groot houtafbreker (necrotroof)				
<i>Ganoderma lucidum</i>		VA	KW	Gesteelde lakzwam
<i>Hericium erinaceus</i>	V	MA	BE	Pruikzwam
<i>Inonotus cuticularis</i>		VA	KW	Dunne weerschijnzwam
<i>Mensularia nodulosa</i>		MA	TNB	Beukenweerschijnzwam
<i>Hericium cirrhatum</i>	V	VZ	BE	Gelobde pruikzwam
<i>Hericium coralloides</i>	V	Z	GE	Kammetjesstekelzwam
Overige kwaliteitsindicatoren droge bossen				
- Mycorrhizavormer (N = ook regelmatig met naaldbomen, zie hst 16)				
<i>Amanita gemmata</i> N		A	TNB	Narcisamaniet
<i>Amanita porphyria</i> N		VA	KW	Porfieramaniet
<i>Astraeus hygrometricus</i>		VZ	BE	Weerhuisje

<i>Boletus calopus</i>		VZ	BE	Pronksteelboleet
<i>Boletus edulis</i> N		ZA	TNB	Gewoon eekhoortjesbrood
<i>Boletus erythropus</i>		A	TNB	Gewone heksenboleet
<i>Cantharellus tubaeformis</i>		MA	KW	Trechtercantharel
<i>Chalciporus piperatus</i> N		A	TNB	Peperboleet
<i>Cortinarius alboviolaceus</i>		VA	KW	Lila gordijnzwam
<i>Cortinarius cinnamomeus</i> N		VA	TNB	Kaneelkleurige gordijnzwam
<i>Cortinarius fusisporus</i> N		VA	TNB	Zandpadgordijnzwam
<i>Cortinarius purpureus</i>		Z	BE	Bloedplaatgordijnzwam
<i>Cortinarius rubellus</i> N		MA	TNB	Fraaie gifgordijnzwam
<i>Cortinarius vibratilis</i>		MA	KW	Gele galgordijnzwam
<i>Cortinarius violaceus</i>		VZ	TNB	Violette gordijnzwam
<i>Craterellus cornucopioides</i>		ZZ	EB	Hoorn-van-overflow
<i>Elaphomyces muricatus</i>		VA	KW	Stekelige hertentruffel
<i>Inocybe jacobii</i>		MA	TNB	Vals poedersteeltje
<i>Inocybe lanuginosa</i>		VA	KW	Gewone wolvezelkop
<i>Lactarius trivialis</i> N		VZ	KW	Forse melkzwam
<i>Lactifluus vellereus</i>		VA	KW	Schaapje
<i>Leccinum versipelle</i>		MA	KW	Oranje berkenboleet
<i>Otidea onotica</i>		VA	KW	Gewoon varkensoor
<i>Russula nigricans</i>		ZA	TNB	Grofplaatrussula
- Strooiselafbreker				
<i>Cystoderma carcharias</i>		VZ	BE	Vleeskleurige korrelhoed
<i>Leotia lubrica</i> N		A	TNB	Groene glibberzwam
<i>Mycena sanguinolenta</i> N		ZA	GE	Kleine bloedsteelmycena
<i>Rhodocollybia maculata</i>		ZA	TNB	Roestvlekkenzwam
- Parasiet op andere paddenstoelen				
<i>Elaphocordyceps capitata</i>		Z	BE	Ronde truffelknotszwam
<i>Elaphocordyceps longisegmentis</i>		MA	KW	Grootsporige truffelknotszw.
<i>Elaphocordyceps ophioglossoides</i>		VA	TNB	Zwarte truffelknotszwam

Voorbeeldgebieden

- Berken-Eikenbos op leemarme bodem: Veluwezoom, omgeving Otterloo, Grebbeberg (Rhenen) en diverse andere plaatsen op de Utrechtse Heuvelrug) Goois Natuurreservaat, Dwingelderveld, Sekmeer Gietenerveld;
- Beuken-Eikenbos op leemhoudende bodem: Asserbos, Boekweitenveentje, Dwingelderveld, Havelterberg, Leemputten bij Staverden, Doorwerth (met Kussentjesmos op grindkoppen op rand van stuwwal van Arnhem), Stuwwallen Rijk van Nijmegen Duivelsberg, St. Jansbos, Landgoed de Utrecht (Tilburg);
- Veldbies-Beukenbos: Vijlenerbos;
- Oud bos met een bosbesrijke ondergroei: Dwingelderveld, Mensingebos, Bos bij Terletse Heide, Omgeving Hoenderloo;
- Oud bos met veel houtafbrekers: Speulderbos en Oevermansbosje.

15.2.2 Mycoflora in relatie tot het humusprofiel

Ondanks de verschillen in bodem tussen de drie besproken bostypen, vindt er een enigszins vergelijkbare ontwikkeling plaats van het humusprofiel en de vegetatie. Bij de classificatie van plantengemeenschappen uit zich dit in een parallelle reeks subassociaties. Ook bij de mycoflora zijn er parallelle patronen zichtbaar die samenhangen met de kenmerken van het humusprofiel. Deze paragraaf geeft een beknopt overzicht van de ontwikkelingen in droge bossen.

Jonge tot middeloude humusprofielen met dunne L- en F-laag

Plekken met weinig strooiselophoping worden vaak gekenmerkt door een goed ontwikkelde moslaag met soorten van schralere omstandigheden zoals Struikhei, Kraaihei, Kussentjesmos (*Leucobryum glaucum*), Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) en Gerimpeld gaffeltandmos (*D.*

polysetum). Op reliëfrijke of geëxponeerde plekken met een open boomlaag kan dit mosrijke stadium met een laag gehalte aan organische stof (en vaak vrijwel zonder podzolering) zich lang handhaven. Deze 'oudere bossen met een jong humusprofiel' kunnen zeer rijk zijn aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen (zie verderop).



Figuur 15.11: De Rimpelige gordijnzwam (Cortinarius lividochraceus) is een kenmerkende soort van oudere bossen (Beuk, Eik, Linde) op zandige of lemige bodems met weinig strooiselafhoping (foto W. Ozinga).

Jonge tot middeloude humusprofielen met een dikke F-laag

Bij iets oudere bosopstanden neemt de gelaagdheid in het humusprofiel geleidelijk toe en ontstaat er meer variatie voor met name strooiselafbrekende paddenstoelen. Door de hoge N-depositie hebben de meeste droge bossen in Nederland tegenwoordig een dikke, uniforme en stikstofrijke F-laag en een hoge bedekking van grassen, varens, zwarte bramen en/of struiken. Dergelijke bossen zijn arm aan paddenstoelen en vooral het aantal mycorrhizapaddenstoelen is laag met vaak slechts 5-15 soorten per 1000m² (Jansen 1981; Arnolds 1988; Keizer 1997; Ozinga & Arnolds 2003; Veerkamp 2005). Ook de diversiteit aan strooiselafbrekende paddenstoelen in Nederlandse bossen met een dikke stikstofrijke F-laag is vaak gering in vergelijking vergelijkbare bossen in het buitenland, met stikstofminnende soorten als Roodbruine schijnridderzwam (*Lepista flaccida*), Knotsvoetrechtterzwam (*Clitocybe clavipes*), Tweekleurige trechterzwam (*C. metachroa*), Nevelzwam (*C. nebularis*) en Grote stinkzwam (*Phallus impudicus*). Karakteristieke strooiselafbrekers van voedselarme morbodems zoals Kleine bloedsteelmycena (*Mycena sanguinolenta*; figuur 2.9) en Vleeskleurige korrelhoed (*Cystoderma carcharias*; figuur 15.12) zijn in middeloude bossen juist achteruitgegaan.

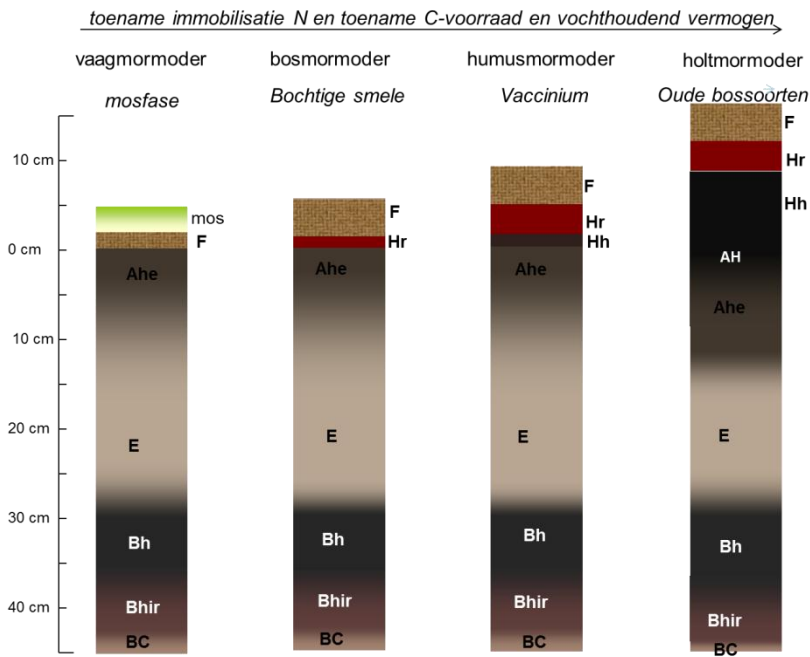


Figuur 15.12: De Vleeskleurige korrelhoed (Cystoderma carcharias) is een karakteristieke strooiselafbrekers van voedselarme morbodems onder zowel loof- als naaldhout (foto H. Huijser).

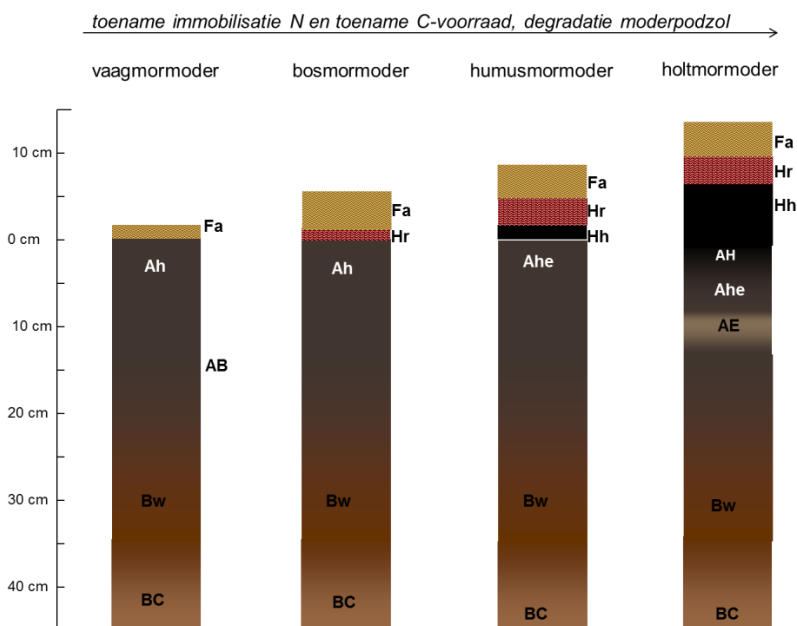
In middeloude bossen op voedselarme zandgrond waarin de F-laag goed ontwikkeld is en waar bovendien relatief veel licht beschikbaar is op de bodem kan een vrij hoge abundantie van Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) een natuurlijk stadium in de successie zijn (Emmer 1995). Door de hoge stikstofdepositie komt Bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) echter eerder en in veel sterkere mate tot dominantie. Ook zijn er aanwijzingen dat na stikstofbemesting het stadium met Bochtige smele moeilijker overgaat in een volgend stadium met Bosbes (Strengbom & Nordin 2008). Zoals beschreven in § 3.1.1 heeft bladstrooisel van dit gras een sterk remmende werking op de groei van mycorrhiza-vormende paddenstoelen.

Middeloude humusprofielen met een zich ontwikkelende H-laag

Indien de stikstofdepositie niet te hoog is, vormt zich in iets oudere bossen van 80-150 jaar vaak een dikke amorfe humuslaag (Hh-laag) waarin Bosbessen (*Vaccinium*) tot dominantie kan komen. In dit successiestadium neemt de totale hoeveelheid stikstof en fosfaat in het humusprofiel weliswaar toe, maar de beschikbaarheid hiervan is een stuk lager doordat een groot deel van de N en P wordt vastgelegd in moeilijk afbreekbare organische verbindingen (recalcitrante humus, met name in de Hh-laag). Bovendien neemt dankzij de dikke humuslaag het vochthoudend vermogen van de bodem toe zodat de veerkracht tegen weersextremen toeneemt (Emmer 1995; Hommel et al. 2002; Ponge 2003; Sevink & De Waal in Fanta et al. 2010). In vergelijking met bossen waarin de ondergroei gedomineerd wordt door Bochtige smele, kunnen bossen met een ondergroei van Rode- en Blauwe bosbes iets rijker zijn aan paddenstoelen, vooral op leemhoudende bodems, in reliëfrijke delen (met minder strooiselophoping) en aan de randen van paadjes en oude wildwissels (Ozinga 2001, 2009; Veerkamp 2005; Clemmensen et al. 2013).



Figuur 15.13: Ontwikkeling van het humusprofiel in habitattype 'Oud eikenbos' op een humuspodzol op leemarm zand.



Figuur 15.14: Ontwikkeling van het humusprofiel in habitattype 'Beuken-Eikenbos met Hulst' op zwak lemige en lemige zanden met moderpodzolen. Onder beuk (in dit voorbeeld) krijgt de F-horizon een gelaagde structuur (Fa) terwijl de F-laag van eiken luchtiger is. Onder beuk vormt zich een relatief dikke Hh-laag.

Oudere humusprofielen met een dikke H-laag

Op meer dan 150 jaar oude bosgroeiplaatsen kunnen zich humusprofielen ontwikkelen met een zeer dikke amorfe Hh-laag, die worden aangeduid als holtmormoders. Voorbeelden zijn te vinden in het Norgerholt en het Mantingerbos. Op sterk lemige bodems zijn oude humusprofielen over het

algemeen minder dik en heeft de H-laag een sterk moderachtig karakter. In de oudste fase zal onder oude Beuken een deel van de humus vervloeien met de minerale humuslaag (vorming van een AH-laag).

In het buitenland zijn aanwijzingen gevonden dat in oude bossen met een mull-profiel de activiteit van de bodemfauna toeneemt en er enige vermodering plaatsvindt (doordat de strooiselproductie dan maximaal is) en dat het humusprofiel in de aftakelingsfase weer een sterker mull-karakter krijgt. De veranderingen in de aftakelingsfase kunnen verklaard worden door bodemroering door vallende bomen, een veranderend lichtklimaat en door een afname in de strooiselproductie (Ponge 2003; De Waal, n.p.). In oude bossen met een dikke amorfe humuslaag is het aandeel mycorrhiza-vormende paddenstoelsoorten in Nederland vaak relatief laag (Jansen 1981; Veerkamp 1999; Veerkamp 2003; Veerkamp 2005). De oorzaken hiervan worden nog onvoldoende begrepen en de interactie tussen de ontwikkeling van het humusprofiel en de mycoflora vormt een belangrijk kennislacune (zie hoofdstuk 20, lacune A3).

Oude bossen met weinig strooiselophoping

In gebieden in het buitenland met minder luchtvervuiling kunnen ook oudere bossen zeer rijk zijn aan paddenstoelen, inclusief veel mycorrhiza-vormers (Visser 1995; Humphrey et al. 2000; Rassi et al. 2001; Ainsworth 2004; Gärdenfors 2005; Kålås et al. 2006; Peay, Kennedy & Bruns 2011). Het gaat hierbij vaak om zeer oude bosgroeiplaatsen met een relatief open boomlaag en een geringe strooiselophoping. Er zijn aanwijzingen dat oudere successiestadia ook in Nederland onder bepaalde omstandigheden een rijkere mycoflora kunnen hebben. Dit is onder ander waargenomen in het bosreservaat Deelense Start, (Veerkamp 2005). In kader 15.2 wordt een overzicht gegeven van de belangrijkste randvoorwaarden voor een geringe strooiselophoping in oude bossen. Oude en mycologisch rijke bossen die aan deze voorwaarden voldoen komen in Nederland vrijwel niet voor. Wel wordt in diverse parken en landgoederen aan deze voorwaarden voldaan (zie § 17.3) en op kleinere schaal in schrale lanen (§ 19.7).

Kader 15.2: De belangrijkste factoren die bij kunnen dragen aan een geringe strooiselophoping in oude bossen op arme zandgrond:

- Plaatselijk komen condities voor waar de aanvoer van vers strooisel geringer is, bijvoorbeeld door een open boomlaag in combinatie met windwerking, de aanwezigheid van reliëf of door afvoer van organisch materiaal (hakhoutbeheer met een lange continuïteit, verwijderen van strooisel);
- De bodem is iets beter (zwak tot matig) gebufferd met daardoor een snellere strooiselvertering;
- Variatie in de bosstructuur met bomen in verschillende leeftijdsklassen en met kleine open plekken (bijvoorbeeld in stukjes bos in de aftakelingsfase);
- Variatie in de soortensamenstelling van de boomlaag met een hoog aandeel eik (bij een toenemende dominantie van beuk neemt op arme zandgrond de rijkdom aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen af; Veerkamp 2005);
- Aanwezigheid van kleinschalige bodemdynamiek die periodiek mineraalrijke, beter gebufferde bodemlagen aan de oppervlakte brengt. Het kan hierbij gaan om natuurlijke dynamiek (wortelkluiten, oude wildwissels) of om menselijke graafactiviteiten. Dergelijke bodemdynamiek zorgt voor een pleksgewijze verjonging van de bodem

waardoor weer humusarme micromilieus ontstaan. In het Neuenburger Urwald is bijvoorbeeld waargenomen dat juist op deze plekken de rijkdom aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen groot kan zijn (Veerkamp 1999). Ook in de zeer oude bosgroeiplaats Norgerholt zijn de groeiplaatsen van mycorrhiza-vormende paddenstoelen geconcentreerd op plaatsen waar de minerale grond aan het oppervlak ligt door graafwerkzaamheden (Veerkamp 2005). Op basis van veldwaarnemingen lijkt kleinschalige bodemdynamiek op slecht gebufferde zandgrond minder gunstig uit te pakken dan op zwak tot matig gebufferde bodems (hypothese; Veerkamp 2005; Chrispijn n.p.; Ozinga n.p.);

- Periodiek een geringe invloed van grondwater;
- Langdurige extensieve begrazing met grote grazers (zie § 15.3.2 voor randvoorwaarden);
- Een grote continuïteit van beheer waarbij op kleine schaal biomassa uit het bos geoogst wordt.

Knelpunten en maatregelen

Ophoping van stikstofrijk strooisel als belangrijkste knelpunt

Veel kenmerkende paddenstoelensorten van droge bossen zijn in de twintigste eeuw sterk achteruitgegaan (Arnolds & Veerkamp 2008). Dit geldt met name voor paddenstoelen die gebaat zijn bij een zeer voedselarme bodem met weinig strooiselophoping. Deze condities zijn in de Nederlandse bossen vrijwel niet meer aanwezig en in de meeste bosgebieden zijn kenmerkende paddenstoelen van droge bossen teruggedrongen tot kleine specifieke delen van het bos zoals schrale bermen van oude bospaden en reliëfrijke delen (zie kader 15.3). Zoals beschreven in § 3.1.1 vormt de hoge stikstofdepositie hierbij verreweg het belangrijkste knelpunt. Een belangrijke randvoorwaarde voor behoud en herstel van de mycoflora van droge bossen is daarom een brongerichte aanpak van de hoge stikstofdepositie.



Figuur 15.15: De Trechtercantharel (Cantharellus tubaeformis) vormt mycorrhiza met beuk en eik en ze komt voor in alle drie de bostypen op droge arme bodems. Ze is hier echter beperkt tot stikstofarme bodems met vrijwel geen strooiselophoping (foto W. Ozinga / D. Terwisscha).

Gebrek aan structuurvariatie in bossen

Een ander knelpunt wordt gevormd door het gebrek aan variatie in leeftijd en structuur van de bossen. Zoals beschreven in § 3.1.4 kan de gesloten boomfase van bossen honderden jaren standhouden voordat een bosperceel in een aftakelingsfase komt. Hierbij beginnen de dominante bomen af te sterven zodat er grotere gaten in het kronendak vallen 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.

Mogelijkheden voor behoud en herstel van de mycoflora

Een beheer dat bijdraagt aan het behoud en plaatselijk herstel van voedselarme bodems met weinig strooiselophoping is gunstig voor de mycoflora. Over het algemeen zijn in droge bossen verder geen specifieke maatregelen voor paddenstoelen nodig. Omgekeerd is het echter wel zo dat reguliere beheermaatregelen of herstelmaatregelen een sterke invloed kunnen hebben op de mycoflora.

Bij de bespreking van mogelijke maatregelen worden twee sporen gevolgd:

1. Welke voor paddenstoelen belangrijke elementen zijn schaars in het huidige boslandschap en wat zijn de mogelijkheden om die elementen te behouden of te versterken? (hieronder)
2. Wat is het effect van reguliere maatregelen op de mycoflora? (volgende paragraaf)

Refugia voor paddenstoelen in het boslandschap

Doordat de mycologische rijkdom in droge bossen tegenwoordig vaak beperkt is tot specifieke delen van het bos, is het voor het behoud van de mycologische diversiteit belangrijk om deze condities in het veld te herkennen. Een overzicht van elementen die een rijke mycoflora kunnen herbergen wordt gegeven in kader 15.3.

Kader 15.3. Elementen in het bos die een rijke mycoflora kunnen herbergen

- Reliëfrijke plekken met weinig strooiselophoping en een open, vaak mosrijke ondergroei (dekszandruggen, oude stuifduinen, boswallen, greppelkanten; figuur 15.16)
- Randen van oude bospaden en lanen met een schrale vegetatie
- Half-verharde fietspaden met kalkhoudend materiaal
- Lemige bodems, met een schrale vegetatie (goede strooiselvertering onder invloed van goed gebufferde bodem)
- Overgangen met schrale, open beheertypen
- Plekken met een vochtig microklimaat of een vochtige bodem (inclusief greppelkanten)
- Groot dood hout (zie § 2.5)
- Oude levende bomen (veteranenbomen, zie § 3.1.5)



Figuur 15.16: Reliëfrijke plekken zoals mosrijke wallen kunnen een belangrijk biotoop vormen voor N-gevoelige paddenstoelen die elders in het bos sterk achteruit gegaan zijn (foto W. Ozinga).



*Figuur 15.17: De Zeepzwam (*Tricholoma saponaceum*) kwam vroeger vrij algemeen voor in bossen, maar is tegenwoordig vrijwel teruggedrongen tot lanen en schrale wegbermen (foto H. Huijser).*

Binnen bossen vormen reliëfrijke plekken en oude bospaden een belangrijk toevluchtsoord (refugium) voor veel bedreigde soorten van dit beheertype. Een aanzienlijk deel van de bedreigde soorten van droge bossen komt momenteel echter voornamelijk buiten bossen voor in oude parken en landgoederen (§ 17.3) en in oude lanen en schrale wegbermen met bomen (§ 19.7). Deze biotopen zijn daardoor van zeer groot belang voor het behoud van bedreigde soorten van droge bossen op landschapsniveau. Ze kunnen bovendien dienen als bronpopulaties voor de mogelijke herkolonisatie van bossen. In mycologische refugia is het vooral belangrijk om verstoring door ingrijpende maatregelen te voorkomen.

De volgende maatregelen zijn ongunstige voor de mycoflora:

- Sterke dunning van de boomlaag (§ 15.3.3)
- De inzet van grote grazers in bossen met stikstofrijke bodems (§ 15.3.2)
- Afvoer van groot dood hout (§ 3.1.4)
- Bodemverstoring door grondbewerking of gebruik van zware machines
- Opslag van snoeiafval op schrale plekken
- Verharding van onverharde of half-verharde paden met asfalt of beton
- Klepelen van grazige bermen

Op basis van de beperkte ervaringen van het effect van herstelbeheer op de mycoflora (volgende paragraaf) blijkt dat het herstel van een rijke mycoflora in bossen vaak een lastig en tijdrovend proces is. Dit onderstreept het belang van het behoud van mycologische hotspots onder het motto 'voorkomen is beter dan genezen'.

15.3 Effect van reguliere maatregelen op de mycoflora

Vanwege de sleutelrol die paddenstoelen vervullen in het functioneren van bossen op arme droge bodems gaat deze paragraaf wat dieper in op de effecten van diverse maatregelen op de mycoflora. Over het algemeen zijn in droge bossen geen specifieke maatregelen voor paddenstoelen nodig. Voor sterk vermeste bodems zijn de perspectieven voor het herstel van de mycoflora op middellange termijn waarschijnlijk ongunstig door na-ijleffecten (§ 3.1.1). Waarschijnlijk kan alleen afvoer van de vermeste organische laag hier leiden tot enig herstel, maar aan deze ingreep kleven veel nadelen (zie § 15.3.6). Herstelmaatregelen in droge bossen met een verarmde mycoflora zijn vooral zinvol in gebieden waar op kleine schaal nog indicatoren voorkomen van iets schralere condities (zie tabel 15.2).

Voor een deel van de 'bospaddenstoelen' die tegenwoordig teruggedrongen zijn tot bospaden en lanen ligt de sleutel tot herstel waarschijnlijk niet zozeer in het bos zelf, maar in een landschapsecologische benadering met meer aandacht voor (1) relictpopulaties in lijnvormige elementen (oude bospaden, lanen, schrale wegbermen; zie vorige paragraaf) en (2) gradiënten tussen (strubben)bossen en schrale, open schrale beheertypen (zie § 15.3.4).

15.3.1 Niets doen

Om de kennis over de natuurlijke processen tijdens een ongestoorde, niet door mensen beïnvloede bosontwikkeling te vergroten zijn 'bosreservaten' aangewezen waarin een strikt beheer van niets doen werd gekoppeld aan beschrijvend onderzoek (Broekmeyer 1999). Ook de effecten op paddenstoelen in droge bossen zijn onderzocht in bosreservaten in Nederland (Veerkamp 1992b, 1999, 2001, 2003, 2005), België (Walley et al. 2005, 2006, 2012) en Duitsland (Kost & Haas 1989; Winterhoff 1989). Hierbij dient wel in het achterhoofd gehouden te worden dat het gaat om een spontane ontwikkeling die geënt is op een onnatuurlijke uitgangssituatie.

Uit de resultaten blijkt dat bij een beheer van 'niets doen' het aandeel houtpaddenstoelen in arme bossen in de loop van de tijd toeneemt, mede dankzij de grotere hoeveelheid dood hout. Vooral soorten van groot dood hout profiteren van een langdurige spontane bosontwikkeling. Bij

strooiselafbrekende soorten treedt echter een verarming op waarbij karakteristieke soorten van voedselarme bodems afnemen. De grootste verschuivingen vinden plaats bij mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Voor deze groep is de diversiteit in langdurig onbeheerde bossen over het algemeen zeer laag, vooral op leemarme bodems. Er zijn echter in Nederland positieve uitzonderingen waar zich ook in oude bossen een rijke mycoflora handhaaft. De belangrijkste randvoorwaarden worden besproken in kader 15.2.

De armoede aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen in veel bosreservaten hangt waarschijnlijk samen met (1) de ophoping van stikstofrijk strooisel (zie § 3.1.1), (2) de geringe variatie in leeftijdsopbouw en vegetatiestructuur van veel bossen (met een sterke ondervertegenwoordiging van open bos in de aftakelingsfase, zie § 3.1.4), en (3) een gebrek aan natuurlijke dynamiek. Het is onduidelijk in hoeverre bij een toenemend aandeel van open bos in de aftakelingsfase het aandeel mycorrhiza-vormende paddenstoelen op de lange termijn weer toe kan nemen. Zolang de stikstofdepositie te hoog blijft is voor het behoud van een hoge diversiteit aan mycorrhizapaddenstoelen in veel gevallen waarschijnlijk actief beheer nodig (Veerkamp 2005).



*Figuur 15.18: De aan grote, liggende beukenstammen gebonden Kammetjesstekelzwam (*Hericium coralloides*) profiteert van een beheer van niets doen (foto W. Ozinga / D. Terwisscha).*

15.3.2 Begrazen

Er is in Nederland geen systematisch onderzoek gedaan naar de effecten van begrazing op de mycoflora, maar op basis van veldervaringen zijn de effecten op paddenstoelen over het algemeen beperkt. Vermoedelijk heeft begrazing vooral indirecte effecten op paddenstoelen via veranderingen in (1) de stikstofmineralisatie en de eigenschappen van het humusprofiel, en (2) de verjonging van bomen. Deze twee punten worden hier nader toegelicht. Voor een kleinere groep mestbewonende paddenstoelen zijn er meer directe effecten via een verhoogde beschikbaarheid van geschikt substraat (zie § 12.2.2).

Effecten via stikstofmineralisatie en het humusprofiel

Begrazing is geen effectieve maatregel voor de afvoer van stikstof (vershraling) en onder voedselrijke omstandigheden kunnen grote grazers

een averechts effect hebben. Dit komt doordat grote grazers hier de circulatiesnelheid van stikstof in het ecosysteem versnellen door de hergroei van voedselrijke planten te stimuleren (Kemmers et al. 1997; Kuiters 2004; Bakker 2012; Schrama et al. 2013). Dit leidt tot verruiging en daarmee tot negatieve effecten op de mycoflora.

In bossen met een minder sterk vermeste bodem kan begrazing op middellange termijn (10-25 jaar) wel een effectieve manier zijn om de hoeveelheid strooisel op de bodem te reduceren. Na de introductie van grote grazers neemt de strooiselafbraak toe en treedt er een tijdelijke toename op van de netto-stikstofmineralisatie. Na verloop van tijd blijven moeilijk afbreekbare organische verbindingen over. Dit leidt op oudere bodems tot een versterking van de humuseigenschappen van de bodem (een dunnere F- en L laag en een dikkere Hh laag met een lagere beschikbaarheid van stikstof). Dit is ongunstig voor Bochtige smele en gunstig is voor dwergstruiken als Kraaihei, Struikhei, Blauwe- en Rode bosbes (Fanta 1992; Kemmers et al. 1997; Kuiters 2004; Diemont et al. 2013). Daarnaast worden op kleine schaal wildwissels en wroetplekken gevormd waar de strooisellaag op den duur volledig gaat ontbreken. Vooral paddenstoelen van voedselarme bodems met weinig strooiselophoping kunnen hiervan profiteren. Voor het terugdringen van een dichte grasmat kan een tijdelijk hoge graasdruk nodig zijn. Wanneer de graasdruk echter lang hoog blijft, dan kan de buffercapaciteit van de bodem tegen verzuring aangetast worden (Kemmers et al. 1997). In (zeer) kleine bosgebieden is begrazing daardoor minder geschikt. Begrazing als beheermaatregel in bossen is dus maatwerk.

Effecten via de verjonging van bomen

Begrazing met grote herbivoren kan helpen bij het in stand houden van een open bosstructuur (Wallis de Vries et al. 1998; Olff et al. 1999). Begrazing heeft invloed op de regeneratie van boomsoorten en kan hierdoor indirect ook de mycoflora beïnvloeden. Zo bevordert begrazing in gemengde bossen over het algemeen de verjonging van bomen met slecht verteerbaar strooisel (vooral Grove den en Beuk) ten koste van loofbomen en struiken met beter verteerbaar strooisel zoals Zomereik en Ruwe berk (van Wieren et al. 1997; Van Uytvanck 2011). Voor de regeneratie van smakelijke bomen zoals Zomereik zijn vooral de gradiënten tussen droge bossen en schrale, open vegetaties geschikt (zie § 15.3.4).

Buitenlandse referenties

In het buitenland zijn enkele gebieden bekend waar langdurige en extensieve begrazing (vaak in combinatie met houtoogst) heeft geleid tot halfopen, parkachtige bossen met een zeer hoge rijkdom aan paddenstoelen. Voorbeelden hiervan zijn de eeuwenlang begraasde parkbossen in New Forest en diverse loofweides op basenarme bodem in Zuid Zweden, Zuid-Finland en Estland (in het Zweeds 'löväng' genoemd). Hierbij moet echter in het achterhoofd gehouden dat veel (maar lang niet alle) lövänger voorkomen op basenrijke bodems, zodat een deel hiervan meer verwantschap vertoont met het beheertype Haagbeuken- en essenbos (§ 14.3). In een nog ongepubliceerd onderzoek werd in Finland de mycoflora van bossen en loofweides met een begrazingshistorie van 40 tot ruim 200 jaar vergeleken (Mustola n.p.). Hieruit bleek dat de soortenrijkdom aan paddenstoelen toeneemt met de begrazingsduur. Bovendien bleek dat de hoogste soortenrijkdom voorkomt bij een intermediaire begrazingsdruk. Ook in meer gesloten bos kan langdurige begrazing samengaan met een zeer soortenrijke mycoflora zoals onder andere blijkt uit onderzoek in Duitse bosreservaten (o.a. Eisenbachhain, Wieslaufschlucht; Kost & Haas 1989).

15.3.3 Dunnen en verwijderen opslag

Achtergrond

Bij het bosbeheer worden diverse vormen van dunning gebruikt variërend van de kap van individuele bomen (plenterkap) tot de kap van grote groepen bomen; zie den Ouden & Mohren (2010) voor details. Het gaat hierbij voor een deel om maatregelen ten behoeve van houtproductie, maar ook om maatregelen voor het creëren van meer structuurvariatie en (in jonge bossen) het reduceren van onnatuurlijk hoge dichtheden aan bomen. Het effect van diverse vormen van dunnen op flora en fauna is in OBN-verband geëvalueerd (Olsthoorn & Wolf 2006). Vooral het effect van de kap van kleine boomgroepen ('structuurdunning') wordt over het algemeen positief beoordeeld, maar over het effect van dunnen op paddenstoelen is veel minder bekend. Als specifieke beheermaatregel (additioneel op regulier bosbouwkundig beheer in jongere bossen) is dunnen waarschijnlijk nauwelijks van belang voor het behoud of herstel van de mycoflora. Het effect van reguliere dunningen hangt vooral af van de intensiteit van dunning.

Sterke dunning

Sterke dunning heeft over het algemeen een sterk negatief effect op de soortenrijkdom van de mycoflora en leidt tot een toename van een beperkt aantal pioniersoorten. Dit geldt vooral voor iets oudere bossen (> ca. 50 jaar). Met name mycorrhiza-vormende paddenstoelen worden na sterke dunning gedecimeerd (Kropp & Langlois 1990; Kuyper, Arnolds & de Vries 1999; Bartelink et al. 2001; Dahlberg et al. 2001; Amphlett et al. 2006; Pilz, Molina & Mayo 2006). De negatieve effecten worden vermoedelijk vooral veroorzaakt door de sterk verhoogde mineralisatie van organisch materiaal door de extra lichtinval en de bodemberoering. In bossen met een dikke L- en F-laag kunnen de negatieve effecten van een sterke dunning eventueel beperkt worden door het dunnen te combineren met het verwijderen van de L- en F-laag, maar ook deze ingreep kent aanzienlijke nadelen (zie § 15.3.6).

Lichte dunning met behoud van een vrijwel gesloten kroonlaag

Onder lichte dunning verstaan we het verwijderen van opslag, de uitkap van individuele bomen (plenterkap) en het ringen of omtrekken van bomen met behoud van een vrijwel gesloten kroonlaag. Vooral in jonge bossen met een onnatuurlijk dichte boomlaag, kan dunning bijdragen aan een vermindering van de ophoping van stikstofrijk strooisel. Een bijkomend voordeel van lichte dunning (met behoud van een vrijwel gesloten kroonlaag) is dat door de verminderde verdamping de bodem in droge periodes langer vochtig blijft (Andre, Jonard & Ponette 2008). In de randzones van bossen is een lichte dunning geen effectieve herstelstrategie tegen vermessing doordat een ruwer kroondak leidt tot meer stikstofinvang (Wuyts et al. 2009). In gebieden in het buitenland heeft een lichte dunning op de middellange termijn over het algemeen slechts een beperkt effect op mycoflora terwijl op de langere termijn de strooiselophoping verminderd wordt. Vaak wordt een tijdelijke afname van de productie van vruchtlichamen waargenomen zonder dat de soort ondergronds echt verdwijnt. Uit langjarig onderzoek blijkt dat na enkele jaren de soortenrijkdom vaak weer terugkeert naar het oude niveau of nog iets hoger ligt (Ohenoja 1988; Shaw, Kibby & Mayes 2003; Pilz, Molina & Mayo 2006; Egli et al. 2010; Teste, Lieffers & Strelkov 2012). Bij een lichte dunning kan extra ruimtelijke variatie in de mate van kroonsluiting geïntroduceerd worden door de dunning niet regelmatig over het te behandelen bosgedeelte te verdelen, maar te kiezen voor variabele dunning (mozaïekmethode). Deze extra ruimtelijke variatie is voor paddenstoelen waarschijnlijk ook gunstig, mits er ook grote stukken bos overblijven met een koel en vochtig microklimaat.

In middeloude bossen (>50-80 jaar) is dunnen over het algemeen vanuit mycologisch perspectief niet wenselijk. In oudere bodems met een beginnende ontwikkeling van een Hh laag en met vestiging van bosbessen kan dunning de successie vertragen en leiden tot een sterkere dominantie van soorten als Bochtige smele door een toegenomen beschikbaarheid van stikstof en licht (Strengbom, Nasholm & Ericson 2004; zie § 15.2.2). Vanuit mycologisch perspectief is het daarom wenselijk om dunningen zoveel mogelijk te beperken tot jongere bossen en om in oudere bossen zeer terughouden te zijn met dunnen.

15.3.4 Versterken gradiënten met schrale open habitattypen

Binnen het natuurbeheer wordt in toenemende mate aandacht besteed aan het herstel van gradiënten op landschapsschaal. Gradiënten tussen droge bossen en schrale, open vegetatietypen kunnen in potentie rijk zijn aan paddenstoelen. Het gaat onder andere om vegetatiemozaïeken van strubbenbosjes met open vegetatietypen zoals droge heide (§ 7.1; figuur 15.19), voormalig stuifzand (§ 7.2) en droog schraalgrasland (§ 11.1). In veel gevallen is de mycologische rijkdom van dergelijke gradiënten in Nederland beperkt. Dit hangt waarschijnlijk samen met de relatieve hoge invang van stikstofdepositie in bosranden (Wuyts et al. 2009). De perspectieven voor herstel van mycologisch rijke gradiëntmilieus zijn waarschijnlijk het beste in het kerngebied van grote, integraal beheerde gebieden met een hoog aandeel aan open, voedselarme beheertypen.

In veel droge bossen verjongen eiken zich slecht en zonder natuurlijke dynamiek of beheer gaan beuken uiteindelijk domineren in deze bossen. Hierdoor zullen de aan eik gebonden paddenstoelensorten geleidelijk afnemen. Een ander nadeel van een toenemende dominantie van beuk is dat de problemen die samenhangen met de ophoping van stikstofrijk en zuur strooisel bij beuk maximaal zijn (Hommel & de Waal 2004). Het aandeel eiken in droge bossen kan in de eerste plaats gestimuleerd worden door selectieve kap van beuken. Een meer natuurlijke manier om het aandeel eiken in het landschap te vergroten is het stimuleren van de verjonging op landschapniveau. Op arme zandgronden is de verjonging van eiken het best in begraasde stuifzand- en heidelandschappen (Bijlsma, den Ouden & Siebel 2009; Den Ouden 2009). Met name de overgangen tussen strubbenbossen en heide bieden gunstige condities voor verjonging van eiken doordat de kiemplanten hier 'in kunnen pluggen' op bestaande mycorrhizanetwerken van nabije bomen (zie § 2.3.2) en tegelijkertijd door heideplanten beschermd worden tegen vraat.



Figuur 15.19: Voorbeeld van een gradiënt tussen Berken-Eikenbos en droge heide met een rijke mycoflora (foto W. Ozinga)

15.3.5 Stimuleren van de ontwikkeling van oude humusprofielen

Zoals beschreven in § 15.2.2 kan op iets oudere bosbodems met een Hh-laag de dominantie van Bochtige smele overgaan in een stadium met Blauwe- en/of Rode bosbes met een iets rijkere mycoflora. Dit proces is momenteel in diverse Nederlandse bosgebieden waar te nemen maar een deel van de bossen lijkt (vooralsnog) in het Bochtige smele stadium te blijven hangen. Er zijn aanwijzingen dat na stikstofbemesting het successiestadium met Bochtige smele moeilijker overgaat in een volgend stadium met Bosbes (zie § 3.1.1).

In bossen waar de ontwikkeling naar een Bosbes-stadium wèl optreedt wordt veel stikstof vastgelegd in de Hh-laag zodat de beschikbaarheid hiervan afneemt (zie § 2.3.3). Er zijn aanwijzingen dat dit vermogen om N vast te leggen in amorfe humus in veel gevallen hoger is dan in jongere bodems zonder H-laag en dit mechanisme kan mogelijk enigszins compenseren voor de input via N-depositie (Nielsen et al. 2000; Berg & McClaugherty 2008). Het is echter nog onduidelijk in hoeverre dit ook in Nederland het geval is. Een beheer gericht op het scheppen van gunstige randvoorwaarden voor deze ontwikkeling kan op de langere termijn mogelijk perspectieven bieden voor de mycoflora van droge bossen en daarmee voor een gezonder boscysteem. Nader onderzoek aan de randvoorwaarden en perspectieven is gewenst. Het is met name interessant om te onderzoeken in welke mate mycorrhiza-vormende paddenstoelen van oude bosbodems (met een Hh-laag) de circulatiesnelheid van stikstof in de bodem af kunnen remmen (zie hoofdstuk 20, kennislacune B3).

15.3.6 Ingrepen in de strooiselhuishouding

Doorbreken na-ijlingseffect van stikstof

Het effect van ingrepen in de strooiselhuishouding wordt wat uitgebreider besproken omdat de resultaten meer inzicht geven in de bodemprocessen bij herstelbeheer in vermeste bossen. Zelfs na een sterke reductie van de stikstofdepositie kan het negatieve effect van een hoge stikstofbeschikbaarheid op paddenstoelen nog tientallen jaren na-ijlen. De armoede aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen is hierbij niet alleen een

gevolg van de vermessing, maar draagt zelf ook bij aan het in stand houden van een verstoorde nutriëntenkringloop (zie § 3.1.1). Een snelle maar ingrijpende manier om de stikstofbeschikbaarheid in de bodem te verminderen is het verwijderen van de organische bovenlaag via 'plaggen' (afvoer van L-, F-, en eventueel H-laag) of door het verwijderen van de strooisellaag (L-laag). De hoeveelheid opgeslagen stikstof in de L-laag is beduidend kleiner dan die in de F-laag, zodat strooisel verwijderen veel minder effectief is voor het verlagen van de stikstofbeschikbaarheid dan plaggen.

Een groot nadeel van plaggen is dat naast stikstof ook andere nutriënten zoals P, K, Ca en Mg verwijderd worden (Kemmers et al. 2011a; Vogels 2011). Bovendien neemt het vochtvasthoudend vermogen van de bodem af. De vraag is dan ook of plaggen op kansrijke locaties mechanismen in werking kan zetten die deze negatieve effecten kan verhinderen. Zo is het denkbaar dat het verminderen van de stikstofvoorraad leidt tot betere groei van een fijn vertakt netwerk van schimmeldraden in de bodem, zodat de opname van nutriënten toch weinig te lijden heeft. Voor fosfaat geldt dat het positieve effect van verbeterde myceliumgroei na ingrepen in de strooisellaag mogelijk groter is dan het negatieve effect van nutriëntenverlies met de organische stof.

Effect op de mycoflora

Het effect van plaggen op paddenstoelen is in OBN verband onderzocht in enkele vergraste dennenbossen en loofbossen en om tekstherhaling te voorkomen worden de resultaten hier gezamenlijk besproken. In dennenbossen kunnen zich al snel na het uitvoeren van de maatregelen diverse mycorrhizapaddenstoelen vestigen die kenmerkend zijn voor stikstofarme bodems, waaronder Hanenkam (*Cantharellus cibarius*), Echte tolszwam (*Coltricia perennis*; figuur 15.20), Fijnschubbige boleet (*Suillus variegatus*; figuur 16.1), Narcisamanië (*Amanita gemmata*), Gele ridderzwam (*Tricholoma equestre*; figuur 7.8), en Rookrussula (*Russula adusta*) (de Vries et al. 1995; Baar & ter Braak 1996; Baar & Kuyper 1998; Bartelink et al. 2001; Kemmers et al. 2011a). De meest kritische soorten zoals diverse Gordijnzwammen en Stekelzwammen hebben echter nog niet geprofiteerd van de plagexperimenten. De meeste strooiselafbrekende paddenstoelen worden door plaggen benadeeld, maar het betreft hier vooral algemene soorten. Slechts enkele strooiselafbrekers van jonge, kale bodems kunnen van plaggen profiteren zoals Bittere trechterzwam (*Pseudoomphalina pachyphylla*) en Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*) (Baar & Kuyper 1998).

Ook ondergronds leidt plaggen tot een hogere soortendiversiteit (Smit et al. 2003). Daarnaast werd aangetoond dat het fijne netwerk van schimmeldraden in de bodem zich snel herstelde. Die toename is de waarschijnlijke verklaring voor het feit dat de vitaliteit van bomen na plaggen niet verminderde, dat de droogtegevoeligheid niet toenam en dat ook de gehalten aan fosfaat en andere nutriënten in de naalden niet daalden. Daarmee wordt aannemelijk dat tekorten in de nutriëntenbalans in bomen onder invloed van N-depositie 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.



Figuur 15.20: De Echte tolzwam is een mycorrhiza-vormer met naaldbomen (vooral dennen) en in mindere mate eik en beuk. In bossen en boomheide profiteert de soort van plaggen (foto W. Ozinga / D. Terwisscha).

In loofbossen is nog te weinig ervaring met plaggen en strooiselverwijdering op de mycoflora voor het trekken van conclusies (Kuyper et al. 1999). Op basis van de beperkte ervaringen met het verwijderen van de L-en F laag (De Eese) en de L-laag (Schoorl) in eikenbossen zijn de effecten op de mycoflora minder gunstig dan in dennenbossen. Dit komt mogelijk door de versnelde mineralisatie van de achtergebleven humuslaag en/of de slechte gezondheidstoestand van de eiken (Kuyper et al. 1999). In overgangen naar droge heide is het perspectief voor plaggen mogelijk gunstiger. In Boswachterij Gieten-Borger heeft plaggen op de overgang naar heide geleid tot een hogere bovengrondse diversiteit aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen (Ozinga n.p.; figuur 15.21).



Figuur 15.21: Een plagplek op de overgang van Berken-Eikenbos naar droge hei in Boswachterij Gieten-Borger (foto W. Ozinga).

Selectie van kansrijke locaties voor mycologische herstel

De resultaten van de plagexperimenten zijn vooral nuttig als 'proof of principle'. Doordat plaggen een dure en ingrijpende maatregel is, biedt het echter nauwelijks soelaas als herstelmaatregel voor vermeste bossen zolang de stikstofdepositie nog te hoog is. Verwijdering van de organische toplaag lijkt nog het meest kansrijk in bossen met een open boomlaag op bodems die nog niet sterk uitgeloofd zijn, een laag gehalte aan organische stof hebben en waar nog geen sprake is van podzolvorming, zoals bijvoorbeeld op vaaggronden (Ozinga & Baar 1997; Baar & Kuyper 1998; Ozinga & Arnolds 2003; Tarvainen et al. 2012). Op oudere bodems met een Hh-laag leidt plaggen waarschijnlijk juist tot een toename van de circulatiesnelheid van stikstof zodat deze maatregel hier een averechts effect heeft.

15.3.7 Stimulering van bomen met goed verterend strooisel

Strooiselverbeteraars met een gunstig effect op de mycoflora

Doordat boomsoorten sterk verschillen in het aandeel waard-specifieke paddenstoelenpartners (tabel 2.2) is de soortensamenstelling van de boomlaag een belangrijke standplaatsfactor. Bij de aanplant van bomen wordt in het bosbeheer in toenemende gekozen voor bomen met goed verterend strooisel vanwege het gunstige effect op de mineralenhuishouding en de buffercapaciteit van de bodem (zie § 2.3.3). Vooral op matig voedselrijke, verzuringsgevoelige bodems waar nog wel enige buffercapaciteit in de bodem aanwezig is, heeft de samenstelling van de boomlaag een belangrijke invloed op het humusprofiel. Voor het behoud en herstel van de rijkdom aan ectomycorrhizapaddenstoelen heeft het de voorkeur om hierbij gebruik te maken van een hoog aandeel van de subset van boomsoorten die ectomycorrhiza vormen (Linde, Hazelaar, Haagbeuk, Ratelpopulier en Boswilg) boven boomsoorten die arbusculaire mycorrhiza vormen (Es, Esdoorn). Indien gekozen wordt voor de gemengde aanplant van ECM en AM bomen, dan is het voor de mycoflora vermoedelijk gunstiger om gebruik te maken van clusters van ECM bomen. Aanplant in groepen is een efficiënte manier om uiteindelijk een gevarieerd, gemengd bos te krijgen.

Kader 15.4: De mycoflora van Linde

Linde speelde in het Atlanticum een prominente rol in veel Nederlandse bossen, maar bospercelen waarin Linde (co)dominant is komen in Nederland tegenwoordig vrijwel niet meer voor. Lindes kunnen met zeer veel mycorrhiza-vormende paddenstoelen samenleven, maar hier zitten maar weinig Linde-specialisten bij (Knudsen & Vesterholt 2008; Lang et al. 2011). Enkele zeldzame soorten die opvallend vaak bij Linde voorkomen zijn: Netstelige heksenboleet (*Boletus luridus*), Vaalhoedgordijnzwam (*Cortinarius pseudocrassus*), Gewone melktruffel (*Arcangeliella stephensii*), Grijs zijdetruffel (*Hymenogaster arenarius*), Olijfbroine zijdetruffel (*H. olivaceus*), Witte zijdetruffel (*H. tener*), Olijfbroine kratertruffel (*Pachyphloeus citrinus*) (Hawker 1959; Pigott 1991; Karteringsbestand NMV). In veel gevallen gaat het om vondsten bij oudere Lindes. In Drenthe en de Veluwezoom zijn inmiddels honderden hectares lindes geplant. Dit biedt mogelijkheden voor oriënterend onderzoek naar de ontwikkeling van zowel humusprofiel als paddenstoelenflora en de interactie hiertussen (zie hoofdstuk 20, kennislacune A3).

Esdoorn: een 'bodemverbeteraar' met een negatief effect op de mycoflora
Gewone esdoorn wordt soms wel als bodemverbeteraar gebruikt vanwege het nutriëntenrijke, goed afbreekbare blad. Op de diversiteit van de mycoflora heeft Gewone esdoorn echter een sterk negatief effect (Arnolds & Veerkamp 2008). Hierbij spelen waarschijnlijk drie mechanismen een rol. In de eerste plaats vormt esdoorn arbusculaire mycorrhiza. In de tweede plaats leidt verkleving van de grote bladeren tot ophoping van stikstofrijk strooisel, hetgeen ongunstig is voor veel paddenstoelen. In de derde plaats zijn esdoorns in vergelijking met Linde en Haagbeuk bovendien minder effectief in het ontsluiten van diepere basenrijke lagen (Hommel et al. 2007a). In sommige bossen is sprake van een sterke opslag van Gewone esdoorn. Vooral in duinbossen en parken wordt dit soms als een probleem ervaren ('veresdoorning'). De processen die hierbij een rol spelen worden nog onvoldoende begrepen (Olsthoorn et al. 2001). Het verwijderen van esdoorn is zonder chemische middelen een arbeidsintensieve zaak met een beperkt effect omdat esdoorn positief reageert op verstoring via uitlopers en extra kieming. In plaats van bestrijding lijkt het zinvoller om te proberen om de mate van uitbreiding te beperken. Dit kan bijvoorbeeld via begrazing. Hierbij lijken paarden, schapen en wisenten effectiever dan runderen (Kuiters 2004).

15.3.8 Herstel buffercapaciteit van de bodem door bekalken

Op verzuurde en uitgeloopte bodems kan de buffercapaciteit van de bodem weer op peil gebracht worden door middel van bekalking. In OBN verband is hiermee in zowel droge loofbossen als naaldbossen ervaring opgedaan (Olsthoorn & Wolf 2006; van Dobben 2010). Ook het effect op paddenstoelen is in enkele experimenten onderzocht (Kuyper 1989; de Vries & Kuyper 1994; Boxman 2007; van Dobben 2010). Het effect op paddenstoelen is op korte termijn in het algemeen sterk negatief. Vooral wanneer er veel organisch materiaal beschikbaar is, veroorzaakt bekalken een verhoogde circulatiesnelheid van stikstof met een toename van stikstofminnende strooiselafbrekers zoals Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*), Roodbruine schijnridderzwam (*Lepista flaccida*), Paarse schijnridderzwam (*L. nuda*) en Parelstuifzwam (*Lycoperdon perlatum*). Bij de mycorrhiza-vormende paddenstoelen gaan veel soorten achteruit terwijl slechts enkele N-tolerante soorten worden begunstigd, waaronder Tweekleurige vaalhoed (*Hebeloma mesophaeum*) en Opaalvaalhoed (*H. velutipes*) (de Vries & Kuyper 1994; Kraepelin & Michaelis 1997). Bij bekalken lijkt het middel voor paddenstoelen in dergelijke gevallen dus erger dan de kwaal. Het gecombineerde effect van plaggen en bekalken op de mycoflora is nog onvoldoende onderzocht (hoofdstuk 20, kennislacunes A2, B1).

Op bodems met weinig organisch materiaal kan toevoeging van kalk of mergel op de middellange termijn waarschijnlijk positief uitpakken. Een aanwijzing hiervoor is te vinden in de open eikenbossen langs het Sekmeer nabij Gieten. In de nabijheid van dit toen nog jonge bosgebied werd in de eerste helft van de 20^e eeuw mergel aangevoerd voor de daar toen aanwezige betonfabriek. Hierbij werd geregeld mergel gemorst met een lage dosering maar een hoge frequentie. Binnen dit beheertype behoort dit gebied mycologisch gezien tot de beste gebieden van Nederland met vele zeldzame mycorrhiza-soorten, waaronder Stinktolletje (*Sistotrema confluens*), Wollige stekelzwam (*Phellodon confluens*), Fluwelige stekelzwam (*Hydnellum spongiosipes*) en Witte duifridderzwam (*Tricholoma columbetta*). Op een kleinere schaal (maar veel algemener voorkomend) is een vergelijkbaar lange-termijn effect waar te nemen langs fietspaden met schelpengruis of kalkzandsteen (zie § 19.12).

16 Naaldbos met productiefunctie (N16)

Samenvatting

Dit hoofdstuk omvat naaldbossen die aangeplant zijn met houtoogst als één van de belangrijke doelen. In vergelijking met 'droge bossen' (hoofdstuk 15) wordt de boomlaag gedomineerd door naaldboomsoorten die oorspronkelijk van buiten Nederland zijn ingevoerd. De rijkdom van naaldbossen aan dieren en vaatplanten is over het algemeen beperkt, maar de rijkdom aan paddenstoelen kan zeer groot zijn. In Nederland zijn tenminste 475 soorten paddenstoelen uitsluitend of voornamelijk te vinden in naaldbossen. Hoewel de naaldbomen aangeplant zijn, geldt voor de begeleidende mycoflora dat deze zich spontaan gevestigd heeft. Van de regelmatig in Nederland aangeplante naaldbomen is de mycologische waarde het grootst bij Grove den op enige afstand gevolgd door Zwarte den, Fijnspar en Lariks. Opstanden met naaldbomen van andere continenten zoals Douglasspar en Sitkaspar zijn meestal arm aan paddenstoelen. In bossen met een sterke opslag van loofhout neemt het aandeel aan naaldhout gebonden paddenstoelen onevenredig sterk af.

Van de Nederlandse naaldbossen is waarschijnlijk 5-10% mycologisch waardevol. Doordat het landelijke areaal aan naaldbos aanzienlijk is, gaat het in totaal om een aanzienlijke oppervlakte van mycologisch waardevol naaldbos. De mycologische waarde concentreert zich hier vooral in jonge bossen op een voedselarme bodem en oudere bossen met een mosrijke ondergroei die geplant zijn zonder 'startbemesting'. In het eerste geval is vaak slechts sprake van een tijdelijke fase, terwijl in het tweede geval sprake is van een meer langdurige mycologische waarde. De hoogste mycologische rijkdom is thans te vinden op relatief goed gebufferde lemige of kalkhoudende bodems. Een groot deel van het overige naaldbos bestaat uit opstanden met een stikstofrijke bodem met veel strooiselophoping en een arme mycoflora. Dit hoofdstuk richt zich vooral op het beperkte areaal aan naaldbossen met een waardevolle mycoflora. In een deel van de naaldhoutpercelen wordt gestreefd naar een omvorming naar meer natuurlijke bossen. Hierbij kan het soms wenselijk zijn om te sturen op het behouden of ontwikkelen van waardevolle milieucondities (zoals een soortenrijke mycoflora, oude bomen, oude humusprofielen, natte bodems met veenmossen, een koel en vochtig microklimaat) in plaats van rigoureuus ingrijpen in de boomlaag. Een rijk ontwikkelde mycoflora kan hierbij een bruikbare indicator zijn voor een goed functionerend en veerkrachtig bossysteem.

16.1 Naaldbos met productiefunctie (N16.01 en N16.02)

16.1.1 Karakteristiek

Dit beheertype omvat naaldbossen die aangeplant zijn met houtoogst als één van de belangrijke doelen. In vergelijking met het beheertype 'droge bossen zonder productie' (beheertype N15) wordt de boomlaag gedomineerd door naaldboomsoorten die oorspronkelijk van buiten Nederland zijn ingevoerd. Loofbossen met een productiefunctie worden bij hoofdstuk 15 besproken omdat deze voor de paddenstoelenflora en qua ecologische processen erg vergelijkbaar zijn met de daar besproken typen.

Een groot deel van de Nederlandse bossen bestaat uit multifunctioneel naaldbos. Qua oppervlakte is dit dus een belangrijk beheertype. De naaldbossen komen vooral voor op armere zandgronden van het (voormalige) heide- en stuifzandlandschap, op de stuwwallen en in mindere mate in de duinen en het heuvellandschap. Dennen zijn in Nederland vooral aangeplant op leemarme, zandige bodems, terwijl Douglasspar, Fijnspar en Lariks vooral geplant zijn op iets mineraalrijkere bodems.

Binnen de naaldbossen is er een belangrijk verschil in microklimaat tussen 'donkere' bossen (veelal met Fijnspar of Douglasspar als hoofdboomsoort) en de 'lichte' naaldbossen, waarbij het veelal gaat om Dennen of Lariks. In lichte naaldbossen vertoont de ondergroei en de ontwikkeling van het humusprofiel veel parallellen met die van de loofbossen en voor details over de bodemontwikkeling wordt verwezen naar § 15.2.2. In donkere naaldbossen wordt de ondergroei doorgaans geheel gedomineerd door bladmossen.

16.1.2 Mycoflora

De rijkdom van naaldbossen aan dieren en vaatplanten is over het algemeen beperkt, maar de rijkdom aan paddenstoelen kan zeer groot zijn. In Nederland zijn tenminste 475 soorten paddenstoelen (bijna 10% van de soorten) uitsluitend of voornamelijk te vinden in naaldbossen (Arnolds & Van den Berg 2013). Hoewel de naaldbomen aangeplant zijn, geldt voor de begeleidende mycoflora dat deze zich spontaan gevestigd heeft. Binnen de groep van naaldhoutspecialisten behoort ongeveer 35% tot de mycorrhizavormers, 25% tot de strooiselafbrekers en 40% tot de houtafbrekers. Opvallend hierbij is het hoge aandeel naaldhoutafbrekers. Dit hangt samen met de specifieke chemische eigenschappen van naaldhout. Van de naaldbossoorten waarvan de verspreiding voldoende bekend is staat 70% op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). Ook veel houtafbrekers op naaldhout zijn relatief sterk afgenomen ondanks de toegenomen hoeveelheid dood hout (Veerkamp et al. 1997; zie § 2.5).

Van de regelmatig in Nederland aangeplante naaldbomen is de mycologische waarde het grootst bij Grove den, op enige afstand gevolgd door Zwarte den, Fijnspar en Lariks. Opstanden met naaldboomsoorten van andere continenten zoals Douglasspar en Sitkaspar zijn meestal arm aan paddenstoelen. In bossen met een sterke opslag van loofhout neemt het aandeel aan naaldhout gebonden paddenstoelen onevenredig sterk af.

Van de Nederlandse naaldbossen is waarschijnlijk 5-10% mycologisch waardevol. Doordat het landelijke areaal aan naaldbos aanzienlijk is, gaat het in totaal om een aanzienlijke oppervlakte van mycologisch waardevol naaldbos. De Nederlandse Mycologische Vereniging heeft in 2010 een kleurenbrochure uitgebracht met een pleidooi voor meer aandacht voor deze mycologisch waardevolle naaldbossen (Arnolds & Keizer 2010). Net als bij loofbossen is de grootste rijkdom aan paddenstoelen te vinden in naaldbossen die geplant zijn zonder 'startbemesting' en die een schrale, (korst)mosrijke ondergroei hebben met weinig strooiselophoping. Het gaat hierbij vooral om naaldbossen op heideontginningen en voormalige stuifzanden en om naaldbossen in de Flevopolders en de duinen (Keizer 1997; Ozinga & Baar 1997; Veerkamp 2005; Kuyper et al. 2006; Arnolds & Keizer 2010). De hoogste mycologische rijkdom is thans te vinden op relatief goed gebufferde lemige of kalkhoudende bodems. In enkele oudere naaldbossen ontwikkeld zich geleidelijk een vochtig microklimaat met een ondergroei die plaatselijk rijk is aan veenmossen (zie ook Bijlsma 2009). Ook dergelijke condities kunnen rijk zijn aan bijzondere paddenstoelen. Mooie voorbeelden hiervan zijn te vinden in de omgeving van het Esmeer in Drenthe. Verder geldt, net als bij droge bossen (§ 15.2), dat overgangszones naar heide en heischrale graslanden een rijke mycoflora kunnen herbergen. Naaldbossen met een ondergroei gedomineerd door Bochtige smele, Pijpenstrootje, Witbol, Stekelvarens of Zwarte bramen daarentegen zijn arm aan paddenstoelen.

Grove den

Grove den is in Nederland op grote schaal aangeplant in (voormalige) stuifzandgebieden en heiden. Van nature speelt Grove in de meeste Nederlandse landschappen slechts een bescheiden rol, met name op zeer voedselarme bodems. Als hoofdrolspeler in de successie speelt Grove den in Nederland vooral een belangrijke rol in stuifzandgebieden (zie § 7.2). Natuurlijke successie leidt meestal vanzelf tot meer gemengde opstanden en bossen waarin de jonge opslag gedomineerd wordt door dennen zijn in Nederland zeldzaam.

Van de aangeplante naaldbomen kunnen percelen met Grove dennen de grootste mycologische rijkdom bevatten (tegenwoordig circa 60-100 soorten per 1000 m²; Veerkamp 2005). De bodemontwikkeling en de successie van de mycoflora vertoont opvallende parallellen met die van loofbossen op arme bodems. Voor details over de ontwikkeling van het humusprofiel met het ouder worden van het bos wordt verwezen naar § 15.2.

Jonge en middeloude humusprofielen met weinig strooiselophoping

Net als bij het beheertype 'Dennen-, eiken- en beukenbos' (N15.02) komt de hoogste mycologische waarde in dennenbossen voor op locaties met een schrale, (korst-)mosrijke ondergroei en weinig strooiselophoping. De kroon wordt gespannen door het 'Korstmossen-Dennenbos', een nagenoeg uit Nederland verdwenen bostype op zeer voedselarme bodems met een ondergroei van Rendiermossen. Dit Korstmossen-Dennenbos was zeer rijk aan paddenstoelen met een hoog aandeel mycorrhiza-vormende paddenstoelen die gebonden zijn aan dennen, waaronder veel Stekelzwammen, Ridderzwammen en Gordijnzwammen (tabel 7.3). Korstmossen-Dennenbos kwam in de eerste helft van de twintigste eeuw op ruimere schaal voor. De achteruitgang wordt toegeschreven aan een combinatie van successie (waardoor veel groeiplaatsen in boswachterijen ongeschikt werden) en een hoge N-depositie (Arnolds & Veerkamp 2008; Termorshuizen & Veerkamp 2010). Actieve stuifzanden fungeren voor een deel van deze soorten als een refugium (zie § 7.2), maar diverse aan dennen gebonden Stekelzwammen, zoals Dennenstekelzwam (*Phellodon tomentosus*) en Bloeddruppelstekelzwam

(*Hydnellum peckii*), zijn al in de 50^{er} jaren uit Nederland verdwenen (Arnolds 2003, 2010). Een deel van de kenmerkende soorten vormt niet uitsluitend mycorrhiza met naaldbomen, maar kan voorkomen bij zowel dennen als loofbomen (zoals Glanzende ridderzwam, *Tricholoma portentosum*).

In open dennenbossen op iets minder extreem arme bodems met een schrale ondergroei met Struikhei, Dophei en mossen als Heide-klauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*), Fraai haarmos (*Polytrichum formosum*) en Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) kan de soortenrijkdom nog vrij hoog zijn. Net als bij het Korstmossen-Dennenbos is het aandeel mycorrhiza-vormende paddenstoelen hoog met veel specifieke begeleiders van Grove den zoals Koeienboleet (*Suillus bovinus*), Fijnschubbige boleet (*S. variegatus*; figuur 16.1), Okerkleurige vezeltruffel (*Rhizopogon luteolus*) en Rossige melkzwam (*Lactarius rufus*). Naast specifieke dennenbegeleiders delen dennenbossen met een schrale ondergroei ook veel soorten met het 'Gaffeltandmos-Eikenbos' zoals Hanenkam (*Cantharellus cibarius*; figuur 15.10), Echte Tolzwam (*Coltricia perennis*; figuur 15.20), Glanzende ridderzwam (*T. portentosum*) en Zandpadgordijnzwam (*Cortinarius fuisporus*). Deze soorten zijn minder kritisch ten aanzien van hun waardbomen, maar de gemene deler is de geringe tolerantie voor een hoge stikstofbeschikbaarheid en strooiselophoping. Dennenbossen met weinig strooiselophoping en een rijke mycoflora zijn in Nederland zeldzaam geworden door een combinatie van natuurlijke successie en een hoge stikstofdepositie. Ook elders in Noordwest Europa is er een sterke relatie tussen de soortenrijkdom en soortensamenstelling van de mycoflora van Dennenbossen en de hoogte van de N-depositie (Cox et al. 2010).



Figuur 16.1: De Fijnschubbige boleet (*Suillus variegatus*) is een kenmerkende soort voor dennenbossen met een schrale, (korst)mosrijke ondergroei met vrijwel geen strooiselophoping. In het binnenland is ze sterk achteruitgegaan en tegenwoordig komt ze vooral voor in Duin-dennenbossen (foto W. Ozinga).

Jonge tot middeloude humusprofielen met een dikke F-laag

De meeste middeloude dennenbossen zijn arm aan mycorrhizapaddenstoelen met vaak slechts 5-15 soorten per 1000 m² (Keizer 1997; Ozinga & Arnolds 2003; Veerkamp 2005). Het gaat daarbij vaak om algemene, stikstoftolerante soorten als Geelwitte russula (*Russula ochroleuca*), Krulzoom (*Paxillus involutus*), Kastanjeboleet (*Xerocomus badius*) en Levermelkzwam (*Lactarius hepaticus*). In vergelijking met Nederland herbergen middeloude dennenbossen in het buitenland een veel rijkere mycoflora. Bij de

houtafbrekers lijkt de op wortels parasiterende Dennenvoetzwam (*Phaeolus schweinitzii*; figuur 16.2) te profiteren van een hoge N-beschikbaarheid.



Figuur 16.2: Twee houtafbrekers die parasiteren op de wortels van oudere (>50 jaar) naaldbomen: links de Dennenvoetzwam (Phaeolus schweinitzii), rechts de Grote sponszwam (Sparassis crispa) (foto's W. Ozinga).

Oudere humusprofielen met een zich ontwikkelende H-laag

Indien de stikstofdepositie niet te hoog is, vormt zich in dennenbossen van 80-150 jaar een amorfe humuslaag (Hh-laag) die voldoende dik is voor vestiging en uitbreiding van Bosbessen (*Vaccinium*). In vergelijking met dennenbossen waarin de ondergroei gedomineerd wordt door Bochtige smele, zijn deze dennenbossen iets rijker aan paddenstoelen (Ozinga 2001; Veerkamp 2005). Vooral leemhoudende bodems, reliëfrijke delen (met minder strooiselophoping) en de randen van paadjes kunnen in dergelijke bossen een iets rijkere mycoflora herbergen met soorten als Appellrussula (*Russula paludosa*; figuur 16.3), Roodbruine melkzwam (*Lactarius hygginus*; figuur 16.4) en Olijfplaatgordijnzwam (*Cortinarius scaurus*). In het buitenland kunnen oudere dennenbossen met een dikke Hh-laag zeer soortenrijk zijn. Of en hoe deze rijkdom zich ook in oudere dennenbossen in Nederland kan ontwikkelen is een open vraag doordat de kritische N-depositiewaarden voor paddenstoelen nauwelijks onderzocht zijn. Daarnaast spelen waarschijnlijk na-ijlingseffecten van bemesting een belangrijke rol (zie § 3.1.1).



Figuur 16.3: De Appellrussula (Russula paludosa) is een vrij algemene soort die gebruikt kan worden als indicator voor oudere naaldbossen met goede potenties voor de ontwikkeling van een rijke mycoflora. De soort is gebonden aan iets oudere humusprofielen met een Hh-laag en ze komt vooral voor in naaldbossen met Bosbessen of Kraaihei in de ondergroei (foto E. Arnolds).



Figuur 16.4: De Roodbruine melkzwam (Lactarius hyssiginus) is een kenmerkende soort van oudere naaldbossen en boomheide (foto H. Huijser).

Lemige of kalkhoudende bodems

Dennenbossen op lemige of kalkhoudende bodems zijn in Nederland relatief zeldzaam. Voorbeelden met een rijke mycoflora zijn te vinden in de kalkrijke duinen en op drooggevallen zeebodems in het Lauwersmeergebied, de Flevopolders en het Deltagebied. Dankzij de goed gebufferde bodem is de bodem minder gevoelig voor verzuring dan dennenbossen op leem- en kalkarme bodems en is de strooiselvertering beter. Deze dennenbossen herbergen een afwijkende mycoflora met veel kenmerkende soorten van basenrijkere bodems zoals Smakelijke melkzwam (*Lactarius deliciosus*), Melkboleet (*Suillus granulatus*; figuur 15.6), Valse melkboleet (*S. collinitus*), Koperrode spijkerzwam (*Chroogomphus rutilus*; figuur 15.6), Duinspleetvezelkop (*Inocybe arenicola*), Duinbosrussula (*Russula cessans*), Roodvoetrussula (*R. xerampelina*), Palingsteelmycena (*Mycena clavicularis*), Grote aardster (*Geastrum pectinatum*) en Duindennenzwam (*Diplomitoporus flavescens*). Op microschaal komen sommige kenmerkende soorten ook voor in bossen op zuurdere bodems langs schelpenpaden (zie § 19.12).



Figuur 16.5: De Voorjaarskluifzwam (Gyromitra esculenta) komt voor in open dennenbos op iets mineraalrijke bodem (foto H. Huijser).



Figuur 16.6: De Groenwordende koraalzwam (Ramaria abietina) leeft van de afbraak van strooisel van sparren en dennen in bossen op humeuze, iets kalkhoudende bodems (foto H. Huijser).

Lariks

De mycoflora van opstanden met Lariks (Lork) vertoont veel overeenkomsten met die van Grove den, maar is soortenarmer. Daarnaast heeft Lariks een aantal specifieke mycorrhizapartners: Gele ringboleet (*Suillus grevillei*), Holsteelboleet (*S. cavipes*; figuur 16.7), Grauwe ringboleet (*S. viscidus*), Lariksridderzwam (*Tricholoma psammopus*) en Lorkenslijmkop (*Hygrophorus lucorum*), die op de eerste twee soorten na erg zeldzaam zijn. De grootste soortenrijkdom is te vinden in percelen met een schrale, mosrijke ondergroei. De mycoflora van Japanse- en Europese lariks lijkt niet verschillend.



Figuur 16.7: Mosrijk Lariksbos (foto W. Ozinga) en de aan Lariks gebonden Holsteelboleet (Suillus cavipes; foto E. Arnolds).

Fijnspar

Veel opstanden met Fijnspar zijn arm aan paddenstoelen, maar onder bepaalde omstandigheden kan de rijkdom aan paddenstoelen groot zijn. Van de Nederlandse Fijnsparrenopstanden geldt dit waarschijnlijk in 5-10% van de gevallen. De hoogste mycologische waarde is te vinden in jonge aanplant en in oude mosrijke Fijnsparrenbossen. Gemeenschappelijke factoren van mycologisch rijke opstanden zijn een enigszins kalkhoudende bodem en een goede vochtvoorziening. Specifieke begeleiders van Fijnspar zijn onder andere Sparrenstinktaailing (*Gymnopus perforans*, een afbreker van sparrennaalden), Slijmige spijkerzwam (*Gomphidius glutinosus*; figuur 16.8), Amandelslijmkop (*Hygrophorus agathosmus*), Sparrenlijmkop (*H. olivaceoalbus*), Peenrode

melkzwam (*Lactarius deterrimus*; figuur 16.9), Purperrode russula (*Russula queletii*) en Korianderzwam (*Gloeophyllum odoratum*).



Figuur 16.8: De Slijmige spijkerzwam (Gomphidius glutinosus) is een begeleider van Fijnspar (en soms Grove den) op kalkhoudende bodems. Ze komt tegenwoordig vooral voor langs schelpenpaden (foto W. Ozinga).

Jonge Fijnsparrenbossen

Jonge opstanden van Fijnspar op zandige, relatief voedselarme bodem kunnen een rijke mycoflora herbergen. Hier kunnen kenmerkende mycorrhizapartners van naaldbomen voorkomen als Peenrode melkzwam (*Lactarius deterrimus*; figuur 16.9) en allerlei Gordijnzwammen. In de negentiger jaren is op ruime schaal Fijnspar aangeplant op voormalige landbouwgrond in het kader van een subsidieregeling om inlandse houtproductie te stimuleren. In veel gevallen bevat de bodem nog de erfenis van het akkerverleden in de vorm van een dikke laag N-rijk organisch materiaal. De mycoflora bevat hier weinig mycorrhiza-vormende paddenstoelen en herbergt vooral algemene, N-minnende strooiselafbrekers. Op bekalkte bodems die voor aanplant geploegd zijn kan de mycoflora echter opvallend rijk zijn met tal van bijzondere soorten (Arnolds et al. 2004).



Figuur 16.9: De Peenrode melkzwam (Lactarius deterrimus) is een vrij algemene soort van sparrenopstanden op kalkhoudende bodems. In vergelijking met veel andere mycorrhiza-vormers is ze iets minder gevoelig voor een hoge stikstofbeschikbaarheid (foto W. Ozinga / D. Terwisscha).

Oudere Fijnsparrenbossen

Op iets lemige, pleistocene zandgrond is in de eerste helft van de twintigste eeuw op grote schaal Fijnspar geplant. Met name de grote boswachterijen in Drenthe herbergen grote oppervlaktes middeloud Fijnsparrenbos (50-80 jaar). Door de donkere, vrijwel gesloten boomlaag ontstaat er in oudere Fijnsparrenbossen een stabiel, koel en vochtig microklimaat. Opvallend is dat in een deel van deze bossen steeds meer paddenstoelensoorten verschijnen die kenmerkend zijn voor meer natuurlijke Fijnsparrenbossen zoals die voorkomen in Noord- en Centraal Europa. Indicatieve soorten voor waardevolle, oudere Fijnsparbossen zijn soorten als (zie ook tabel 16.1): Kamfergordijnzwam (*Cortinarius camphoratus*), Olijfplaatgordijnzwam (*C. scaurus*), Donkerlila gordijnzwam (*Cortinarius malachus*), Forse melkzwam (*Lactarius trivialis*), Bloedrode russula (*Russula sanguinea*), Porfieramaniet (*Amanita porphyria*), Sparrenkorstzwam (*Amylostereum chailletii*), Labyrintstrookzwam (*Antrodia heteromorpha*).



Figuur 16.10: De Donkerlila gordijnzwam (Cortinarius malachus) is een kenmerkende soort van oudere Fijnsparrenbossen (foto R. Chrispijn).

Overige naaldbomen

In het algemeen is de paddenstoelenflora bij bomen van Europese herkomst rijker dan bij bomen uit Noord-Amerika (Kuyper et al. 2006). In opstanden met Douglasspar, Hemlockspar of Sitkaspar is de mycologische waarde over het algemeen gering en vrijwel beperkt tot houtafbrekers. In hun herkomstgebied is de rijkdom aan soorten vaak groter. Zo kunnen oudere bossen met Douglasspar in Noord Amerika een zeer rijke mycoflora herbergen (Molina & Trappe 1982), maar in Nederland is de mycoflora soortenarm met zo goed als geen specifieke begeleiders van Douglasspar (Jansen 1991; Kuyper et al. 2006). De spaarzame uitzonderingen zoals Douglasvezeltruffel (*Rhizopogon villosulus*) en Douglasboleet (*Suillus amabilis*) zijn hier mogelijk op zeer kleine schaal met plantmateriaal geïntroduceerd.

Zilversparren worden in Nederland weinig gebruikt en zijn hier weinig vitaal. In Europese middelgebergten kan de soortenrijkdom aan paddenstoelen onder Zilverspar groot zijn met diverse specifieke mycorrhizavormers, maar ook hier geldt dat in Nederland de rijkdom aan paddenstoelen gering is. De vijfnaaldige Weymouthden en Alpenden (Arve) worden in Nederland nauwelijks gebruikt. Ze delen verschillende soorten met andere naaldbomen, maar hebben ook twee specifieke mycorrhizavormers als begeleider: Ivoorboleet (*Suillus placidus*) en Roodschubbige ringboleet (*S. pictus*). Beide

zijn in Nederland zeer zeldzaam en zijn recent aangetroffen in het Drents-Friese Wold (Arnolds & Chrispijn 2011).

Tabel 16.1: Kenmerkende soorten voor naaldbossen (kleine selectie; voor kenmerkende soorten van Korstmossen-Dennenbos, zie tabel 7.3). Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3. Soorten gemarkeerd met "L" komen ook regelmatig in loofbos voor.

Wetenschappelijke naam	FR	R Lijst	Nederlandse naam
Naaldbos op arme zandgrond			
- Mycorrhizavormers			
<i>Amanita gemmata</i>	A	TNB	Narcisamaniet
<i>Boletus pinophilus</i>	UZ	VN	Denneneekhoorntjesbrood
<i>Cantharellus cibarius</i> L	A	GE	Hanenkam
<i>Coltricia perennis</i>	VA	GE	Echte tolszwam
<i>Cortinarius croceus</i> L	VA	TNB	Geelplaatgordijnzwam
<i>Cortinarius fuscusporus</i> L	VA	TNB	Zandpadgordijnzwam
<i>Cortinarius semisanguineus</i>	VA	KW	Pagemantel
<i>Elaphomyces granulatus</i>	MA	KW	Korrelige hertentruffel
<i>Gomphidius roseus</i>	VA	TNB	Roze spijkerzwam
<i>Hebeloma cylindrosporum</i>	Z	KW	Smalsporige vaalhoed
<i>Hygrophorus hypothejus</i>	VA	KW	Dennenslijmkop
<i>Inocybe subcarpta</i>	MA	BE	Bruine zandvezelkop
<i>Lactarius helvus</i>	A	TNB	Viltige maggizwam
<i>Rhizopogon luteolus</i>	VA	TNB	Okerkleurige vezeltruffel
<i>Russula adusta</i>	VZ	BE	Rookrussula
<i>Russula sardonia</i>	A	TNB	Duivelsbroodrussula
<i>Suillus bovinus</i>	A	TNB	Koeienboleet
<i>Suillus cavipes</i>	VA	KW	Holsteelboleet
<i>Suillus grevillei</i>	A	TNB	Gele ringboleet
<i>Suillus luteus</i>	A	GE	Bruine ringboleet
<i>Suillus variegatus</i>	MA	BE	Fijnschubbige boleet
<i>Tricholoma alborunneum</i>	MA	KW	Witbruine ridderzwam
<i>Tricholoma equestre</i>	MA	BE	Gele ridderzwam
<i>Tricholoma imbricatum</i>	MA	BE	Fijnschubbige ridderzwam
<i>Tricholoma portentosum</i>	MA	BE	Glanzende ridderzwam
<i>Tylopilus felleus</i> L	VA	KW	Bittere boleet
- Houtafbrekers, necrotroof			
<i>Phaeolus schweinitzii</i>	A	TNB	Dennenvoetzwam
<i>Sparassis crispa</i>	A	TNB	Grote sponszwam
- Houtafbrekers, saprotroof			
<i>Hypholoma dispersum</i>	VA	KW	Zilversteelzwavelkop
<i>Gloeophyllum odoratus</i> (= <i>Osmoporus</i> -)	MA	BE	Korianderzwam
<i>Peniophora pini</i>	Z	BE	Roze dennenschorszwam
<i>Pholiota astragalina</i>	VA	KW	Goudvinkzwam
<i>Pluteus atomarginatus</i>	Z	EB	Zwartsnedeherterzwam
<i>Tapinella atrotomentosa</i>	VA	KW	Zwartvoetkruiszoom
- Strooiselafbrekers			
<i>Entoloma cetratum</i>	VA	GE	Dennensatijnzwam
<i>Entoloma lanuginosipes</i>	VZ	TNB	Wolvoetsatijnzwam
<i>Entoloma nitidum</i>	Z	BE	Blauwe satijnzwam
<i>Gaeastrum quadrifidum</i>	Z	EB	Vierslippige aardster
<i>Gymnopus androsaceus</i>	ZA	TNB	Paardenhaartaailing
<i>Gymnopus perforans</i>	A	TNB	Sparrenstinktaailing
<i>Gyromitra esculenta</i>	MA	BE	Voorjaarskluiszwam
<i>Hypholoma polytrichi</i>	VZ	BE	Haarmoszwavelkop
<i>Pseudoplectania nigrella</i>	UZ	EB	Zwarte bekerzwam
<i>Ramaria abietina</i>	MA	BE	Groenwordende koraalzwam
<i>Ramaria eumorpha</i>	VZ	BE	Naaldboskoraalzwam
Ouder naaldbos op arme zandgrond			
- Mycorrhizavormers			
<i>Amanita porphyria</i> L	VA	KW	Porfieramaniet
<i>Cortinarius camphoratus</i>	Z	GE	Kamfergordijnzwam
<i>Cortinarius malachius</i>	Z	GE	Donkerlila gordijnzwam

<i>Cortinarius rubellus</i> L	MA	TNB	Fraaie gifgordijnzwam
<i>Cortinarius scaurus</i>	MA	TNB	Olijfplaatgordijnzwam
<i>Lactarius hysginus</i>	Z	BE	Roodbruine melkzwam
<i>Lactarius trivialis</i> L	VZ	KW	Forse melkzwam
<i>Russula decolorans</i>	ZZ	EB	Grauwstelige russula
<i>Russula paludosa</i>	VA	KW	Appelrussula
<i>Russula sanguinea</i>	VZ	KW	Bloedrode russula
- Houtafbrekers, saprotroof			
<i>Amylostereum chailletii</i>	MA	TNB	Sparrenkorstzwam
<i>Buchwaldoboletus lignicola</i>	Z	GE	Houtboleet
- Parasiet op andere paddenstoelen			
<i>Elaphocordyceps longisegmentis</i> L	MA	KW	Grootsporige truffelknotszwam
<i>Elaphocordyceps ophioglossoides</i> L	VA	TNB	Zwarte truffelknotszwam
Naaldbos op kalkhoudende of lemige bodem (m.n. Flevopolder, duinen)			
- Mycorrhizavormers			
<i>Chroogomphus rutilus</i>	VZ	BE	Kopperode spijkerzwam
<i>Gomphidius glutinosus</i>	VZ	BE	Slijmige spijkerzwam
<i>Helvella leucomelaena</i>	VZ	KW	Zwartwitte bokaalkluifzwam
<i>Hygrophorus agathosmus</i>	ZZ	EB	Amandelslijmkop
<i>Hygrophorus pustulatus</i>	ZZ	VN	Stippelsteelslijmkop
<i>Lactarius deliciosus</i>	VA	TNB	Smakelijke melkzwam
<i>Lactarius deterrimus</i>	VA	TNB	Peenrode melkzwam
<i>Lactarius semisanguifluus</i>	VZ	BE	Vaalrode melkzwam
<i>Russula cessans</i>	VZ	BE	Duinbosrussula
<i>Russula nauseosa</i>	VZ	KW	Kleine sparrenrussula
<i>Russula turci</i>	VZ	BE	Jodoformrussula
<i>Russula xerampelina</i>	MA	KW	Roodvoetrussula
<i>Suillus collinitus</i>	Z	BE	Valse melkboleet
<i>Suillus granulatus</i>	MA	BE	Melkboleet
<i>Tricholoma terreum</i>		BE	Muisgrijze ridderzwam
- Houtafbrekers, necrotroof			
<i>Porodaedalea pini</i>	ZZ	EB	Dennenvuurzwam
- Houtafbrekers, saprotroof			
<i>Auriscalpium vulgare</i>	A	TNB	Oorlepelzwam
<i>Diplomitoporus flavescens</i>	VZ	TNB	Duindennenzwam
<i>Mycena seynesii</i>	MA	KW	Zeedenmycena
<i>Strobilurus tenacellus</i>	VA	TNB	Bittere dennenkegelzwam
- Strooiselafbrekers			
<i>Entoloma hirtipes</i>	VZ	BE	Vissige satijnzwam
<i>Geastrum fimbriatum</i>	VA	TNB	Gewimperde aardster
<i>Geastrum pectinatum</i>	MA	TNB	Grote aardster
<i>Mycena clavicularis</i>	MA	BE	Palingsteelmycena
<i>Pterula multifida</i>	MA	TNB	Sparrenveertje
<i>Ramaria myceliosa</i>	VZ	TNB	Dwergkoraalzwam

Voorbeeldgebieden

Bankenbos (Veenhuizen; met o.a. fraai ontwikkeld vochtig Fijnsparrenbos met veenmossen), Boswachterij Grolloo, Dwingelderveld, Berkenheuvel, Drents Friese Wold, Boswachterij Gieten-Borger, Emmerdennen, Mensingebos, Fijnsparrenbossen in Flevoland.

16.1.3 Knelpunten en maatregelen

In naaldbossen kan een productiefunctie in principe samengaan met een hoge mycologische waarde, maar in praktijk blijkt dat dit slechts geldt voor een klein areaal (waarschijnlijk 5-10%). De mycologische waarde concentreert zich hier vooral in jonge bossen op een voedselarme bodem en oudere bossen met een mosrijke ondergroei die geplant zijn zonder 'startbemesting'. In het eerste geval is vaak slechts sprake van een tijdelijke fase, terwijl in het tweede geval sprake is van een meer langdurige mycologische waarde. Een groot deel van het overige naaldbos bestaat uit opstanden met een stikstofrijke bodem met veel strooiselophoping en een arme mycoflora. Deze paragraaf richt zich vooral op het beperkte areaal aan naaldbossen met een

rijke mycoflora. Over het algemeen is een spontane ontwikkeling van deze bossen vanuit mycologisch perspectief het meest gunstig. In grotere gebieden kan de inzet van grote grazers bijdragen aan een betere verjonging van dennen (zie § 15.3.2).

Bij de bespreking van knelpunten en maatregelen maken we onderscheid tussen (1) productienaaldbos waarvoor gestreefd wordt naar omvorming naar natuurlijker loofbos en (2) multifunctioneel bos waarbij houtoogst de hoofdfunctie blijft. Korstmosrijke dennenbos in stuifzandgebieden kan een zeer rijke mycoflora herbergen en wordt besproken in § 7.2.

Omvormingsbeheer: milieucondities centraal in plaats van boomlaag

Bij een deel van de bospercelen met naaldbomen wordt gestreefd naar een omvorming naar loofbos. Deze omvorming begint op veel plaatsen al vanzelf: in de ondergroei verschijnen spontaan gekiemde struiken en loofbomen. Bij deze spontane omvorming wordt het proces soms versneld door het verwijderen van exoten. In het bijzonder Douglasspar en Amerikaanse eik worden vaak actief verwijderd, omdat ze zich anders blijven verjongen (Clerkx & van Hees 1999). In het meest extreme geval vindt de omvorming schoksgewijs plaats en wordt het hele bosperceel volledig gekapt. Kaalkap leidt echter lang niet altijd tot een versnelde ontwikkeling van gevarieerd loofbos. Bovengronds stopt de ontwikkeling naar een gevarieerd loofbos soms door vestiging van Adelaarsvaren of door verruiging. Bovendien beperkt de natuurlijke verjonging van bomen zich vooral tot een beperkt aantal pioniersoorten. Ondergronds vinden vaak sterke veranderingen plaats in het humusprofiel en de mycoflora. De mycoflora wordt door kaalkap of sterke dunning op twee manieren negatief beïnvloed: (1) door verstoring van de continuïteit van de bosgroeiplaats, en (2) door een sterke mineralisatie van het achtergebleven organisch materiaal neemt de stikstofbeschikbaarheid sterk toe.

Verstoring continuïteit van de bosgroeiplaats

Na kaalkap verdwijnt het overgrote deel van de mycorrhizapaddenstoelen doordat ze zonder suikeraanvoer vanuit de boom slechts kort kunnen overleven. Na aanplant van nieuwe bomen of bij spontane bosontwikkeling, vestigen zich vooral pioniersoorten, zoals Fopzwammen (*Laccaria* sp.), Gewone franjezwam (*Thelephora terrestris*) en diverse soorten Vezelkoppen (*Inocybe* spec.), terwijl de hervestiging van andere soorten vaak achterwege blijft of lang op zich laat wachten.

Sterke mineralisatie van het achtergebleven organisch materiaal

Door kaalkap verdwijnt het voor bossen kenmerkende gebufferde microklimaat (beschaduwde, vochtig en koel). De sterk verhoogde blootstelling van de bodem aan zonlicht en de bodemberoering leiden tot een plotseling versnelde mineralisatie van de organische laag met een piek in de beschikbaarheid van nutriënten. Dit is voor de meeste paddenstoelsoorten ongunstig (zie hoofdstuk 3).

Spontane ontwikkeling: geleidelijke omvorming via natuurlijke processen

Ecologische continuïteit is in Nederlandse bossen een belangrijk knelpunt en er valt daarom veel voor te zeggen om de ouderdom van een opstand soms zwaarder te laten wegen dan de natuurlijkheid van de boomlaag. In andere woorden: bij de omvorming van naaldbossen met productiefunctie naar meer natuurlijke bossen kan het soms wenselijk zijn om te sturen op het behoud of ontwikkelen van waardevolle milieucondities in plaats van rigoureus ingrijpen in de boomlaag. Het kan hierbij gaan om de aanwezigheid van: een soortenrijke mycoflora, oude bomen, oude humusprofielen, natte bodems met

veenmossen en/of een koel en vochtig microklimaat. Een rijk ontwikkelde mycoflora kan hierbij een bruikbare indicator zijn voor een veerkrachtig bossysteem. Op enkele plekken in Nederland zijn inmiddels percelen met Grove den of Fijnspar aangewezen waar het bos zich ongestoord mag ontwikkelen (figuur 16.11).



Figuur 16.11: Een voorbeeld van een Fijnsparrenperceel in het Drents-Friese Wold met een rijke mycoflora. Dit perceel is door Staatsbosbeheer aangewezen als 'naaldbomenreservaat' (foto R. Chrispijn).

Houtoogst uit mycologisch rijke oudere naaldbossen

Dunnen in donkere naaldbossen

Voor houtoogst in mycologisch waardevolle naaldbossen is het nuttig om onderscheid te maken tussen naaldbossen met een vrij open boomlaag met relatief veel lichtinval op de bodem (Dennen, Lariks) en donkere naaldbossen (Fijnspar). In percelen met Fijnspar met veel paddenstoelensoorten die afhankelijk zijn van relatief koele en vochtige condities is het vanuit mycologisch perspectief wenselijk om terughoudend te zijn met houtoogst om zo het gematigde microklimaat te behouden. Indien er bij grootschalige kap voor gekozen wordt om van oude mosrijke Fijnsparrenbossen enkele stukken met een rijke paddenstoelenflora te sparen, dan is het voor het behoud van het microklimaat belangrijk dat deze stukken groot genoeg zijn (>2 ha, liefst groter). Dit laatste is ook van belang voor de belevingswaarde van 'donkere bossen' voor een deel van de recreanten. Bovendien is bij een groter oppervlak met een vrijwel gesloten kroonlaag het risico op windworp geringer. In Flevoland zijn in mycologisch rijke percelen met Fijnspar dunningen uitgevoerd. Het gevolg hiervan was dat een groot deel van de resterende, gedeeltelijk vrijgestelde Fijnsparren is omgewaaid of om andere reden is afgestorven. Door de plotselinge toename van licht op de bodem is de mosrijke vegetatie veranderd in een ruigtevegetatie met Bramen en Duinriet. Van de mycologische rijkdom was na de behandeling niets meer over.

Dunnen in lichte naaldbossen

In lichte naaldbossen (met Den of Lariks) kan een lichte dunning van jonge tot middeloude opstanden goed samengaan met een rijke mycoflora, maar een sterke dunning is over het algemeen zeer ongunstig. Een indirect effect van dunning is dat hiermee de kieming van boomsoorten met een grote

lichtbehoefte zoals grove dennen bevoordeeld wordt. In Grove dennenbossen met een open kroondak (kroonsluiting <50%) domineert Grove den vaak de verjonging. In meer gesloten Grove dennenbossen (kroonsluiting 80-100%) daarentegen bestaat de verjonging vrijwel alleen uit verspreide exemplaren van Berk, Zomereik, Lijsterbes en Vuilboom (Clerkx & van Hees 1999). Voor een uitgebreidere bespreking van de effecten van dunning zie § 15.3.3.

Kaalkap met overstaanders en afvoer van organisch materiaal

De negatieve effecten van grootschalige kap op de mycoflora kunnen soms enigszins verzacht worden door het laten staan van diverse oudere levende bomen. Deze 'kaalkap met overstaanders' (ook wel 'green-tree retention' genoemd) wordt in de bosbouw met name succesvol toegepast in eikenbossen en dennenbossen (den Ouden & Mohren 2010). De overstaande bomen kunnen dienen als refugium voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen van oudere successiestadia (Kårén 1997, Luoma et al. 2006, Rosenvald & Lohmus 2008). Oudere bomen houden een mycorrhizanetwerk in stand dat kan dienen als een kiembed voor jonge boompjes (zie § 2.3.2). Deze maatregel is echter onvoldoende effectief voor kritische soorten van oudere, gesloten bossen. Bovendien is de maatregel alleen effectief indien er geen sterke mineralisatie optreedt van achterblijvend organisch materiaal.

Sterke mineralisatie kan voorkomen worden door na de kap ook de vermeste en verzuurde organische laag geheel te verwijderen inclusief stronken en houtresten. Op die manier kan een voedselarme, minerale uitgangssituatie gecreëerd worden voor een soortenrijk pionierbos. In Scandinavië is waargenomen dat na grootschalige kap de mycorrhiza-vormende paddenstoelen beter functioneerden en de jonge boompjes beter groeiden indien ook de stronken verwijderd werden (Lindahl et al. 2001). Verder blijkt uit langjarig onderzoek in aangeplante bosopstanden dat door het verwijderen van stronken na kaalkap de kans op aantasting door parasitaire paddenstoelen zoals Sombere honingzwam (*Armillaria ostoyae*) en Dennenmoorder (*Heterobasidion annosum*) sterk afneemt (Stokland et al. 2012; Cleary et al. 2013).



Figuur 16.12: Kaalkap met een paar overstaanders en zeer veel houtresten die bijdragen aan een voedselrijk milieu dat ongunstig is voor kwetsbare paddenstoelen (foto E. Arnolds).

Stimuleren van schrale, jonge successiestadia via cyclisch beheer

In principe zou het mogelijk moeten zijn om via cyclisch beheer ervoor te zorgen dat er op landschapsniveau voldoende mycologisch waardevolle pionierbossen voorkomen. Dit kan prima gecombineerd worden met andere functies (met name houtoogst, maar ook recreatie). Na verloop van tijd neemt de mycologische waarde vaak weer af en in slechts een beperkt deel van de productiebossen laten middeloude bossen een hogere mycologische waarde zien. Houtoogst kan hier dan weer een nieuwe cyclus voor de mycoflora in gang zetten.

Bouwstenen voor een afwegingskader

In veel gevallen hoeft het handhaven van naaldbossen met een waardevolle mycoflora andere biodiversiteitsdoelen niet in de weg te staan. Met name bij Grove den neemt bij natuurlijke successie het aandeel meestal vanzelf af zodat omvormingsbeheer niet nodig is. In sommige gevallen kan het wenselijk zijn om naaldbossen om te vormen naar bossen met inheemse boomsoorten. Dit is vooral het geval indien er sprake is van uitbundige verjonging in de nabijheid van andere kwetsbare beheertypen en oude bosgroeiplaatsen (zie o.a. Bijlsma et al. 2010; Bijlsma 2011). Dit geldt met name bij Douglasspar en Lariks. Voor een betere integratie van mycologische waarden in de praktijk van het bosbeheer is het wenselijk om een afwegingskader te ontwikkelen voor de na te streven doelen voor naaldbossen (Van Tooren & Siebel 2011; zie hoofdstuk 20, kennislacune A5).

17 Cultuurhistorische bossen (N17)

Samenvatting

In dit hoofdstuk wordt de mycoflora besproken van Vochtig hakhout en middenbos (§ 17.1), Droog hakhout (§ 17.2) en Park- en stinzenbos (§ 17.3). Hakhout is een traditionele gebruiksvorm van verschillende soorten loofbomen waarbij de hakhoutstoven periodiek worden afgezet. De mycologische waarden van hakhout zijn tegenwoordig beperkt. De mycologische betekenis van vochtig hakhout zit vooral in houtafbrekende paddenstoelen op oude hakhoutstoven en op niet afgevoerde houtresten terwijl in droog eikenhakhout het aandeel mycorrhiza-vormende paddenstoelen iets hoger kan zijn. Veel hakhout is verlaten en het voormalig hakhout ontwikkelt zich dan tot bos. Middenbosbeheer werd vroeger (en nu opnieuw) toegepast in de Limburgse hellingbossen om wille van de bijzondere bosflora. Kleine bomen en struiken worden daarbij periodiek geoogst terwijl enkele grote bomen blijven staan. De effecten van de verschillende beheervormen op de paddenstoelen zijn niet goed bekend.

Park- en stinzenbossen zijn kunstmatig aangelegde en intensief beheerde bossen die liggen rondom buitenplaatsen en landgoederen. Ze behoren tot de soortenrijkste biotopen voor paddenstoelen in Nederland. De voor dit beheertype kenmerkende mycoflora bestaat voor een groot deel uit mycorrhiza-vormende soorten. Laanbermen, (gemaaide) gazons met bomen en open boomgroepen vormen voor deze groep gunstigste standplaatsen. Een beheer waarbij het organisch materiaal zoals dode bladeren en grasmaaisel jaarlijks wordt afgevoerd schept hier gunstige omstandigheden. Dikke (dode en levende) bomen vormen het leefgebied voor gespecialiseerde houtafbrekende paddenstoelen. Het achterlaten van dikke boomstammen is voor deze groep cruciaal. Bij door paddenstoelen aangetaste bomen is kap niet altijd nodig en er dient een zorgvuldige afweging plaats te vinden tussen de risico's van kwijnende bomen voor het publiek en het behoud van zeldzame paddenstoelen. In gesloten bos op rijkere bodem komt een aantal karakteristieke bodembewonende paddenstoelen voor. Voor deze groep volstaat 'niets doen'. Bij restauraties van parken is het voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen van belang dat bij de keuze van de aan te planten boomsoorten gekozen wordt voor voldoende bomen die ectomycorrhiza vormen. Hier is het zaak te zoeken naar een balans tussen cultuurhistorische aspecten en natuurbelangen.

17.1 Vochtig hakhout en middenbos (N17.01)

Karakteristiek

Vochtig hakhout bestaat uit periodiek afgezette stobben en stoven van verschillende boomsoorten op vochtige bodem. Het geproduceerde dunne hout kende diverse gebruikstoepassingen. In middenbos worden ook dunne bomen geoogst uit het bos, maar blijven dikke hoge bomen overstaan. De hellingbossen in Zuid-Limburg met een middenbosbeheer worden ook tot dit

type gerekend. Hier is deze gebruiksvorm op sommige plaatsen opnieuw ingevoerd, vanwege de bijzondere bosflora. Wanneer de hakhoutcultuur lang wordt voortgezet, ontstaan op den duur zeer oude, dikke hakhoutstoven.

Hakhout (griend) van wilgen kwam hoofdzakelijk langs de grote rivieren voor met de Biesbosch als belangrijkste en grootste gebied. Elzenhakhout is (was) geconcentreerd in gebieden waar ook Elzenbroekbos groeit: in beekdalen en het laagveengebied. Essenhakhout kent een klein areaal dat grotendeels beperkt is tot de rivierklei van het Kromme Rijn-gebied. Eikenhakhout komt met name op de hogere zandgronden voor (zie §17.2), maar enkele stukjes eikenhakhout liggen op vochtiger bodems.

De eerste jaren na het kappen van het hakhout ontstaat een opbloei van kruidachtige planten vanwege de vrije toetreding van licht en de daarmee gepaard gaande versterkte mineralisatie van organisch materiaal. Na het uitgroeien van de stoven nemen deze door lichtgebrek weer af. Veel hakhout wordt sinds lang niet meer geoogst en dan groeien de eertijds gekapte stoven uit. Het hakhout ontwikkelt zich dan geleidelijk in de richting van opgaand loofbos. Aanvankelijk zijn de uitgroeïende stammen nog van gelijke leeftijd, maar geleidelijk ontstaat er meer differentiatie in leeftijd en boomsoorten.



Figuur 17.1: De Zadelzwam (Polyporus squamosus) groeit veel in essenhakhout maar ook op diverse soorten vrijstaande loofbomen (foto W. Ozinga / D. Terwisscha)

Mycoflora

Biodiversiteit en functionele diversiteit

Mycorrhiza-vormende soorten zijn schaars in vochtig hakhout, maar het beheertype kan wel van belang zijn voor houtbewonende soorten die op de oude stoven groeien. Dat betreft voornamelijk algemene soorten zoals Zadelzwam (*Polyporus squamosus*, figuur 17.1), Grijze gaatjeszwam (*Bjerkandera adusta*), Houtknotszwam (*Xylaria polymorpha*), Gerimpelde korstzwam (*Stereum rugosum*) en soms zeldzamere soorten zoals Bruine borstelkurkzwam (*Coriolopsis gallica*) of Doolhofelfenbankje (*Cerrena unicolor*). Op hakhoutstoven van wilgengriend is Anijskurkzwam (*Trametes suaveolens*) een karakteristieke soort. Het aantal aan hakhout gebonden soorten is beperkt. In de mosbegroeiing van de stoven kunnen kleine

bemoste-stammen-bewoners als de Ranzige mycena (*Mycena olida*) en de Blauwgrijze schorsmycena (*M. pseudocorticola*) groeien. De aantallen vruchtlichamen van strooisel afbrekende paddenstoelen zijn relatief laag en ook met weinig karakteristieke soorten vertegenwoordigd. Deze soorten zijn vaak ook op andere vochtige, voedselrijke standplaatsen te vinden. Wanneer het gehakte hout niet wordt afgevoerd, komen op de takkenbossen diverse – doorgaans niet bijzondere – houtafbrekende paddenstoelen te groeien, bijvoorbeeld Waaierkorstzwam (*Stereum subtomentosum*), Gele korstzwam (*S. hirsutum*) en Winterhoutzwam (*Polyporus brumalis*).

Betekenis van de mycoflora

De mycologische betekenis van vochtig hakhout is beperkt en het gaat hierbij vooral om houtafbrekers. Op oude stoven komen enkele houtbewoners voor. De niet algemene Rivierbosmycena (*Mycena niveipes*) lijkt een voorkeur voor hakhoutstoven te hebben. Dit betekent dat het vanuit mycologisch oogpunt mogelijk beter is om het hakhoutbeheer te staken en volgroeide bossen te laten ontstaan.

Kenmerkende soorten

Er zijn geen paddenstoelen die echt kenmerkend zijn voor hakhout (Arnolds & Van den Berg 2013), wel zijn er een paar soorten die hier relatief vaak gevonden worden (zie tabel 17.1).

Tabel 17.1: Soorten die regelmatig in vochtig hakhout groeien. Voor een toelichting van de afkortingen, zie tabel 1.3.

Wetenschappelijke naam	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
<i>Entoloma euchroum</i> (Els)	MA	BE	Violette satijnzwam
<i>Mycena niveipes</i> (Es, Wilg)	VZ	KW	Rivierbosmycena
<i>Polyporus tuberaster</i>	VA	TNB	Franjeporiezwam
<i>Trametes suaveolens</i> (Wilg)	MA	TNB	Anijskurkzwam
Soorten van voedselrijk bos			
<i>Pholiotina arrhenii</i>	VA	TNB	Geringd breeksteeltje
<i>Psathyrella spadiceogrisea</i>	A	TNB	Vroege franjehoed
<i>Psathyrella multipedata</i>	VA	TNB	Bundelfranjehoed
Soorten van opgaand wilgenbos			
<i>Cortinarius saturninus</i>	VZ	TNB	Kousevoetgordijnzwam
<i>Cortinarius urbicus</i>	VZ	TNB	Bleke wilgengordijnzwam
<i>Lentinus tigrinus</i>	VA	TNB	Tijgertaaiplaat
Houtverteerders van dun hout			
<i>Cylindrobasidium evolvens</i>	ZA	TNB	Donzige korstzwam
<i>Mycena polygramma</i>	A	TNB	Streepsteelmycena
<i>Stereum hirsutum</i>	ZA	TNB	Gele korstzwam
<i>Stereum subtomentosum</i>	A	TNB	Waaierkorstzwam

Knelpunten en maatregelen

Het traditionele beheer bestaat uit het periodiek kappen van de uitgegroeide staken en het afvoeren ervan. De frequentie varieert en ligt tussen de 1x per 5 à 10 jaar. Bij (al dan niet bewust) 'niets doen' in hakhout schieten de eerder geknotte stoven door en zet de ontwikkeling in naar loofbos.

Een aanzienlijk areaal van de bossen op kalkhellingen in Zuid-Limburg is in het verleden in gebruik geweest als hakhout (Bobbink et al. 2008), volgens het z.g. middenbos systeem. Dit gebruik is gestopt en in deze bossen is in de loop der tijd een dichte boom- en struiklaag tot ontwikkeling gekomen. In enkele bossen is het middenbosbeheer opnieuw ingevoerd. Hierbij worden struiken en kleine bomen afgezet en enkele grote bomen (Eik, Zoete kers)

blijven staan. Het doel is om de bijzondere vaatplantenflora (o.a. orchideeën) te herstellen. De periodieke afvoer van hout, de versnelde afbraak van strooisel en humus en het tijdelijk drogere en warmere microklimaat na de houtkap pakken vermoedelijk negatief uit voor veel strooiselbewonende paddenstoelen. Echter, de beheermaatregel heeft ook tot gevolg dat de bovenste bodemlaag doorwoeld wordt, met als gevolg een verhoging van de bodem-pH. Deze kan ook door een tijdelijk versterkte erosie op de helling worden verhoogd. Dit kan voor sommige paddenstoelen van kalkhoudende bodem wellicht gunstig uitwerken, zelfs als een deel van het organisch materiaal hierdoor verdwijnt. De maatregel leidt tot een combinatie van een verhoogd kalkgehalte, achtergebleven stukjes hout, een wat verhoogde bodemtemperatuur en misschien vanwege de doorgaande stikstofdepositie en vertering van het organisch materiaal verhoogde stikstofbeschikbaarheid. Het is denkbaar dat dit gunstig is voor een aantal van de Parasolzwammen die kenmerkend zijn voor de z.g. Parasolzwam-bosjes (zie § 14.3). Diverse van deze soorten zijn de laatste jaren vooruit gegaan. Deze effecten zijn niet systematisch onderzocht, en evenmin zijn de effecten op mycorrhiza-vormende paddenstoelen bekend.

Behalve het verwijderen van tak- en stamhout is er een bijkomend effect van de versnelde afbraak van organisch materiaal wanneer direct zonlicht op de bodem met resten van de houtkap valt. Concurrentiekrachtige planten zoals Bosrank (*Clematis vitalba*) en bramen nemen vaak sterk toe na herinvoering van uitkap. Deze ontwikkeling verhindert de ontwikkeling van minder krachtige bosplanten. Toch zijn er ook gevallen waarbij de bosflora duidelijk heeft geprofiteerd van de maatregel (Bobbink et al. 2008). Ervaring leert dat ruderales vegetaties gewoonlijk arm aan paddenstoelen zijn. Een verschil met dit beheer zoals het in het verleden werd uitgevoerd is dat vroeger zo ongeveer al het organisch materiaal werd afgevoerd voor gebruik (mond. med. P. Kelderman), terwijl er tegenwoordig nogal wat organisch materiaal (kleinere takken, bladstrooisel, humus) achterblijft. Een extra complicerende factor is de, weliswaar matige hoge, stikstofdepositie in Limburg. Dit kan extra verzuivering tot gevolg hebben en herstel van de vegetatie bemoeilijken.

Het uitvoeren van het traditionele beheer is kostbaar; de opbrengst dekt de kosten bij lange na niet. Het gevolg is dat veel hakhoutgebieden zijn verlaten. Hierdoor schieten de hakhoutstoven door en verliest het hakhout zijn oorspronkelijke eigenschappen. Een tussenvorm wordt hier en daar toegepast: kappen van de hakhoutstoven, maar het gekapte hout niet afvoeren. Het gevolg hiervan is vaak een sterke verzuivering omdat tussen de weggrotende takken grote stikstofminnende planten gaan domineren als Grote brandnetel, Speerdistel, Akkerdistel, Braam, Kleefkruid en Kweek. Het onderhoud van hakhout en griend kan met hulp van vrijwilligers soms voortgezet worden. Het kan zijn dat cultuurhistorische of natuurwetenschappelijke argumenten het voortzetten van het traditionele beheer rechtvaardigen. Waar dat niet het geval is, is een beheer van 'niets doen' en de vegetatie spontaan tot opgaand bos laten ontwikkelen voor paddenstoelen een gunstige optie.

17.2 Droog hakhout (N17.02)

Karakteristiek

Droog hakhout is een loofbos bestaande uit houtige gewassen (meestal eiken, soms ook berk, beuk en linde) die regelmatig dicht bij de grond afzet worden. Door het dicht bij de grond afzetten van de bomen ontstaan stobben of

stoven, die vele eeuwen oud kunnen zijn. De cyclus verschilt per regio en boomsoort, maar meestal wordt om de 4 tot 15 jaar gehakt. Door de regelmatige houtoogst heeft de boomlaag een open karakter en op de bodem vindt minder strooiselophoping plaats (lagere productie, meer windwerking, snellere afbraak). Dit laatste mechanisme is door de hoge stikstofdepositie tegenwoordig minder effectief. Droog hakhout komt met name voor op de drogere leemhoudende zandgronden en in de binnenduinrand. Het hakhout werd vaak afgeschermd van heide en ander open terrein door wallen. In de loop van de 19^e eeuw is veel eikenhakhoutbos omgezet in spaartelgenbos, dat wil zeggen opgaand bos dat uitgroeide uit hakhout door een deel van de bomen ('overstaanders') te sparen bij de houtoogst.

Hakhoutbeheer was vanaf de middeleeuwen tot aan het begin van de 20^{ste} eeuw de dominantie vorm van bosbeheer in grote delen van Noordwest Europa (Tack et al. 1993; Jansen & Kuiper 2001; Decocq et al. 2005; Rackham 2008; den Ouden & Mohren 2010). Daarna werd het hakhoutbedrijf snel minder rendabel. Dit werd nog versterkt door de invoer van Eikenmeeldauw-soorten uit Azië (*Microsphaera alphitoides* s.l.). In het begin van de 20^e eeuw heeft gezorgd voor grote sterfte onder eiken (Takamatsu et al. 2007). Veel voormalige hakhoutpercelen zijn daardoor omgezet naar 'hooghout' of aan hun lot overgelaten. In verwaarloosde hakhoutpercelen is het open en schrale karakter vaak verdwenen en heeft zich vaak een dik pakket stikstofrijk strooisel opgehoopt (zie knelpunten en maatregelen). Op dit moment bedraagt de totale oppervlakte aan actief beheerd eikenhakhout naar schatting zo'n 350 ha.

Mycoflora

Biodiversiteit en functionele diversiteit

In de eerste helft van de 20^{ste} eeuw konden oude eikenhakhoutpercelen met een schrale ondergroei vermoedelijk een rijke mycoflora herbergen. Waarschijnlijk was de soortenrijkdom en soortensamenstelling vergelijkbaar met die van mosrijke eikenstrubben zonder hakhoutbeheer (zie § 15.2). Historische mycologische gegevens uit actief onderhouden hakhoutpercelen in Nederland zijn zeer schaars zodat we een sterk incompleet beeld van de vroegere mycoflora hebben. In het karteringsbestand van de Nederlandse Mycologische Vereniging werden enkele sterk afgenomen soorten vroeger opvallend vaak gemeld uit eikenstrubben en eikenhakhout, waaronder Eikenstekelzwam (*Sarcodon underwoodii*) en Viltige slijmkop (*Hygrophorus nemoreus*). Een andere aanwijzing voor de vroegere mycologische rijkdom is te vinden in waarnemingen uit 1939 van Jansonius in het Zwanemeerbos bij Gieten (karteringsbestand NMV). In dit toentertijd intensief gebruikte eikenhakhoutbos op lemige bodem werden spectaculaire mycorrhiza-vormende soorten waargenomen als Hoorn-van-overvloed (*Craterellus cornucopioides*), Viltige slijmkop (*Hygrophorus nemoreus*) en Meelkop (*Cortinarius caperatus*). In eikenhakhout in het Gooi bij Baarn groeiden vroeger enorme hoeveelheden Hanenkammen en veel Stekelzwammen (oude mond. med. J. Frencken, G. de Vries).

In de tachtiger jaren zijn eikenbossen in Noordoost Nederland onderzocht door Jansen (1981) en dit onderzoek omvatte ook een voormalig eikenhakhoutperceel op 'de Heerlijkheid de Eese' bij Steenwijk. Hier werd een zeer soortenrijke mycoflora aangetroffen vergelijkbaar met die van schrale, mosrijke eikenbossen (ook wel Gaffeltandmos-Eikenbos genoemd, zie § 15.2). Vooral de rijkdom aan mycorrhiza-vormende soorten valt hierbij op met bedreigde soorten als Roodschubbige gordijnzwam (*Cortinarius bolaris*), Avondroodstekelzwam (*Sarcodon joeides*; figuur 4.2), Blauwvoetstekelzwam

(*Sarcodon scabrosus*; figuur 19.2) en Fluwelige stekelzwam (*Hydnellum spongiosipes*). Ook onder de houtafbrekers en strooiselafbrekers kwamen diverse bedreigde soorten voor, zoals Gaffeltandfranjehoed (*Psathyrella dicrani*) en Geurloze collybia (*Gymnopus inodorus*). Het is echter niet duidelijk in hoeverre de vroegere mycologische waarden optraden mede dankzij het hakhoutbeheer (via een verschrompend effect op de bodem) of ondanks het hakhoutbeheer.

Een indruk van de potentieel rijke mycoflora in hakhoutpercelen kan verkregen worden in de ons omringende landen. Zo komen in Groot Brittannië in de omgeving van Ascot, West Kent en New Forest hakhoutpercelen met Eik en Tamme kastanje voor met veel in Nederland bedreigde paddenstoelen van droge bossen waaronder diverse stekelzwammen (Green 2001; Ewald 2002). Ook in Scandinavië zijn nog diverse voorbeelden te vinden van mycologisch rijke hakhoutpercelen (Knudsson 2009). Op basis van de beschikbare voorbeelden ontstaat het beeld dat hakhoutpercelen met een rijke mycoflora worden gekenmerkt door een schrale ondergroei, een lange continuïteit van beheer (regelmatig terugzetten van de stoven, verzorging van oude bomen, verwijdering van opslag, extensieve begrazing), een lage stikstofdepositie en een bodem die iets mineraalrijker is.

Betekenis van de mycoflora

Goede voorbeelden van actief beheerde hakhoutgebieden met een rijke mycoflora zijn voor zover bekend thans niet meer in Nederland aanwezig. Tegenwoordig leidt hakhoutbeheer vaak tot verrijking en van de vroegere mycologische waarde is zo goed als niets meer over.

Kenmerkende soorten

Er zijn geen paddenstoelen die specifiek gebonden zijn aan droog hakhout. In Drenthe zijn de Spoelvoetcollybia (*Gymnopus fusipes*) en Bruine anijszwam (*Lentinellus cochleatus*) kenmerkend voor doorgeschoten hakhoutstoven.

Tabel 17.2: Kwaliteitsindicatoren voor droog hakhout. De meeste soorten hebben hun optimum in eikenstrubben (zie § 15.2) en/of lanen (zie § 19.7.).

Wetenschappelijke naam	Fr	R. Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers			
<i>Cantharellus cibarius</i>	A	GE	Hanenkam
<i>Cortinarius bolaris</i>	VA	KW	Roodschubbige gordijnzwam
<i>Gyroporus cyanescens</i>	MA	BE	Indigoboleet
<i>Hydnellum conrescens</i>	VA	KW	Gezoneerde stekelzwam
<i>Hydnellum spongiosipes</i>	VA	KW	Fluwelige stekelzwam
<i>Inocybe lanuginosa</i>	VA	KW	Gewone wolvezelkop
<i>Lactarius chrysorrheus</i>	A	TNB	Zwavelmelkzwam
<i>Phellodon confluens</i>	MA	KW	Wollige stekelzwam
<i>Phellodon melaleucus</i>	MA	BE	Tengere stekelzwam
<i>Phellodon niger</i>	VZ	BE	Blauwzwarte stekelzwam
<i>Sarcodon joeides</i>	MA	BE	Avondroodstekelzwam
<i>Sarcodon scabrosus</i>	VA	KW	Blauwvoetstekelzwam
Necrotrofe parasiet			
<i>Fistulina hepatica</i>	A	TNB	Biefstukzwam
<i>Gymnopus fusipes</i>	VA	TNB	Spoelvoetcollybia
Saprotroof op hout			
<i>Gymnopus inodorus</i>	Z	EB	Geurloze collybia
Terrestrische saprotroof			
<i>Psathyrella dicrani</i>	VZ	KW	Gaffeltandfranjehoed

Knelpunten en maatregelen

Voor actief beheerde hakhoutpercelen vormt de hoge stikstofdepositie waarschijnlijk het grootste knelpunten voor de mycoflora. Net als in eikenstrubben zonder hakhoutbeheer (zie § 15.2) is hierdoor de schrale, mosrijke ondergroei in veel hakhoutpercelen verruigd.

Het effect van het herstel van hakhoutbeheer op de mycoflora is niet onderzocht, maar een positief effect valt alleen te verwachten indien het lukt om een schrale ondergroei te herstellen. Omvorming en herstel van voormalig hakhout blijkt in praktijk een zeer lastige opgave doordat plotselinge lichtinval leidt tot een sterke mineralisatie van het opgehoopte strooisel (den Ouden & Mohren 2010) hetgeen ongunstig is voor de mycoflora. Bij oude bomen loopt de vitaliteit van de achtergebleven stoven soms sterk terug en dit effect wordt versterkt door Eikenmeeldauw (*Microsphaera alphitoides*) en parasitaire houtpaddenstoelen waaronder de Sombere honingzwam (*Armillaria ostoyae*; zie kader 2.6) (Jansen & Kuiper 2001; Rackham 2008; den Ouden & Mohren 2010). In verwaarloosde hakhoutpercelen is 'niets doen' waarschijnlijk de beste beheeroptie vanuit mycologisch perspectief.

17.3 Park- en stinzenbos (N17.03)

Karakteristiek

Parkbossen zijn open bossen die onderdeel uitmaken van een historische park- of tuinaanleg. Stinzenbossen bestaan uit oude bossen bij landgoederen met in de ondergroei veel bolgewassen en overblijvende kruidachtige planten. Bij de aanleg van landhuizen en landgoederen, veelal vanaf de gouden eeuw, maar ook later is er ook veel aandacht besteed aan de tuin en de omliggende bossen en met name in de landschappelijke parkstijl spelen parkbossen een nadrukkelijke rol. Hierbij zijn in sommige parkbossen veel uitheemse bomen geplant. Park- en stinzenbossen vertonen overeenkomsten met Rivier- en beekbegeleidend bos (§ 14.2) vanwege de ligging dikwijls op kleibodem. Ook bestaat er verwantschap met beheertype 'Laan en schrale berm met bomen' (§ 19.7) vanwege de vaak in parken en stinzenbossen aangelegde lanen. Het beheer is doorgaans gericht op het behouden van het landschappelijke beeld, de bijzondere plantensoorten en het handhaven van een open boomlaag door het vrijstellen van bijzondere bomen, het verwijderen van opslag, het maaien van bermen en gazons en soms het verwijderen van bladstrooisel. Parkbossen zijn populaire wandelbestemmingen en bij het beheer krijgt dit vaak de nodige aandacht te krijgen.

Mycoflora

Park- en stinzenbossen en landgoederen behoren tot de soortenrijkste biotopen voor paddenstoelen in Nederland. Dit blijkt onder ander uit het feit dat in de top tien van paddenstoelenrijke gebieden in Nederland (de 'kroonjuwelen') zes parken en landgoederen vermeld staan (Jalink 1999). Bij Kasteel Nijenrode zijn inmiddels meer dan duizend paddenstoelensorten waargenomen. Mycologisch waardevolle park- en stinzenbossen en landgoederen komen voornamelijk voor op min of meer kalkrijke zand-, zavel- en kleigronden op oeverwallen langs rivieren, op zeeklei en in de binnenduinrand. Het gaat dus vrijwel steeds om rijkere en goed gebufferde bodems. De mycoflora van deze parken en landgoederen op rijke bodems vertoont veel overeenkomsten met die van het beheertype 'Haagbeuken- en

Essenbossen' en voor details wordt verwezen naar hoofdstuk 14, terwijl op arme bodems de mycoflora lijkt op die van droge bossen (hoofdstuk 15).

De grootste mycologische rijkdom is te vinden in parken en landgoederen op kalkrijke rivierklei of zavel, met name te vinden langs de Utrechtse Vecht, de Kromme Rijn en de Waal (zie voorbeeldgebieden). Deze herbergen een karakteristieke mycoflora met veel mycorrhiza-vormende paddenstoelen van basenrijke bodems met een lage beschikbaarheid van stikstof waaronder veel Boleten, Amanieten, Melkzwammen, Russula's, Slijmkoppen, Vezelkoppen en Gordijnzwammen (Veerkamp et al. 1994; Keizer et al. 1995; van den Dool et al. 1997; Tolsma 2006). Deze zogenaamde 'kleibospaddenstoelen' komen vooral voor langs lanen en worden uitgebreider besproken in § 19.7 Laan en schrale berm met bomen.

Het is opmerkelijk dat de mycoflora van parkbossen en landgoederen over het algemeen veel soortenrijker is dan bossen met minder beheer. Dit onderstreept het belang van continuïteit in beheer. De waargenomen soortenrijkdom hangt waarschijnlijk samen met een aantal voor paddenstoelen gunstige randvoorwaarden:

- Een lange continuïteit van het beheer en daardoor een grote ecologische continuïteit;
- Variatie in bosstructuur met relatief veel open bos en vrijstaande bomen;
- Plaatselijk komen condities voor waar zich vrijwel geen strooisel ophoopt of waar strooisel verwijderd wordt;
- Bodem met een goede basenverzadiging en met een goede strooiselvertering;
- Kleinschalige bodemverstoringen die periodiek mineraalrijke, goed gebufferde bodemlagen aan de oppervlakte brengen. Dergelijke bodemdynamiek zorgt voor een pleksgewijze verjonging van de bodem waardoor weer humusarme micromilieus ontstaan;
- Een stabiele hydrologie en/of aanwezigheid van watervoerende sloten (van den Dool et al. 1997);
- Aanwezigheid van oude monumentale bomen waarbij terreineigenaren zich dikwijls inspannen deze te behouden.

Biodiversiteit

Landgoedbossen staan bekend om hun hoge soortenrijkdom aan paddenstoelen. Dat geldt voor de meeste taxonomische groepen. De ectomycorrhiza-vormende geslachten als Amaniet (*Amanita*), Boleet (*Boletus* s.l.), Gordijnzwam (*Cortinarius*), Melkzwam (*Lactarius*), Russula (*Russula*) zijn rijkelijk vertegenwoordigd, speciaal in bosranden, steilkanten, padranden en laanbermen. Strooiselafbrekende paddenstoelen op vruchtbare grond (mull-humus) zijn met veel soorten vertegenwoordigd, waaronder enkele opvallend grote soorten: Reuzenchampignon (*Agaricus augustus*), Grootsporige champignon (*Agaricus urinascens*) en Grote trechterzwam (*Clitocybe geotropa*). De gaatjeszwammen en houtbewonende Korstzwammen zijn met diverse, grotendeels tot landgoedbossen beperkte, soorten aanwezig, dankzij de aanwezigheid van grote dikke levende of dode bomen.

Functionele diversiteit

Alle ecologische groepen van paddenstoelen zijn in Park- en stinzenbossen rijkelijk vertegenwoordigd. Dit geldt speciaal voor de mycorrhiza-vormende paddenstoelen en de parasitair en saprotroof groeiende paddenstoelen die aan oude bomen resp. groot dood hout zijn gebonden.

Mycorrhiza-vormende paddenstoelen worden sterk begunstigd wanneer de vegetatie onder de bomen geregeld wordt gemaaid en gevallen bladeren worden verwijderd. Dat laatste kan door kunstmatige (bladblazen, harken) of natuurlijke oorzaak gebeuren (windwerking, op hellingen door de zwaartekracht; Keizer 2003a,b). Onder invloed van deze activiteiten is de nutriënten- en koolstofkringloop in het systeem niet gesloten, doordat de bladeren niet verteren op de plaats waar de boom de nutriënten aan de bodem heeft onttrokken. Hierdoor wordt de bodem steeds armer aan nutriënten (speciaal stikstof). De lage stikstofbeschikbaarheid en de dunne strooisellaag (door lagere aanvoer in combinatie met regelmatige afvoer) is gunstig voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen (zie verder hst. 2). Een lagere strooiselproductie in combinatie met afvoer resulteert daarnaast in een lagere hoeveelheid strooiselafbrekende paddenstoelen. Beide effecten tezamen resulteren in een vergroting van de verhouding van mycorrhiza-vormende soorten op het totaal aantal soorten paddenstoelen. In Nederlandse bossen ligt deze verhouding vaak rond de 0,3 terwijl op plaatsen waar het blad wordt verwijderd deze 0,5 of nog groter kan worden.

De aanwezigheid van grote monumentale bomen biedt leefgebied voor die soorten paddenstoelen die aangewezen zijn op dikke oude bomen en grote volumes dood hout (figuur 17.2). Nederland is relatief arm aan dikke oude bomen, en daarmee ook aan paddenstoelen die hieraan gebonden zijn. Zie voor op beuken levende soorten Walley & Veerkamp (2005). Parken en landgoederen zijn van groot belang, doordat het de weinige plaatsen zijn waar deze spectaculaire soorten kunnen leven (zie § 2.5). Voorbeelden van op eik levende soorten: Eikenweerschijnzwam (*Pseudoinonotus dryadeus*), Eikenvuurzwam (*Fomitiporia robusta*) Op beuk: Kammetjesstekelzwam (*Hericium coralloides*; figuur 15.18), Pruikzwam (*H. erinaceus*), Waslakzwam (*Ganoderma cupreolaccatum*, figuur 17.2). Oude iepen zijn in de park- en stinzenbossen te vinden maar ook langs wegen. Zoals bekend is het iepenbestand zeer sterk ingekrompen door de Iepziekte. Daarmee zijn aan iepen gebonden paddenstoelen ook sterk achteruit gegaan. Aan levende iepen groeien de Iepenzwam (*Hypsizygus ulmarius*) en de Iepenbuisjeszwam (*Rigidoporus ulmarius*, ook aan Paardenkastanje). Deze laatste soort kan enorme afmetingen krijgen: in Utrecht groeit op een oude Iep een exemplaar van meer dan 70 cm breed en 20 cm dik. Parasitair op wortels van levende iepen groeit de Zilverige satijnzwam (*Entoloma saundersii*), die in januari en februari fructificeert. Een voorkeur voor dood iepenhout vertonen het Viltig judasoor (*Auricularia mesenterica*) en de Zalmzwam (*Rhodotus palmatus*) (Keizer 2009); de laatste eerder in het bos dan daar buiten.

De strooiselafbrekers zijn met veel soorten vertegenwoordigd; het soortenspectrum vertoont veel overeenkomst met dat van de bossen op voedselrijke bodem (N14.01 beekbegeleidend bos, N14.03 Haagbeuken- en essenbos), resp. bossen op armere bodemtypen.



Figuur 17.2: De Waslakzwam (*Ganoderma cupreolaccatum*) groeit vrijwel uitsluitend op oude beuken in parkbossen en landgoederen op klei (foto P.J. Keizer).

Kenmerkende soorten

Volgens de standaardlijst van paddenstoelen in Nederland (Arnolds & Van den Berg 2013) zijn circa 200 soorten kenmerkend voor Park- en stinzenbos op klei. Parkbos op zand is niet apart onderscheiden. Ook diverse soorten uit andere bostypen en lanen worden regelmatig in Park- en stinzenbossen waargenomen. Zie hiervoor bij Lanen (§ 19.7), beekbegeleidende bossen (§ 14.1), Bossen op vruchtbare bodem Oost-Nederland (§ 14.3).

Tabel 17.1: Kenmerkende soorten voor Park- en stinzenbos.

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Mycorrhizavormers op klei				
<i>Amanita ceciliae</i>	V	VZ	BE	Prachtamaniet
<i>Amanita franchetii</i>	V	VZ	BE	Geelwratte amaniet
<i>Amanita phalloides</i>		A	TNB	Groene knolamaniet
<i>Amanita strobiliformis</i>		VZ	KW	Franjeamaniet
<i>Boletus impolitus</i>		VZ	BE	Goudporieboleet
<i>Boletus satanas</i>	V	Z	BE	Satansboleet
<i>Cortinarius largus</i>		MA	TNB	Bruine kleibosgordijnzwam
<i>Inocybe adaequata</i>		MA	KW	Wijnrode vezelkop
<i>Inocybe bongardii</i>	V	VZ	BE	Geurende vezelkop
<i>Inocybe fraudans</i>		VZ	KW	Perenvezelkop
<i>Inocybe asterospora</i>		VA	KW	Sterspoorvezelkop
<i>Lactarius mairei</i>	V	ZZ	EB	Ruige melkzwam
<i>Leccinum duriusculum</i>		VA	TNB	Harde populierboleet
<i>Russula farinipes</i>		Z	KW	Bleekgele russula
<i>Russula pseudointegra</i>		MA	TNB	Kleibosrussula
<i>Russula veterinosa</i>		MA	KW	Tweekleurige russula
<i>Russula viscida</i>		Z	KW	Plompe russula
Mycorrhizavormers op zand				
<i>Amanita pantherina</i>		A	TNB	Panteramaniet
<i>Boletus reticulatus</i>		VA	TNB	Vroeg eekhoortjesbrood
<i>Boletus erythropus</i>		A	TNB	Gewone heksenboleet
<i>Cortinarius hinnuleus</i>		A	TNB	Muffe gordijnzwam
<i>Leccinum aurantiacum</i>		VA	KW	Rosse populierboleet
<i>Russula grata</i>		MA	BE	Amandelrussula
<i>Russula undulata</i>		ZA	TNB	Zwartpurperen russula
<i>Russula solaris</i>		MA	TNB	Zonnerussula

Strooiselafbrekers op klei				
<i>Clitocybe geotropa</i>		VZ	BE	Grote trechterzwam
<i>Gymnopus confluens</i>		A	TNB	Bundelcollybia
<i>Lacrymaria lacrymabunda</i>		ZA	TNB	Tranende franjehoed
<i>Marasmius torquescens</i>		MA	TNB	Behaarde roodsteeltaailing
<i>Mycena pelianthina</i>		VZ	KW	Purpersnedemycena
Strooiselafbrekers op zand				
<i>Clitocybe fragrans</i>		A	TNB	Slanke anijstrechtterzwam
<i>Mycena flavescens</i>		A	TNB	Geelsnedemycena
Bewoners van dikke bomen/dik hout (zie ook § 2.5, tabel 2.6)				
<i>Perenniporia fraxinea</i>		VZ	TNB	Essenzwam
<i>Ganoderma cupreolaccatum</i>		MA	TNB	Waslakzwam
<i>Hericium coralloides</i>		Z	GE	Kammetjesstekelzwam
<i>Pseudoinonotus dryadeus</i>		MA	BE	Eikenweerschijnzwam

Voorbeeldgebieden

- Op klei: Landgoed Nijenrode, Landgoed Neerijnen, Kasteel Gunterstein, Fort Rhijnauwen, Amelisweerd, Sterkenburg, Mariënwaard, Huys ten Donck, Windesheim
- Op zand: Schaep en Burg / Boekenstein, Landgoed Groeneveld, Landgoed Twickel (Delden), Landgoederen bij Wassenaar, de Voorst, Landgoed Vennebroek (Paterswolde), Asserbos

Knelpunten en maatregelen

De belangrijkste knelpunten worden gevormd door:

- Onbekendheid bij veel beheerders van het grote mycologische belang van parken en landgoederen. Dit geldt zowel voor particulieren als voor natuurbeschermingsorganisaties;
- Gebrek aan continuïteit in het beheer van bermen en grasvelden;
- Soms onnodige kap van door houtzwammen aangetaste bomen: Evalueer veiligheidsrisico's voor oude bomen naar aard van schimmelsoort, locatie in het terrein en mogelijke gevolgen voor de veiligheid van bezoekers (zie hieronder punt c).

Een paddenstoelenvriendelijk beheer van landgoedbossen spitst zich toe op:

- a) Het behoud van ectomycorrhiza-vormende bomen en daarmee de ermee geassocieerde paddenstoelen;
- b) Het behoud van dikke levende bomen en groot dood hout en de daaraan gebonden paddenstoelen;
- c) Het voldoen aan veiligheidseisen voor het wandelend publiek;
- d) Het recht doen aan cultuurhistorische aspecten.

Ad a.

Ervaring heeft uitgewezen dat mycorrhiza-vormende paddenstoelen, waaronder vaak ook zeldzame en bedreigde soorten, zich concentreren op in het veld herkenbare plaatsen:

- plaatsen waar bladstrooisel afwezig is waardoor een mosrijke of ijle grazige vegetatie aanwezig is, onder ectomycorrhiza-vormende bomen;
- plaatsen waar onder ectomycorrhiza-vormende bomen gemaaid grasland voorkomt (berm, gazon, park).

Voor het behoud van concentraties van mycorrhiza-vormende paddenstoelen dient het beheer zich te richten op:

- Identificatie van genoemde standplaatsen in het terrein, zowel aan de hand van actuele groeiplaatsen van kenmerkende soorten paddenstoelen als aan de hand van de genoemde terreinkenmerken en deze aangeven op kaarten in het groenbeheerplan;

- Op gazons en grasland met verspreide bomen: Handhaven of introduceren van beheer gericht op een korte vegetatie (maaïen met afvoer van het maaisel) en eventueel het verwijderen van bladstrooisel. Op plaatsen waar bomen sterke schaduwwerking veroorzaken, is de grasproductie erg laag en kan een gazonbeheer van maaïen zonder afvoer van het gras (elke 2 à 4 weken) volstaan;
- Maaïen in de nazomer kan 'een slachting onder paddenstoelen aanrichten'. Dit is niet leuk om te zien, maar voor de soort niet schadelijk. Beter is het om hiermee rekening te houden, door niet in een fructificatie-piek te maaïen;
- In laanbermen: Maaibeheer, d.w.z. maaïen met afvoeren van het grasmaaisel toepassen. Het achterwege blijven van maaibeheer leidt tot een hoge vegetatie van grassen en later ook bramen en struikopslag. Hiertussen hoopt zich bladstrooisel op, wat ook weer de schrale eigenschappen van de bodem teniet doet;
- Wanneer bomen worden aangeplant: Kies (vanuit mycologisch perspectief) voor soorten die ectomycorrhiza vormen. In parken en landgoederen zijn dat vaak: Eik, Beuk, Linde. Deze bomen leveren niet alleen meerwaarde op aan paddenstoelen, maar andere organismen profiteren hier ook van.

Ad b.

Het behoud van monumentale oude bomen is weliswaar een doelstelling van veel beheerders van parken en landgoederen, maar de aanwezigheid van grote houtzwammen (necrotrofe parasieten) is vaak een reden om bomen te kappen. Boombeheerders moeten kiezen tussen enerzijds de wens monumentale bomen te behouden en anderzijds de veiligheid dienen: aangetaste bomen kunnen gevaarlijk zijn vanwege vallende takken of zelfs het omwaaien van de gehele boom (zie onder c). De eigenaar/beheerder wordt aansprakelijk gesteld voor optredende schade die ontstaan door vallende bomen of takken, uitzonderlijke gevallen van overmacht uitgezonderd (Burgerlijk wetboek). Beheerders van potentieel gevaarlijke bomen moeten daarom kennis hebben van boomaantastingen en de mate van risico die een aantasting veroorzaakt. In de vakliteratuur voor de branche van boomverzorgers en hoveniers wordt aandacht besteed aan de verschillen in schadelijkheid (voor de boom) van de diverse algemeen voorkomende zwammen en paddenstoelen op bomen (Schwarze et al. 2000; van Prooijen & Kroon 2007). In de praktijk worden de houtzwammen vaak niet of niet juist gedetermineerd en worden bomen met onverschillig welke aantasting zonder meer gekapt. Dit leidt soms tot onnodig weghalen van monumentale bomen met schade aan de mycologische (en esthetische) waarden, wanneer de houtzwam een zeldzame soort betrof. Recente voorbeelden hiervan zijn het verwijderen van bomen met de Pruikzwam (*Hericium erinaceus*; op beuk) en met de Eikenweerschijnzwam (*Pseudoinonotus dryadeus*; op eik). De infectie van bomen wordt vaak ongewild bevorderd door schade aan het onderste gedeelte van de boomstam door onzorgvuldig maaïwerk, schade door auto's en graafwerkzaamheden nabij de boom. De beschermende schors van de boom is dan voor een deel weg, wat voor parasitaire schimmels een invalspoort biedt. Soorten als Dikrandtonderzwam (*Ganoderma adspersum*), Harslakzwam (*G. resinaceum*) en Reuzenzwam (*Meripilus giganteus*; figuur 17.3) kunnen hiervan profiteren. Het voortbestaan van zeldzame soorten houtbewonende paddenstoelen, speciaal wanneer deze in terreinen leven die niet bij natuurbeschermingsorganisaties in beheer zijn, is een punt van zorg. Het vraagt een intensieve communicatie met degenen die met het beheer belast zijn. Maar ook dan is succes niet verzekerd (zie kader 17.1).



Figuur 17.3: De Reuzenzwam (*Meripilus giganteus*) parasiteert op oude bomen, vooral beuken (foto E. Arnolds).

Samenvattend:

- potentiële risicobomen identificeren en vermelden in groenbeheerplan
- juiste determinatie van de zwamaantasting;
- inschatting van de veiligheidssituatie;
- pas kappen als andere opties (wandelpaden omleggen of tijdelijk afsluiten e.d.) niet meer kunnen worden uitgevoerd;
- herplanten jonge boom, liefst van dezelfde soort.

Ad c.

De afweging ten aanzien van de veiligheid van (oude) bomen t.o.v. de natuurbelangen is een lastige. Het is iets dat per geval beoordeeld moet worden. Hierbij moet alle informatie zo volledig mogelijk beschikbaar zijn: de identiteit van de boom, de betrokken houtzwam, de mate van verrotting van de boom, hoe een boom zou kunnen vallen en welke gevolgen dat zou hebben. Boombeheerders lijken zich dikwijls, en ook toenemend, risicomijdend op te stellen. Een verwijderde boom is het veiligst.

De strenge risico-afweging in veel bos- en parkgebieden levert schade aan natuurkwaliteit (verlies van actuele groeiplaatsen van houtzwammen en potentiële groeiplaatsen op dood hout) en werkt sterk kostenverhogend vanwege frequente boomcontroles en vellingen. De vraag is ook hoe ver men wenst te gaan met het uitbannen van ieder risico, hoe klein ook. Het is in bossen niet mogelijk en zeker ook niet wenselijk iedere wat oudere boom te verwijderen. Wel is het te overwegen om paden op wat grotere afstand van kwijnende bomen (om) te leggen. Tevens is te overwegen om bij hevige storm een gebied tijdelijk af te sluiten. Beide maatregelen sparen bomen en houtpaddenstoelen en zijn goedkoper dan vele bomen te laten onderzoeken en vellen.

Ad d.

Park- en stinzenbossen zijn van oorsprong grotendeels kunstmatig aangelegde gebieden. Soms komt het voor dat in het kader van een restauratie niet alleen de gebouwen maar ook de tuinen onder handen worden genomen. In dat geval kunnen er tegenstrijdige opvattingen aan het licht komen tussen (tuin)architecten en natuurbeschermers. De architecten baseren zich op de oorspronkelijke (of soms nieuwe) ontwerpen van gebouw plus tuin en willen deze als uitgangspunt voor de restauratie hanteren. Natuurbeschermers willen de in de loop van lange tijd door spontane

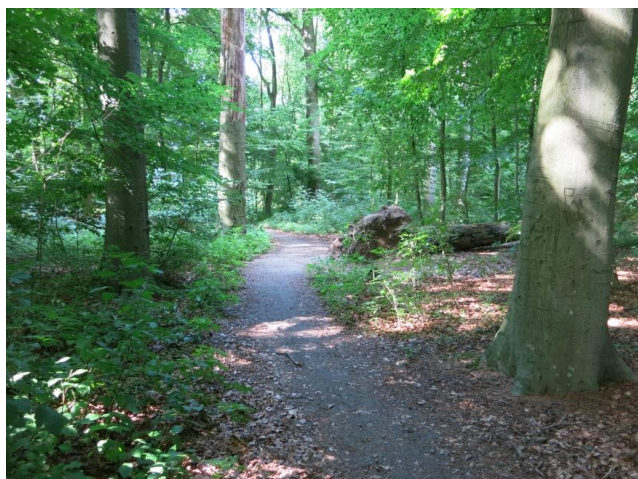
ontwikkeling, vaak in samenspel met constant uitgevoerd beheer, ontstane natuurwaarden graag behouden. Vooral als het hierbij gaat om oude bomen en om schrale vegetatie in aanwezigheid van ectomycorrhiza-vormende bomen, dan kunnen de mycologische waarden hoog zijn. Vaak bevatten oude bomen bovendien nog andere natuurkwaliteiten, bijvoorbeeld holtes met vleermuizenverblijven. Natuurwaarden die pas na zeer lange tijd tot ontwikkeling kunnen komen, zijn zo goed als onvervangbaar. Behoud ervan zou vanuit mycologisch perspectief de hoogste prioriteit moeten krijgen. Een voorbeeld waarbij een "herstelplan" voor paddenstoelen desastreus is verlopen is Landgoed Neerijnen bij Waardenburg. Dit was een toplocatie voor bijzondere rivierklei bewonende paddenstoelen. Nu zijn er bomen gekapt, laanbermen verstoord, een fietspad op schrale vegetatie onder oude bomen aangelegd en materialen in bermen onder oude bomen opgeslagen, waardoor de mycologische kwaliteit sterk achteruit is gegaan. Dit alles nadat de betrokken instanties (Geldersch Landschap & Kastelen, gemeente Neerijnen) op de hoogte waren gebracht van de uitzonderlijke mycologische kwaliteit van het gebied. Het mooiste is het als de architecten vanaf het begin van de plannenmakerij samenwerken met biologen, zodat biologische kennis direct een rol kan gaan spelen, en niet pas in een laat stadium wordt ingebracht.

De volgende algemene aspecten kunnen dan worden ingebracht:

- oude bomen in principe sparen;
- schrale grasvegetatie onder bomen (bermen, graspartijen) sparen en onaangetaast laten;
- bij aanplant van bomen gaat de voorkeur uit naar inheemse soorten die ectomycorrhiza vormen;
- over een lange tijd ontstane waarden zijn doorgaans niet of nauwelijks vervangbaar.

Kader 17.1: Casus beheer Amelisweerd

Amelisweerd is een druk bezocht parkbos bij Utrecht. Het bestaat uit twee voormalige landgoederen op rivierklei. Beheerder en eigenaar is de gemeente Utrecht. Er staat een groot aantal oude beuken en eiken van zijn ruim 200 jaar oud. Enkele bomen zijn omgewaaid; een deel heeft te lijden van parasitaire zwamaantastingen (Honingzwam, Reuzenzwam). Het bos is één van de voor paddenstoelen waardevolste terreinen in de provincie Utrecht vanwege de aanwezigheid van veel 'groot dood hout-paddenstoelen' en de rijkdom aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen.



Figuur 17.4: Parkbos in Amelisweerd met oude bomen (foto P.J. Keizer).

In 2010 heeft de gemeente een deskundigengroep geformeerd en een natuurwaardenkaart en natuurrapportage plus beheerplan laten opstellen door een ecologisch adviesbureau. In dat rapport staat aangegeven waar de belangrijkste mycologische waarden liggen en welke maatregelen daar bij voorkeur uitgevoerd dienen te worden. In 2011 heeft de gemeente wateren uitgebaggerd en de bagger over delen van het bos uitgespreid; hierbij is met zware machines over en door de paden gereden waarbij bomen zijn beschadigd; er zijn plaatselijk taxusstruiken met ondergroei van Vlijtige Liesjes aangebracht in plantgaten met zwarte potgrond; er zijn vele zware beuken geveld, ook bomen die geen of slechts lichte zwamaantastingen hadden en geen of beperkt gevaar vormden. In het westelijk deel is alle dood hout verwijderd ('opgeruimd'). Groeiplaatsen van Morielje (*Morchella esculenta*), Oranje oesterzwam (*Phyllotopsis nidulans*) en Verkleurende poria (*Ceriporiopsis gilvescens*) zijn verloren gegaan en bosranden rijk aan zeldzame mycorrhiza-vormende paddenstoelen zijn gebruikt om dode takken achter te laten. Geen enkele van de aanbevelingen die in het natuurrapport waren geformuleerd, is opgevolgd.

Positief te noemen is de recente aanplant van beuken langs enkele paden. Navraag heeft geleerd dat er bij de gemeente Utrecht twee diensten werken die onderling weinig contact hebben. Eén dienst heeft het rapport laten opstellen en het natuurbeleid uitgewerkt. De andere dienst heeft een aannemersbedrijf besteld om bovenvermelde acties uit te laten voeren, die geen van alle in het rapport beschreven stonden. Het bij vellingen vrijgekomen hout mocht als brandhout worden verkocht. De motivatie voor de vellingen was de mogelijke onveiligheid van de oude bomen voor wandelaars. Het natuurrapport had aanbevolen om het bos bij zware storm voor publiek af te sluiten, een goedkopere en effectieve maatregel.

17.4 Eendenkooi (N17.04)

Karakteristiek

Eendenkooien zijn installaties om op traditionele wijze eenden te vangen. De meeste eendenkooien zijn aangelegd in de 17e en 18e eeuw. Vanwege de vereiste rust ligt de eendenkooi in een bosgebiedje verscholen. Het bos heeft door de vochtige omstandigheden vaak het karakter van Elzenbroekbos of (verlaten) wilgengriend. In het bos gebeuren in het algemeen geen speciale beheermaatregelen. Daardoor kan de hoeveelheid dood hout aanzienlijk zijn.

Mycoflora

In mycologisch opzicht sluit het bos rond eendenkooien aan bij andere bossen op vochtige bodem (zie hst. 14 Vochtige bossen). Het beheer is erop gericht de rust en het bos, en de cultuurhistorische waarde van de gehele eendenkooi intact te laten of – in geval van restauraties – te herstellen. Vanuit het perspectief van paddenstoelen is het beheer van 'niets doen' in het bos gunstig.

18 Nog om te vormen naar natuur (N00)

Samenvatting

In dit hoofdstuk worden de mogelijkheden van natuurontwikkeling voor de mycoflora verkend vanuit twee invalshoeken: aan de ene kant de effecten van diverse gangbare ingrepen en maatregelen op de mycoflora, aan de andere kant de potenties voor de mycoflora in het kader van de ontwikkeling van elk van de hiervoor besproken beheertypen. De onderstaande teksten worden hier verder niet samengevat omdat ze in feite al samenvattingen zijn van kennis die in voorgaande hoofdstukken uitgebreider is behandeld.

Karakteristiek

Dit beheertype omvat gebieden die meestal tot voor kort intensief agrarisch gebruikt werden en actueel weinig natuurwaarden bezitten, maar die als bestemming natuur hebben. Meestal liggen dergelijke gebieden als enclaves in grote natuureenheden of/en maken ze deel uit van de ecologische hoofdstructuur van ons land. Het type te realiseren natuur kan van plek tot plek verschillen en in principe alle hier besproken beheertypen omvatten. Voor het realiseren daarvan kunnen verschillende ingrepen in de bodem of maatregelen in het kader van omvormingsbeheer nodig zijn.

Hieronder worden de mycologische potenties van nieuwe natuur besproken vanuit twee invalshoeken: enerzijds vanuit de mogelijke effecten van de belangrijkste ingrepen en beheermaatregelen, anderzijds vanuit de potenties van de belangrijkste habitattypen die als doelstelling voor natuurontwikkeling worden nagestreefd.

Studies naar de vestiging van paddenstoelen in nieuwe bossen zijn onder meer verricht in loofbossen in Flevoland (Van Zanen et al. 2000; Bremer et al. 2007), in naaldbossen op zandgrond (Termorshuizen 1991; Arnolds et al. 2004) en in wegbermen met jonge bomen (Keizer 1993). Onderzoek naar de vestiging van paddenstoelen in jonge grazige vegetaties is uitgevoerd in de Amsterdamse Waterleidingduinen (Nauta & Jalink 2001), de proeftuin van het voormalige RIN in Broekhuizen bij Leersum (Dekker et al. 2002) en op afgegraven laagveen bij Staphorst (Bremer 2005). Daarnaast is gebruik gemaakt van nog niet gepubliceerde resultaten van successieonderzoek gedurende 25 jaar van de mycoflora in het particuliere natuurontwikkelingsgebied Schepping bij Beilen. Dit terrein was oorspronkelijk een bemeste maïsakker op droog dekzand en is door vergraving omgevormd in een gebied met droge en natte zand- en keileemgronden, poelen en wallen bestaande uit de oorspronkelijke voedselrijke bouwvoor. Het is deels met grasland en deels met bos begroeid (Arnolds 2006). Van belang voor de conclusies en aanbevelingen in dit hoofdstuk zijn tevens ongepubliceerde waarnemingen tijdens mycologische inventarisaties in een groot aantal natuurontwikkelingsgebieden door heel Nederland.



Figuur 18.1. Nieuwe natuur in het particuliere experimentele natuurgebied Schepping bij Beilen (foto E. Arnolds).

18.1 Gevolgen van diverse maatregelen voor mycologische potenties

Verwijderen van voedselrijke bovengrond

In veel gevallen wordt in het kader van natuurontwikkeling in voormalige landbouwgebieden de bemeste bouwvoor geheel of gedeeltelijk verwijderd. De doelstelling daarvan is het creëren van een voedselarme uitgangssituatie voor de ontwikkeling van zeldzame of bedreigde beheertypen, zoals vochtige en droge heide of/en schrale graslandvegetaties (Verhagen et al. 2004; van Mullekom et al. 2013). Daarbij is een van de discussiepunten of men beter een (klein) deel van de voedselrijke bovengrond kan laten zitten in verband met de mogelijke aanwezigheid van zaden van doelsoorten in deze grond. Het blijkt dat veel plantensoorten door beperkte dispersiemogelijkheden moeilijk geïsoleerde geschikte milieus kunnen koloniseren (Ozinga et al. 2005). Voor paddenstoelen speelt dit een veel minder grote rol. Indien men tot het verwijderen van voedselrijke bovengrond overgaat, is het voor de toekomstige ontwikkeling van een interessante mycoflora gewenst om alle met stikstof en fosfaat verrijkte grond te verwijderen en een zo voedselarm mogelijk uitgangspunt te scheppen. Dat geldt voor de ontwikkeling van zowel graslanden, moerassen en heidevegetaties als van bossen. De meest diverse mycoflora en de meeste bedreigde paddenstoelsoorten worden aangetroffen in zeer voedselarme milieus (Arnolds & Veerkamp 2008).

Bij voorgenomen ontgrondingen geldt voor paddenstoelen echter een belangrijke kanttekening. Indien de uitgangssituatie voor natuurontwikkeling een oud grasland is met een gedurende decennia ongestoord bodemprofiel kan men overwegen om zo'n perceel niet te ontgronden maar de gewenste natuurdoelen op andere wijze te bereiken, namelijk door verschrallend maaibeheer (zie hieronder), vooral als er nog indicatoren van enigszins schrale graslanden in de kruidlaag aanwezig zijn. Veel zeldzame paddenstoelen van schrale graslanden zijn afhankelijk van oude, ongestoorde bodems en vestigen zich pas na enkele decennia op minerale grond nadat daar een zekere bodemvorming heeft plaats gehad. Bij aanwezigheid van een ongestoorde, oude bodem kunnen zij zich eerder manifesteren. Zie ook hoofdstuk 11, beheertype Droog schraalland.

Bekalking

Op geplagde of ontgronde terreinen met een minerale bodem en als doelstelling de ontwikkeling of het herstel van heiden en heischrale graslanden wordt in veel gevallen het eenmalig aanbrengen van kalk aanbevolen in de grootteorde van 2 ton per ha. Hierdoor wordt ammoniumaccumulatie door stikstofdepositie voorkomen en nemen de pH en bufferende werking van de bodem toe (Dorland et al. 2003). Dit leidt tot een betere kieming en vestiging van karakteristieke plantensoorten van genoemde vegetatietypen.

In het natuurontwikkelingsgebied Schepping is een klein deel van de kale zand- en leembodem eenmalig voorzien van 2-5 ton kalk per ha en het grootste deel niet behandeld. Bij beide uitgangssituaties heeft zich in 25 jaar een tamelijk soortenrijke paddenstoelenflora ontwikkeld, die echter grote verschillen in samenstelling vertoont. Zo komt in niet-bekalkte delen het acidofiele Gewoon vuurzwammetje (*Hygrocybe miniata*) talrijk voor. Deze wasplaat ontbreekt in bekalkte delen maar wordt daar vervangen door de neutrofiële Zwartwordende wasplaat (*H. conica*) en op één plek met een extra hoge kalkgift door de basifiele Puntmutswasplaat (*H. acutoconica*). In niet behandelde delen domineert de Zandpadvezelkop (*Inocybe lacera*) als mycorrhizasymbiont bij de talrijke opslag van berk en wilg en treedt als bijzondere soort onder meer het Vals poedersteeltje (*I. jacobi*) regelmatig op; in bekalkte delen domineren mycorrhizapaddenstoelen uit het complex van de Radijsvaalhoed (*Hebeloma crustuliniforme*) en komt als bijzondere soort onder meer de Bonte berkenrussula (*Russula versicolor*) lokaal voor (Arnolds, n.p.). De conclusie is dat bekalking op minerale grond niet ongunstig is voor de mycoflora, maar wel leidt tot grote verschuivingen in soortensamenstelling.

Het bekalken van bodems met een hoog gehalte aan organische stof is ongewenst. Het leidt daar tot versterkte mineralisatie, een hogere beschikbaarheid van stikstof en dientengevolge tot een sterk verarmde en triviale mycoflora (de Vries & Kuyper 1994).



*Figuur 18.2. Een sterke kalkgift op van oorsprong humus- en voedselarme, zure zandgrond heeft in natuurontwikkelingsgebied Schepping bij Beilen geleid tot de vestiging van bijzondere paddenstoelen, zoals de Puntmutswasplaat (*Hygrocybe acutoconica*) (foto E. Arnolds).*

Verschralen door begrazing

Bij een uitgangspunt van voedselrijke, bemeste landbouwgrond is begrazing door vee ongeschikt om verschraling te bewerkstelligen en voedselarme natuurdoelen te verwezenlijken. Er worden daarmee te weinig nutriënten aan het systeem onttrokken, terwijl stikstofnalevering door mineralisatie van organische stof voor een toename van de voedselrijkdom zorgen. Het resultaat is dan verruiging van de vegetatie met onder andere Pitrus (*Juncus effusus*), Akkerdistel (*Cirsium arvense*) en Ridderzuring (*Rumex obtusifolius*) en een zeer soortenarme en triviale paddenstoelenflora. Begrazing is in die gevallen alleen zinvol in combinatie met een hooilandbeheer.

Begrazing van ontgronde, voedselarme natuurgebieden kan leiden tot meer variatie binnen een terrein door lokale verschillen in begrazingsdruk en bemesting. Dit is ook voor de variatie in de mycoflora gunstig. Bovendien wordt met begrazing mest geïntroduceerd als micromilieu voor een groot aantal daarop gespecialiseerde, deels bedreigde, paddenstoelen (§ 12.2; Arnolds & Veerkamp 2008). Negatieve effecten van begrazing op de mycoflora zijn alleen geconstateerd op plekken waar de bodem door vee vertrapt wordt, bijvoorbeeld nabij voederplekken en rond drinkpoelen in graslanden of op veengrond met weinig draagkracht (Arnolds, n.p.).

Verschralen door maaien en afvoeren

Bij een uitgangspunt van voedselrijke, bemeste landbouwgrond kan maaien van de vegetatie een geschikt middel zijn om nutriënten aan het systeem te onttrekken, mits het maaisel wordt afgevoerd. In een sterk bemeste uitgangssituatie is vaak twee of meer keren per jaar maaien aan te bevelen om verruiging tegen te gaan. Nabeweiding na een laatste maaibeurt in augustus of september is een zinvolle additionele maatregel. Waarnemingen in onder meer de Amsterdamse Waterleidingduinen (Jalink et al. 2000), het Eexterveld, op het Fort bij Rijnauwen en in Zuid-Limburg (Keizer & Arnolds, n.p.) hebben uitgewezen dat in gunstige gevallen zich reeds na vijf tot tien jaar verschralend maai-beheer karakteristieke soorten van Wasplatengraslanden kunnen vestigen. Op bodems met een hoog organisch stofgehalte, zoals verdroogde en veraarde veengronden, blijft ook een hooilandbeheer dweilen met de (nutriënten)kraan open en heeft deze maatregel slechts een zeer beperkt verschralend effect. Uitmijnen kan verschraling bespoedigen.

In ontgronde, nieuw ingerichte natuurgebieden is maaien en afvoeren bij de huidige stikstofdepositie de meest voor de hand liggende maatregel om het oorspronkelijke voedselarme karakter te handhaven of te versterken. Dit is ook voor de mycoflora gunstig.

Introductie van kenmerkende planten

In het kader van natuurontwikkeling is het uitzaaien van standaard grasmengsels gemeengoed indien de ontwikkeling van graslanden wordt beoogd. Het uitstrooien van heidezaad bevordert de snelle ontwikkeling van een min of meer gesloten heidevegetatie. Ook het uitstrooien van maaisel uit soortenrijke graslanden of heidevegetaties bevordert een snellere kolonisatie met gewenste planten en doelsoorten. Tegenwoordig worden ook steeds vaker bijzondere soorten gericht uitgezaaid op daartoe 'geschikte' plekken in het kader van (her)introductie. De dispersiecapaciteit van veel planten wordt te gering geacht om te verwachten dat ze geïsoleerde habitats binnen redelijke tijd zullen bereiken (Ozinga et al. 2009). Men kan vraagtekens zetten bij de wenselijkheid van herintroducties in het kader van 'natuur' ontwikkeling (Londo & Van der Meijden 1991; Groot-Bruinderink et al. 2007; Loeb & Weijters 2013). Op deze kwestie gaan wij hier verder niet in.

Opvallend genoeg is het uitzaaien van bomen en struiken bij natuurontwikkeling nauwelijks in beeld. Bij de aanleg van nieuwe bossen en struwelen wordt gewoonlijk de voorkeur gegeven aan het poten van opgekweekt plantgoed (zie bij het volgende onderdeel onder het kopje Droge bossen). Er zijn geen aanwijzingen dat het uitzaaien van planten de ontwikkeling van de mycoflora verstoort. Hooguit hebben pionierstadia op min of meer kale grond een kortere levensduur.

Introductie van kenmerkende paddenstoelen

Het overbrengen van vruchtlichamen van paddenstoelen of het uitstrooien van sporen om vestiging van bepaalde soorten te bevorderen lijkt zinloos. Tal van informele experimenten, waarbij vruchtlichamen op potentieel geschikte groeiplaatsen werden gedeponeerd, hebben nauwelijks positieve resultaten opgeleverd. Daarentegen was de introductie van vaatplanten van schrale graslanden door middel van zaad of aanplant vaak wel succesvol (Arnolds, n.p.). Introductie van paddenstoelen is in het kader van het behoud of herstel van biodiversiteit ook minder noodzakelijk omdat de meeste soorten een veel grotere verspreidingscapaciteit dan de meeste vaatplanten, zodat ze geschikte milieus zonder menselijke hulp gemakkelijker bereiken, ook op geïsoleerde plekken. Dit blijkt onder meer in praktijk uit de snelle kolonisatie van aangeplante bossen op maagdelijke bodems in de IJsselmeerpolders door allerlei regionaal zeldzame soorten over grote afstand (Van Zanen et al. 2000) en, op veel kleinere schaal, in de succesvolle vestiging van tal van bijzondere soorten in specifieke, nieuw gecreëerde micromilieus in de natuurtuin van Broekhuizen (Dekker et al. 2002) en natuurontwikkelingsgebied Schepping bij Beilen (Arnolds, n.p.).

Toch lijkt voor sommige paddenstoelen de verspreidingscapaciteit wel een beperkende factor, overigens vooral voor karakteristieke soorten van oude ecosystemen (Nordén et al. 2013; zie § 3.1.6). Over de processen van verspreiding en vestiging van paddenstoelen is echter nog onvoldoende bekend, zodat het als kennislacune in dit rapport is opgenomen (zie hoofdstuk 20, lacune B5).

Overbrengen van grond of plaggen uit bestaande vegetaties

Het transplanteren van grond met het bijbehorende bodemleven naar afgegraven, onbegroeide grond wordt gesuggereerd als een mogelijkheid om de ontwikkeling van de gewenste plantengemeenschappen (heide, schraal grasland) te bevorderen (Kemmers et al. 2003). Door het overbrengen van grond worden niet alleen diasporen van kenmerkende planten overgebracht, maar ook de bodemfauna en bodemmicroflora. Voor paddenstoelen lijken dergelijke ingrepen minder van belang. De meeste soorten kunnen zich door middel van microscopisch kleine sporen vermoedelijk zo goed verbreiden dat ze geschikte milieus ook zonder menselijke hulp bereiken. Bovendien hebben pogingen tot transplantatie van kleine hoeveelheden grond of plaggen met mycelia van bepaalde bodembewonende en mycorrhiza-vormende paddenstoelen naar particuliere tuinen tot op heden geen positief resultaat opgeleverd (Arnolds, n.p.). Waarschijnlijk is het overbrengen van grote volumes grond met daarin aanwezige mycelia wel effectief, gezien de snelle fructificatie van sommige schraallandpaddenstoelen op aangevoerde grond in de experimentele natuurtuin van Broekhuizen bij Leersum (Dekker et al. 2002; zie § 18.2, droog schraalland).

Transplantatie van mycelia is wel mogelijk van paddenstoelen die op substraten groeien die onafhankelijk zijn van de bodem, zoals hout, houtsnippers, kruidachtige stengels en mest, mits ze samen met het substraat worden verplaatst. De mycelia kunnen onder geschikte klimatologische omstandigheden in leven blijven totdat het substraat uitgeput

raakt. Paddenstoelen op mest kunnen bijvoorbeeld vaak uitstekend binnenshuis worden opgekweekt in terraria.

18.2 Potenties van verschillende te realiseren beheertypen voor de mycoflora

Moerassen (hoofdstuk 5).

Voor de vorming van voedselrijke moerassen en rietlanden worden gebieden afgegraven tot onder het niveau van voedselrijk grondwater. De mycoflora houdt gelijke tred met de vegetatieontwikkeling en kan binnen enkele jaren reeds goed ontwikkeld zijn. Er zijn geen speciale aanbevelingen voor paddenstoelen bekend.

Voedselarme venen en vochtige heiden (hoofdstuk 6)

Ten behoeve van hoogveenregeneratie worden grenzend aan hoogveenkernen soms stukken onder water gezet om nieuwe vorming van veenmosdekens mogelijk te maken. Met deze maatregel wordt de eventueel aanwezige mycoflora vernietigd. Er zullen geen paddenstoelen groeien totdat de veenmosdeken permanent boven het grondwater uitgroeit. De ontwikkeling van de mycoflora houdt daarna gelijke tred met die van de vegetatie.

Het verwijderen van een voedselrijke bouwvoor voor de vestiging en regeneratie van vochtige heide kan een specifieke mycoflora met zeldzame pioniers opleveren, vooral op leembodems. Dat is gebleken in tal van natuurontwikkelingsprojecten in Drenthe, op de Veluwe en in Brabant (zie § 6.4; Helleman 2012). Het is wel van belang dat bij het afgraven zoveel mogelijk stikstof- en humusrijke grond wordt verwijderd.

Het verwijderen van modder en een verrijkte oevervegetatie uit van oorsprong voedselarme vennen heeft voor de mycoflora geen belangrijke nadelige gevolgen en kan op den duur positief uitpakken door vestiging van karakteristieke soorten van hoogvenen en vochtige heide.



*Figuur 18.3. Natuurontwikkeling op voedselarme, vochtige, lemige zandgrond kan bijzondere paddenstoelen opleveren, zoals de internationaal zeer zeldzame en bedreigde Lenteknotszwam (*Clavulinopsis vernalis*) in het Aekingbroek bij Appelscha (foto R. Chrispijn).*

Droge heide (hoofdstuk 7)

Voor de ontwikkeling van droge heide geldt hetzelfde als voor de vochtige heide (zie hierboven).

Open duinen (hoofdstuk 8)

Zandsuppleties met de vorming van jonge 'gele' duinen als gevolg bieden nieuwe vestigingsmogelijkheden aan de zeer karakteristieke mycoflora van de zeereep. Hierbij is het stimuleren van natuurlijke zanddynamiek van groot belang. Ook een technische ingreep als het doorbreken van een rechte duinenrij, zoals in De Kerf bij Schoorl, heeft een positieve invloed op duinpaddestoelen (zie kader 8.1).

In de duinen achter de zeereep worden in het kader van natuurherstel in duingraslanden en valleien de vegetatie en de toplaag van de bodem lokaal verwijderd. Het gaat om gebieden die te lijden hebben onder verdroging, vermisting en/of verzuring, vaak tot uiting komend in een soortenarme vegetatie met dominantie van enkele grassen, met name Duinriet. Dergelijke vegetaties zijn in het algemeen ook arm aan paddenstoelen, maar kunnen nog wel een hoge potentie hebben. Bij het instellen van een intensief hooilandbeheer of begrazing kan zich op de oude, niet vergraven bodems binnen enkele jaren een interessante vegetatie en soortenrijke mycoflora ontwikkelen (of herstellen) met tal van zeldzame soorten, zoals is aangetoond in delen van de Amsterdamse Waterleidingduinen (§ 11.1.2; Jalink et al. 2000; Nauta & Jalink 2001). Dat is een mogelijk alternatief voor ontgronding. Na verwijdering van de toplaag moet de successie geheel opnieuw beginnen. Het ontstaan van een 'complete' graslandmycoflora op minerale grond vergt tientallen jaren en het is de vraag of dat doel met de huidige milieubelasting nog haalbaar is. Bij natuurontwikkeling in duingraslanden en duinvalleien is dus een goede afweging van belang tussen verschraling vanuit de bestaande situatie en het verwijderen van de bovengrond met de vegetatie.

Schorren of kwelders (hoofdstuk 9)

Wegens het geringe belang van dit beheertype voor paddenstoelen, is uitbreiding van het areaal uit mycologisch oogpunt nauwelijks relevant.

Vochtige en natte schraallanden (hoofdstuk 10)

De ontwikkeling van vochtige hooilanden vanuit intensief agrarisch gebruikt land kan door middel van verschrallingsbeheer (hooien en afvoeren) of het verwijderen van (een deel van) de voedselrijke bouwvoor. Bij beide ingrepen is succes pas mogelijk bij een voldoende hoog grondwaterpeil en contact met basenhoudend grond- of kwelwater.

Ervaringen in Drenthe (Drentse Aa gebied; Eekmaten in de Vossenbergrand) hebben uitgewezen dat in beekdalen onder gunstige omstandigheden al een jaar of tien na het verwijderen van de bouwvoor een goed ontwikkeld dotterbloemhooiland kan ontstaan met veel kenmerkende plantensoorten. De ontwikkeling van de mycoflora loopt hierbij achter, maar er hebben zich in die periode enkele kenmerkende paddenstoelen gevestigd, waaronder talrijk de Moerasleemhoed (*Agrocybe elatella*).

De ontwikkeling van natte schraallanden (blauwgraslanden) neemt veel meer tijd in beslag. Bremer (2005) constateerde bij Staphorst zeven jaar na het afgraven van laagveen de vestiging van enkele kenmerkende plantensoorten, maar karakteristieke paddenstoelen ontbraken nog. Wel wijzen enkele indicatorsoorten op een ontwikkeling richting van schraallanden (zie § 10.1).

De conclusie is dat natuurontwikkeling ten behoeve van vochtige en natte schraallanden ook voor paddenstoelen positief is, maar dat de mycoflora zich langzamer ontwikkelt dan de vegetatie.

Droge schraallanden (hoofdstuk 11)

Droge schraallanden worden gekenmerkt door een groot aantal paddenstoelen, waarvan er veel zeldzaam en bedreigd zijn (zie hoofdstuk 11). Natuurontwikkeling kan in principe nieuwe mogelijkheden voor deze vegetaties scheppen door het afvoeren van de voedsel- en humusrijke bovenlaag van voormalige landbouwgrond en het creëren van een voedselarme, minerale bodem. Er kunnen zich dan op de kale bodem al spoedig interessante pionierpaddenstoelen vestigen, maar de eerste soorten van Wasplatengraslanden verschijnen pas na ongeveer 10 jaar. De meer kritische soorten vestigen zich doorgaans pas decennia na de ingreep, nadat bodemontwikkeling heeft plaats gehad.

In de natuurtuin bij Broekhuizen vestigden zich reeds enkele karakteristieke soorten van droog schraalland na zes jaar (Dekker et al. 2002), maar bij de aanleg werd grond van elders aangevoerd met daarin zaden en wortels van planten, en dus mogelijk ook mycelia van paddenstoelen. Deze aanpak is niet te vergelijken met natuurontwikkeling.

De ontwikkeling van een volledige mycoflora van schraallandpaddenstoelen duurt ook in dit geval aanmerkelijk langer dan de ontwikkeling van een waardevolle vegetatie en is vooral afhankelijk van een continu voortgezet verschralend beheer en een overeenkomstige portie geduld. Bij natuurontwikkeling op droge landbouwgronden is een goede afweging van belang tussen verschraling vanuit de bestaande situatie en het resoluut verwijderen van de bouwvoor. Zie ook § 11.1.



*Figuur 18.4. De meeste Wasplaten zijn kenmerkend voor oude, ongestoorde bodems en vestigen zich pas na een bodemontwikkeling van decennia, bijvoorbeeld de Gele wasplaat (*Hygrocybe chlorophana*) (foto E. Arnolds).*

Rijke graslanden en akkers (hoofdstuk 12)

Bij de eventuele aanleg van nieuwe (bloem)dijken is het uit mycologisch oogpunt aan te bevelen dat de afdeklaag uit kalkhoudend, zavelig materiaal bestaat. Een vervolgbeheer van maaien en afvoeren (zeker in het begin te prefereren) of extensieve beweiding, zonder additionele bemesting, is essentieel voor de ontwikkeling van een waardevolle paddenstoelenflora.

Kruiden- en faunarijke graslanden en Glanshaverhooilanden kunnen worden ontwikkeld vanuit intensief gebruikte agrarische graslanden door verschrallingsbeheer (maaïen en afvoeren) of door verwijdering van de bouwvoor en aanvang met een pionierfase op min of meer voedselarme grond. Beide opties worden hierboven en in het betreffende hoofdstuk uitgebreider behandeld. Akkers en ruigtevelden zijn uit mycologisch oogpunt geen nastrevenswaardige beheertypen.

Vogelgraslanden (hoofdstuk 13)

Een optimale inrichting en beheer voor weidevogels en/of wintervogels is niet te combineren met een goed ontwikkelde mycoflora.

Vochtige en natte bossen (hoofdstuk 14)

Rivier- en beekbegeleidend bos en hoog- en laagveenbos ontstaan gewoonlijk vanzelf op geschikte standplaatsen. In het kader van natuurontwikkeling zijn dat gronden met een hoge grondwaterstand die soms in de winter enige tijd onder water staan. Op kale, natte bodems kunnen wilgen, berken en elzen in korte tijd massaal opslaan, soms tot ongenoegen van beheerders die opteren voor open moeras (Bremer 2005). Indien vochtig bos of moerasbos het natuurdoel is, hoeft er verder niets te worden ondernomen. De struik- en boomlaag zullen zich spontaan ontwikkelen en reeds na enkele decennia voldoen aan een natuurlijk bosbeeld. De bijbehorende paddenstoelen volgen vanzelf.

Voor de ontwikkeling van de mycoflora is het van groot belang dat de bodem bij de aanvang van bosvorming niet te voedselrijk is. Bij hoge beschikbaarheid van stikstof en fosfor ontwikkelt zich een ondergroei van ruigtekruiden met een soortenarme en triviale mycoflora. Daarnaast zijn langdurige inundaties zeer nadelig voor vrijwel alle paddenstoelen.

Begrazing van spontane, jonge, vochtige bossen om de structuurvariatie te vergroten vertraagt vaak de ontwikkeling van een typische bosmycoflora enigszins maar heeft ook positieve effecten op de mycoflora, zoals een vroeger optreden van plaatselijke boomsterfte door vraat of fysieke beschadiging en het langer voortbestaan van open, moerassige plekken met de daarvoor karakteristieke fungi.

Het planten van wilgen- en elzenbossen op natte standplaatsen is, gezien de gemakkelijke spontane opslag van deze bomen, doorgaans een verspilling van geld en energie. Dit gebeurt ook op min of meer verdroogde, voedselrijke, voorheen bemeste gronden en op veraarde veengronden, maar dan ontstaat meestal een brandnetelwildernis met wilgen en elzen. Karakteristieke paddenstoelen voor natte bossen zijn onder dergelijke omstandigheden vrijwel afwezig.

Droge bossen (hoofdstuk 15)

Bij natuurontwikkeling op landbouwgrond wordt vaak een deel van het gebied ingeplant met loofbos van inheemse soorten. Daarbij gaat het dikwijls om percelen die als enclaves in bestaande bosgebieden liggen of daarbij aansluiten, alsmede om met bos ingeplante randzones van open natuurgebieden, vaak bedoeld als (landschappelijke) bufferzones tegen invloeden vanuit de omgeving. Vanuit mycologisch perspectief is het gewenst overwegend inheemse boomsoorten aan te planten die ectomycorrhiza vormen (zie § 2.3.1), zoals Zomereik, Beuk, Ratelpopulier, Haagbeuk, berken en lindes. Zomer- en winterlinde hebben daarnaast een gunstige invloed op de strooiselkwaliteit (Hommel et al. 2007). Bomen als Es, esdoorns en iepen

vormen geen ectomycorrhiza en zijn voor paddenstoelen minder interessant. Over een eventueel verband tussen de herkomst van het plantgoed (autochtoon of uit het buitenland) en de mycoflora is niets bekend.

Minstens even belangrijk als de samenstelling van het bosplantsoen is de bodem onder het bos van de toekomst. In praktijk worden in het kader van natuurontwikkeling bossen voornamelijk aangelegd op onvergraven, voedsel- en humusrijke landbouwgrond en op de depots van voedselrijke grond die uit afgegraven terreingedeelten is aangevoerd. De mycoflora in dergelijke bossen zal decennia lang vooral triviale paddenstoelen herbergen en relatief arm zijn aan soorten, in het bijzonder aan mycorrhizasymbionten. De ervaring, onder meer met sterk bemeste bosvakken in Drentse boswachterijen, heeft geleerd dat de invloed van aanvangsbemesting na bijna een eeuw nog steeds duidelijk merkbaar is in de vegetatie en de mycoflora (zie hoofdstuk 16).

Voor de ontwikkeling van bossen met hoge mycologische kwaliteit is een uitgangspunt met een voedselarme bodem essentieel. Zeer voedselarme bossen, zoals het Korstmossen-Dennenbos (*Cladonio-Pinetum*) en korstmosrijke Berken-Eikenbos (*Betulo-Quercetum cladonietosum*), behoren tot de sterkst bedreigde ecosystemen in ons land. Het zou dus gepast zijn als deze bostypen lokaal zouden worden nagestreefd in het kader van natuurontwikkeling. Dit is echter zelden het geval. Een goed uitgangspunt voor deze bossen kan worden bereikt door het verwijderen van de gehele voedselrijke bouwvoor. Het aanbrengen van reliëf is zinvol voor het laten ontstaan van variatie in vochtigheid, microklimaat en strooiselaccumulatie. Bij voldoende zaadbronnen in de omgeving verdient het aanbeveling om het bos spontaan uit zaad te laten opslaan. In andere gevallen is het uitstrooien van zaden van bomen een interessant, maar weinig toegepast alternatief voor het poten van plantgoed. Bosontwikkeling op voedselarme grond wordt mycologisch gekenmerkt door het optreden van kritische mycorrhizasymbionten bij jonge opslag, zoals het Vals poedersteeltje (*Inocybe jacobii*), de Bruine ringboleet (*Suillus luteus*) en de Donkere kokosmelkzwam (*Lactarius mammosus*) die vaak al na enkele jaren verschijnen. Het motto voor de ontwikkeling van mycologisch interessante droge bossen is dus: hoe voedselarmer, hoe beter.



Figuur 18.5. De zeldzame Donkere kokosmelkzwam (*Lactarius mammosus*) is karakteristiek voor zeer voedselarme, zure bodems. Vestiging van zo'n soort bij boomopslag in ontgronde natuurterreinen wijst op potenties voor de ontwikkeling van waardevol voedselarm bos (foto E. Arnolds).

Bossen met productiefunctie (hoofdstuk 16)

Binnen landbouwbedrijven, in nieuwe landgoederen en rond bestaande natuurgebieden zijn de laatste decennia aanzienlijke oppervlakten bebost met inheemse loofbomen, populierencultivars, exotische loofbomen als Witte acacia (*Robinia pseudoacacia*), en naaldbomen als Grove den (*Pinus sylvestris*), Fijnspar (*Picea abies*) en Sitkaspar (*P. sitchensis*). Houtproductie is hier de belangrijkste doelstelling, naast landschappelijke doelen en het vastleggen van CO₂. Uit vergelijkend onderzoek van jonge sparrenplantages (10-25 jaar) in Drenthe is gebleken dat sommige opstanden een triviale mycoflora herbergen met voornamelijk strooiselafbrekende soorten en zeer weinig mycorrhizavormers, terwijl andere percelen een interessante mycoflora hebben met een grote diversiteit aan mycorrhizavormers, waaronder een aantal zeldzame soorten (Arnolds et al. 2004; Douwes et al. 2008). Ook in dit geval blijkt dat de verschillen sterk gecorreleerd zijn met de eigenschappen van de bodem. De soortenarme sparrenpercelen liggen op bemeste landbouwgronden met een dikke organische toplaag, bijvoorbeeld in de veenkoloniën; de soortenrijke op minder intensief gebruikte landbouwgronden met een geploegde, sterk zandige en humusarme bovengrond (Arnolds et al. 2004). Dit bevestigt de constatering in de vorige sectie over de ontwikkeling van droge bossen.

Uit veldwaarnemingen blijkt dat de grote verschillen in kwaliteit van de mycoflora ook opgaan voor andere boomsoorten als Grove den (Termorshuizen 1991), Zomereik (*Quercus robur*) en Ruwe berk (*Betula pendula*). Voor het bevorderen van mycologische rijkdom verdient het dus aanbeveling om landbouwgronden met een voedsel- en humusrijke bovengrond vóór het aanplanten van bos dieper dan gebruikelijk te ploegen, zodat de zandige of lemige, minerale grond onder de bouwvoor aan de oppervlakte komt te liggen. Een additioneel voordeel is dat er zich na een dergelijke behandeling geen ruigtevegetatie ontwikkelt die een belemmering kan vormen voor de groei van jonge boompjes. Bij een weelderige ontwikkeling van ruigtekruiden op de voedselrijke bouwvoor zijn vaak kostbare maatregelen nodig om het plantgoed vrij te stellen, zoals maaien, schoffelen of bespuiten met herbiciden.

Cultuurhistorische bossen (hoofdstuk 17)

Omdat dit beheertype gericht is op in stand houding van historische beheersvormen speelt nieuwe natuur hier geen rol.

Kleine groenblauwe landschapselementen (hoofdstuk 19)

In het kader van de ontwikkeling van nieuwe natuur gaat het vooral om de aanleg van houtwallen en houtsingels (§ 19.2) en lanen en schrale bermen met bomen (§ 19.7). Hier gelden vanuit mycologisch perspectief dezelfde aanbevelingen als voor droge bossen: bij voorkeur gebruik maken van inheemse, ectomycorrhiza-vormende bomen en indien mogelijk aanleggen op voedselarm uitgangsmateriaal met een laag organisch stofgehalte. Bij lanen en wegbermen is een jaarlijkse maaibeurt met verwijdering van het maaisel aan te raden. Door de daarmee gepaard gaande afvoer van nutriënten worden de effecten van stikstofbelasting (ten dele) gecompenseerd en de accumulatie van strooisel wordt tegengegaan (Keizer 1993; § 19.7).

19 Kleine groenblauwe landschapselementen (L01)

Samenvatting

Kleine groenblauwe landschapselementen kunnen in het landelijk gebied belangrijke leefgebieden vormen voor paddenstoelen. Door de grote randlengte zijn deze elementen extra gevoelig voor de effecten van vermessing, verzuring en verdroging zodat de mycologische waarde vaak relatief gering is. De belangrijkste uitzondering wordt gevormd door 'Lanen en schrale wegbermen'. Daarnaast herbergen brandplekken, schelpenpaden en houtsnippers een specifieke mycoflora.

Lanen en schrale bermen met bomen kunnen een zeer rijke mycoflora herbergen. Zolang de stikstofdepositie nog te hoog is, fungeren ze in veel landschappen als een refugium voor bedreigde paddenstoelen van bossen en graslanden. Het achterliggend proces is dat de bladeren ieder jaar uit de berm wegwaaien, wat in combinatie met maaien (met afvoer van het maaisel) leidt tot een netto afvoer van nutriënten en een schrale bodem. Bermen op klei- en zandbodem kunnen beide rijk aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen zijn, maar ze verschillen sterk in soortensamenstelling. Lanen met eiken en beuken zijn het rijkst aan soorten; in lanen met andere bomen liggen de aantallen lager. Speciale aandacht verdienen oude lanen op schrale zandbodem als groeiplaats van Stekelzwammen. De betekenis van bermen voor de Nederlandse mycoflora is zeer groot. Er zijn 266 soorten met een voorkeur voor het bermmilieu. Voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen geldt dat tegenwoordig zo'n 20% van de inheemse soorten grotendeels beperkt is tot bermen. Het aandeel bedreigde soorten is het hoogst in kleibermen waar 74% van de soorten op de Rode Lijst staat. De strooiselafbrekende paddenstoelen behoren tot schraalgraslandbewoners en min of meer ruderaal soorten. De meest gunstige beheermaatregel voor bermen is maaien met afvoeren van het maaisel (over het algemeen éénmaal per jaar in de nazomer). Dit beheer wordt tegenwoordig nogal eens gestaakt vanwege bezuinigingen. Verder heeft sterke bodemverstoring een ongunstig effect op de mycoflora. Een zorgpunt is dat beheerders dikwijls niet bekend zijn met de mycologische waarden en dat diverse belangrijke bermen niet bij natuurbeschermers maar bij andere eigenaren, zoals gemeenten en particulieren in beheer zijn. Een goede communicatie met beheeradviezen is hier van groot belang voor het behoud van de mycologische waarden.

Brandplekken kennen een zeer karakteristieke mycoflora met meer dan 70 aan brandplekken gebonden soorten. Vrijwel alle brandplekpadenstoelen zijn sterk achteruit gegaan. Dit is te verklaren doordat veel minder tak- en houtresten geconcentreerd worden verbrand en er minder natuurbranden voorkomen. Hoewel natuurbranden voor brandplekpadenstoelen gunstig zijn, overheersen de nadelen. In vergelijking met branden als beheermaatregel heeft het geconcentreerd verbranden van tak- en houtresten een gunstiger effect op de karakteristieke paddenstoelen dankzij de hogere temperaturen.

Schelpenpaden veroorzaken een aanrijking met kalk van de bodem langs deze paden. Nogal wat paddenstoelensoorten profiteren hiervan: mycorrhiza-vormende soorten, strooiselafbrekende soorten van kalkhoudende bosbodems en schraalgraslandsoorten als de paden door een heide- of duingebied lopen. Voor een deel betreft het soorten die achteruit gegaan zijn als gevolg van vermessing en verzuring en die de schelpenpaden gebruiken als toevluchtsoord, voor een ander deel gaat het om soorten die zelden buiten schelpenpaden worden gezien. Vanuit mycologisch perspectief is het gewenst om de paden, waar dit te combineren is met de recreatiefunctie, niet door andere typen verharding te vervangen of om anderszins ander los, kalkhoudend materiaal te gebruiken.

Hopen en paden van houtsnippers vormen een kunstmatig milieu met een specifieke mycoflora. De 48 kenmerkende soorten zijn merendeels – minder algemeen – ook wel in bossen op houtrestjes zijn aan te treffen. Enkele soorten zijn nooit buiten snipperhopen gezien. Er zijn geen speciale beheermaatregelen nodig voor deze groep van paddenstoelen, anders dan periodiek de snippers aanvullen. In parken is het – vanwege het verruigende effect - wenselijk om houtsnippers niet toe te passen op plekken die gunstig zijn voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen, zoals schrale mosrijke delen.

19.2 Houtwal en houtsingel (L01.02)

Karakteristiek

Houtwallen en –singels zijn lijnvormige landschapselementen met houtige begroeiing. Bij houtwallen is er ook een aarden verhoging. Meestal is er zowel een boomlaag als een struiklaag aanwezig. Veelal zijn de omstandigheden relatief droog en bestaat de houtwal uit houtige soorten van drogere omstandigheden, zoals Zomereik (*Quercus robur*), Ruwe berk (*Betula pendula*) en Wilde lijsterbes (*Sorbus aucuparia*). Onder vochtiger omstandigheden bestaat de boomlaag van houtsingels vaak uit Zwarte els (*Alnus glutinosa*). Houtwallen en houtsingels hebben per definitie relatief een grote invloed vanuit de omgeving. Omdat die omgeving vaak in (intensief) agrarisch gebruik is, hebben veel houtwallen en –singels te maken met verdroging en vermessing. Dit is vaak te zien aan een ruige ondergroei met bramen (*Rubus spec.*) en/of Grote brandnetel (*Urtica dioica*).

Mycoflora

Door de sterke randinvloed hebben ze meestal slechts een beperkte mycologische waarde. De houtwallen en houtsingels met kans op een rijke mycoflora zijn te herkennen aan een ondergroei die wijst op voedselarme omstandigheden. Daardoor gaan ze meer lijken op lanen en bermen met bijbehorende mycoflora (zie § 19.7). Houtwallen en –singels hebben vaak te maken met veel wind. Hierdoor zijn de omstandigheden snel te droog voor paddenstoelen. Behalve de voedselrijkdom en het vocht is ook de leeftijd van de bomen van belang. Op oudere bomen komen regelmatig bijzondere houtzwammen voor.

Kenmerkende soorten

Voor zover bekend zijn er geen onderzoeken naar de mycologische waarde van houtwallen en –singels in Nederland. Echt kenmerkende soorten van houtwallen en –singels lijken er niet te zijn. In de voedselrijkere houtwallen en –singels komen paddenstoelen voor die algemeen voorkomen op allerlei bosachtige plaatsen, waaronder ook bosranden, zoals Gewone zwavelkop (*Hypholoma fasciculare*), Geelwitte russula (*Russula ochroleuca*) en

Rimpelende melkzwam (*Lactarius tabidus*). Op dood hout komen vaak soorten voor zoals Gewone oesterzwam (*Pleurotus ostreatus*), Berkenzwam (*Piptoporus betulinus*) en Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*). In vochtige houtsingels met Zwarte els komen soms elzenbegeleiders voor, zoals de Bleke elzenzompzwam (*Alnicola escharoides*) en op rijkere bodem soms de Elzenkrulzoom (*Paxillus filamentosus*).

Knelpunten en maatregelen

In theorie kunnen houtwallen en –singels een tamelijk rijke mycoflora hebben, vergelijkbaar met die van met bomen beplante bermen. In de praktijk zijn de omstandigheden daar veel te voedselrijk voor, wat te maken heeft met de huidige intensieve landbouwpraktijk. Aanvullende maatregelen, zoals die in § 19.7 “Laan en schrale berm met bomen” zijn beschreven, zijn weliswaar denkbaar, maar zullen onder de huidige omstandigheden vermoedelijk slechts beperkt resultaat hebben. Die maatregelen kunnen op andere locaties een veel hoger resultaat behalen. Om de houtwal te behouden is het af en toe nodig nieuwe bomen bij te planten.

19.5 Knip- of scheerheg (L01.05)

Karakteristiek

Knip- en scheerheggen zijn door de mens gemaakte lijnvormige landschapselementen van struiken die jaarlijks geknipt worden. Eerder waren ze van belang als erfafscheiding en om het vee te keren. Tegenwoordig worden ze vooral voor de sier aangelegd en onderhouden. Veelal zijn ze gemaakt van Beuk of Haagbeuk, maar ook wel van Spaanse aak (*Acer campestre*), Eenstijlige meidoorn of Wilde liguster. Veelal heeft de heg door beschaduwing en/of schoffelen geen of nauwelijks ondergroei en vaak is de minerale bodem te zien.

Mycoflora

De knip- en scheerheggen in Nederland hebben mycologisch vaak slechts een beperkt belang. De enige uitzondering hierop is mogelijk het Odeurzwammetje (*Squamanita odorata*) waarvoor Nederland het zwaartepunt in de verspreiding is en dat soms onder scheerheggen groeit, maar ook voorkomt op andere plekken, zoals tuinperken en wegbermen. Knip- en scheerheggen hebben geen eigen kenmerkende soorten. Op de kale bodem onder de heggen groeien wel eens andere paddenstoelen zoals Vezelkoppen (*Inocybe spec.*), Parasolzwammen (*Lepiota spec.*), Satijnzwammen (*Entoloma spec.*) en Knotszwammen (*Clavaria spec.*). Een interessante uitzondering op het bovenstaande wordt gevormd door oude hagen van Liguster. Hieronder zijn af en toe Aardsterren te vinden, met name de Gekraagde aardster (*Geastrum triplex*) en de Baret aardster (*G. striatum*), incidenteel nog andere soorten. Waar deze voorkeur van Aardsterren voor Liguster op berust, is onbekend.

Knelpunten en maatregelen

De mycologische waarde van knip- en scheerheggen is vaak gering. Er zijn daarom geen knelpunten aanwezig en geen speciale maatregelen nodig.

19.6 Struweelhaag (L01.06)

Karakteristiek

Een struweelhaag is een lijnvormig landschapselement bestaande uit doornstruiken, zoals Eenstijlige meidoorn (*Crataegus monogyna*), Sleedoorn (*Prunus spinosa*) en Hondstroos (*Rosa canina s.l.*). Struweelhagen vervullen een belangrijke rol bij het aantrekkelijk maken (houden) van het landschap. Bovendien broeden er veel vogels van het open agrarische landschap. De struweelhagen worden eens per 10-25 jaar afgezet, waardoor ze een dichte haag vormen. Struweelhagen komen voornamelijk in het rivierengebied voor.

Mycoflora

In het algemeen zijn oudere hagen waardevoller dan jongere omdat die een gunstiger microklimaat hebben en er meer besdragende struiken groeien. Struweelhagen hebben geen eigen kenmerkende paddenstoelsoorten. Wel zijn er enkele soorten gebonden aan de meidoorns (al dan niet in hagen), zoals het Meidoorndonsvoetje (*Tubaria dispersa*). Andere aan Meidoorn gebonden soorten zoals de Meidoornbesgeweizwam (*Xylaria oxyacanthae*) en het Meidoornrotkelkje (*Monilinia johnsonii*) zijn vaker te zien in meidoornstruwelen in de duinen (Jalink & Nauta 2002). Op oude Sleedoornstruiken groeit af en toe de Boomgaardvuurzwam (*Phellinus tuberosus*). Net als in de Meidoornstruwelen in de duinen, komen in de struweelhagen in het binnenland soorten voor als Harde voorjaarssatijnzwam (*Entoloma clypeatum*), Gekraagde aardster (*Geastrum triplex*), Gewimperde aardster (*G. fimbriatum*) en soms de zeldzamere Baretardster (*G. striatum*).

Knelpunten en maatregelen

De meeste struweelhagen zijn (min of meer) beschermd, waardoor deze in het voortbestaan zijn verzekerd. Hoewel het afzetten van de struwelen voor de paddenstoelen op korte termijn ongunstig is, is het op langere termijn de enige manier om deze landschapselementen in stand te houden. Aanvullende maatregelen zijn voor de mycoflora niet nodig.

19.7 Laan en schrale berm met bomen (L01.07/13)

Karakteristiek

De landschapselementen "L01.07 Laan en schrale berm met bomen" en "L01.13 Bomenrij en solitaire boom" worden hier samengenomen omdat de mycologische eigenschappen en processen geheel vergelijkbaar zijn. Lanen met bomen zijn landschappelijke structuren die door de mens zijn aangebracht. De reden dat bomen langs wegen en paden worden aangeplant zijn: traditie, schaduwwerking, het markeren van het verloop van de weg, landschappelijke verfraaiing en soms het aan het zicht onttrekken van lelijke objecten langs de weg (Overdijkink 1936). Vroeger speelden ook de houtproductie en het gebruik van boombladeren als veevoer een rol. Het aanplanten van bomen langs wegen en paden is ook altijd een veel toegepast middel geweest in de aanleg van landgoed- en kasteeltuinen, bijvoorbeeld om zichtassen te accentueren. Voor zover bermen beplant zijn met bomen die geen ectomyorrhiza vormen, zoals iepen, essen, esdoorns, is er in mycologisch opzicht niet veel bijzonders te zien. Heel anders kan dit zijn wanneer er bomen zijn geplant die wel ectomyorrhiza vormen. Daarom zal dit hoofdstuk voornamelijk over de waarde van wegbermen voor

ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen gaan. De rijkdom aan paddenstoelen van laanbermen op klei heeft al relatief vroeg de aandacht getrokken van mycologen (Reijnders 1965), vanwege de soms uitbundige aantallen van grote en spectaculaire paddenstoelen en het hoge aandeel van bijzondere soorten. De eveneens rijke lanen op zand kregen pas later expliciet aandacht (Keizer 1993). Deze zandlanen werden eerder wel door mycologen bezocht, maar niet als een eigen en karakteristiek biotoop her- en erkend.

Het biotoop "laan en schrale berm met bomen" verschilt zeer sterk van bossen, ook als het bodemtype en de boomsoort gelijk zijn. In bermen vallen de dode bladeren in de herfst voor het grootste deel niet terug op de bodem, doordat ze weg waaien. Dat betekent dat ieder jaar de bermbodem een beetje verder verarmt, doordat de bladeren en takjes e.d. niet ter plekke verteren. Deze bodemverarming zou tot verzuring kunnen leiden, maar de meeste wegen zijn met (deels) kalkhoudende materialen opgebouwd, die geleidelijk via uitloging in het bermmilieu terecht komen. Dit proces van bodemverarming kan nog worden versterkt wanneer de bermvegetatie jaarlijks wordt gemaaid met afvoeren van het maaisel. Dit zorgt er bovendien voor dat de windwerking (dood blad waait weg) effectiever functioneert.



Figuur 19.1: Links Lindenlaan op klei bij Ridderhofstad Gunterstein; rechts Beukenlaantje langs de Groenesteijnsesteeg bij Langbroek (foto's P.J. Keizer)

Het resultaat van deze voortdurende verschraling is duidelijk aan de vegetatie te zien: soorten die kenmerkend zijn voor schrale bodem gaan domineren. In bermen op zandige bodems kunnen dat o.a. Fijn schapengras (*Festuca filiformis*), Gewone veldbies (*Luzula campestris*), Muizenoor (*Hieracium pilosella*), Gewoon reukgras (*Anthoxantum odoratum*) en Biggekruid (*Hypochaeris radicata*) zijn (Keizer 1993). Dergelijke begroeiingen kunnen vaak tot de Klasse van Gladde witbol en havikskruiden (*Melampyro-Holcetea mollis*; Stortelder 1996) worden gerekend, vooral wanneer Havikskruiden talrijk zijn. Wanneer die Havikskruiden ontbreken, vertoont de vegetatie vaak meer gelijkenis met schrale vormen van het Glanshaververbond (*Arrhenatherion elatioris*) of het Kamgrasland (*Cynosurion cristati*), maar dan enigszins fragmentair ontwikkeld. De verschraling kan zo ver doorgaan dat de vaatplanten het grotendeels laten afweten en de mossen een hoge bedekking ontwikkelen, bijvoorbeeld Gewoon haakmos (*Rhytidiadelphus squarrosus*) en Groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*) in open bermen en Fraai haarmos (*Polytrichum formosum*), Gewoon sterrenmos (*Mnium hornum*) en Klauwtjesmos (*Hypnum cupressiforme*) op beschaduwde standplaatsen.

Een andere groep van bermen op zandige bodems draagt een meer stikstofminnende vegetatie met soorten als Fluitenkruid (*Anthriscus sylvestris*), Vogelmuur (*Stellaria media*), Grote brandnetel (*Urtica dioica*), Ruw beemdgras (*Poa trivialis*) en Scherpe boterbloem (*Ranunculus acris*). Kenmerkend voor deze bermen is dat de bodem dikwijls vergraven is geweest (geroerd), een hoger organisch stofgehalte heeft en soms ook vermengd is met stukjes puin e.d., wat een licht verhoogd gehalte aan mineralen als calcium en mogelijk ook magnesium kan opleveren.

De vegetatie van mycologisch rijke lanen op klei- of zavelige bodem valt in een aantal groepen te verdelen: lanen met vegetatie met elementen uit het Verbond van Els en Gewone vogelkers (*Alno-Padion*) met storingssoorten, voedselrijke Glanshavervegetatie, schrale Glanshavervegetatie en schrale Kamgrasvegetatie, en een door mossen gedomineerde variant (van den Dool et al. 1997). Opvallend is dat een basische bodem die door paddenstoelen wordt geïndiceerd bijvoorbeeld door de Gerimpelde russula (*Russula olivacea*), Plompe russula (*R. viscida*) en de Prachtamaniet (*Amanita ceciliae*), nauwelijks uit de groene planten blijkt. Planten die enigszins op de aanwezigheid van een gebufferde bodem met kalk wijzen, komen in het gebied van de kleiboslanen maar dun gezaaid voor: Gewone agrimonie (*Agrimonia eupatoria*), Bochtige klaver (*Trifolium medium*), Zeegroene zegge (*Carex flacca*). Op kleiige bodems spelen in met bomen beplante bermen dezelfde verschrallingsprocessen als op zandlanen, maar vanwege de grotere vruchtbaarheid komt het effect van bodemverschralling doorgaans minder goed uit de verf. Toch zijn er enkele met bomen begroeide bermen op klei waar ook soorten als Fijn schapengras en Gewoon reukgras groeien.

Mycoflora

Biodiversiteit: lanen en bermen als biotoop en als refugium

Een groot aantal soorten mycorrhiza-vormende paddenstoelen is kenmerkend voor lanen en bermen en komt weinig tot niet voor in gesloten bossen. Deze groep lijkt uiteen te vallen in twee groepen. Het eerste deel bestaat uit soorten die vroeger ook in bossen op voedselarme bodem voorkwamen zoals de schraalste vormen van het Berken-Eikenbos (*Betulo-Quercetum cladonietosum*), maar daar verdwenen zijn (zie § 15.2.1). Dit wordt geweten aan de effecten van stikstofdepositie. Bermen vormen voor deze groep soorten een refugium. Een tweede groep bestaat uit soorten die echt gebonden zijn aan open bossen en bermen en ook vroeger niet of nauwelijks in gesloten bossen groeiden (zie tabel 19.1 voor enkele voorbeelden). Dat werpt de vraag op waar deze soorten geleefd kunnen hebben voordat de mens wegbermen en landgoederen aanlegde. In het buitenland zijn vergelijkbare milieutypen te vinden in open, extensief beweide parkachtige bosgebieden, zoals in hoog gelegen bergbossen, en de in Scandinavië aanwezige bosweiden ('Lövängar'). In Engeland is een interessante tussenvorm tussen park en beweide grasland te vinden in het Windsor Park (en sommige andere oude beweide bossen en parken), buitengewoon rijk aan mycorrhiza-vormende paddenstoelen bij oude eiken en begraaasd door herten. Dat leidt tot het vermoeden dat min of meer open, beweide boslandschap in onze streken in het verleden ook veelvuldig en langdurig aanwezig is geweest. De mycoflora van wegbermen en parken – hoe kunstmatig ook – biedt ons op die manier mogelijk een interessant kijkje in de mycoflora van historische parkachtige landschappen.

Tabel 19.1: Voorbeelden van paddenstoelen bij eik waarvoor bermen een refugium vormen en soorten die gebonden zijn aan bermen en parkbossen.

Nederlandse naam	Fr	Rode lijst	Wetenschappelijke naam
Bermen als refugium			
<i>Phellodon confluens</i>	MA	KW	Wollige stekelzwam
<i>Russula pseudointegra</i>	MA	TNB	Kleibosrussula
<i>Sarcodon scabrosus</i>	VA	KW	Blauwvoetstekelzwam
<i>Tricholoma saponaceum</i>	VA	KW	Zeezwam
Berm en parkbos als optimaal biotoop			
<i>Cortinarius largus</i>	MA	TNB	Bruine kleibosgordijnzwam
<i>Hebeloma cavipes</i>	Z	NB	Holsteelvaalhoed
<i>Inocybe adaequata</i>	MA	KW	Wijnrode vezelkop
<i>Russula odorata</i>	A	TNB	Geurige russula



Figuur 19.2: De Blauwvoetstekelzwam (*Sarcodon scabrosus*) is een kenmerkende soort van lanen en schrale wegbermen met een zeer lage N-beschikbaarheid en weinig strooiselophoping (foto P.J. Keizer).

De mycoflora van strooiselafbrekende paddenstoelen vertoont een grote variatie aangezien de vegetatie onder bomenrijen sterk varieert van voedselrijk en productief tot schraal, van grazig tot bosachtig, van intensief beheerd tot nauwelijks beheerd. De strooiselafbrekende paddenstoelenflora in zandbermen is een mengsel van ruderalementen en schraalgraslandindicatoren, of met algemene strooiselbewoners bij in bos gelegen laanbermen. Hierbij valt aan te tekenen dat die ruderalementen paddenstoelen te beschouwen zijn als echte berm-paddenstoelen; ze komen het meest frequent in het bermmilieu voor. Het aandeel aan zeldzame soorten is relatief gering, terwijl het aantal soorten dat in lage frequentie voorkomt groot is. Gemeenschappen van strooiselafbrekende paddenstoelen in laanbermen (onderzocht voor eiken- en beukenlanen) zijn niet erg geprononceerd ontwikkeld, vergeleken met die van mycorrhiza-vormende soorten (Keizer 1993). In kleiboslanen is de paddenstoelenflora van strooiselafbrekers niet systematisch onderzocht. Vermoedelijk geldt voor deze bermen ongeveer hetzelfde als bij de zandbermen.

Laanbomen zijn veelvuldig het slachtoffer van maaischade, waarbij aan de boomvoet de schors wordt beschadigd. Dit zijn de plaatsen waar infecties met (necrotrofe) parasieten gemakkelijk plaats vinden. Zo is de Eikhaas (*Grifola frondosa*) overwegend langs eikenlanen te vinden, en niet in eikenbos. Oudere bomen langs wegen zijn relatief vaak aangetast, wat de wegbeheerders voor problemen m.b.t. veiligheid plaatst.

In Nederland hebben 266 paddenstoelensorten een voorkeur voor lanen en bermen met bomen. Binnen dit landschapselement bestaat grote variatie in de mycoflora die samenhangt met verschillen in (1) boomsoort, (2) nutriëntenbeschikbaarheid en mate van strooiselophoping, (3) bodemtype, en (4) leeftijd van de bomen.

Boomsoort

Op kleibodem zijn lanen met eiken het rijkst met 42 soorten (en enkele variëteiten), beukenbermen tellen 29 en lanen met Linden sluiten de rij met slechts 4 soorten. Van de soorten die ectomycorrhiza met Populieren vormen (14) worden er 6 voor een groot deel in lanen aangetroffen. Overigens lijkt de mycoflora bij Abeel (*Populus alba*), Grauwe abeel (*P. x canescens*) en Ratelpopulier (*P. tremula*) wat te verschillen van die bij Zwarte populier (*P. nigra*) en kruisingen met die soort (Canadapopulier, *P. x canadensis*), maar dit is nog niet goed onderzocht. Onder populieren op rijke bodem staan dikwijls in het geheel geen mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Des te groter is de verrassing als ineens een iets schralere populierenberm vol met de Grijs slanke amaniet (*Amanita vaginata*) of de Populiermelkzwam (*Lactarius controversus*) staat, vergezeld van nog een tiental andere soorten.

Lanen met Linde hebben weinig kenmerkende soorten, alhoewel sommige soorten relatief vaak onder Linde groeien zonder dat sprake is van een strikte binding met deze boom, bijvoorbeeld de Duifrussula (*Russula grisea*) en de Netstelige heksenboleet (*Boletus luridus*). Dat betekent echter niet dat het aantal soorten paddenstoelen onder linde laag is. Sommige lindelanen staan bekend om hun rijke mycoflora. Het betreft dan voornamelijk soorten die met meerdere bomen kunnen groeien (zie kader 15.4).

Berkenlanen komen weinig voor en zijn niet systematisch onderzocht. Waarschijnlijk zijn ze, als de bodem schraal is, tamelijk rijk aan soorten. Dit valt af te leiden aan de soorten paddenstoelen die dikwijls onder solitaire berken zijn te vinden, bijvoorbeeld de Baardige melkzwam (*Lactarius torminosus*) en de Bonte berkenrussula (*Russula versicolor*).

Bij het aanplanten van laanbomen is in het verleden vaak gebruik gemaakt van de Amerikaanse eik (*Quercus rubra*). Waar deze boom in het bos groeit, bijvoorbeeld door verwildering vanuit aangeplante exemplaren, raakt de bodem bedekt met een dikke laag slecht verterend bladstrooisel. Hier heeft het bladstrooisel een ongunstige uitwerking op de vegetatie en mogelijk ook de mycoflora. In laanbermen speelt deze invloed van de gevallen bladeren niet. De mycoflora van Amerikaanse eik (in Nederland opgekweekt en aangeplant) lijkt volkomen op die van inlandse eiken. Het gevolg is dat lanen met Amerikaanse eik niet zelden een rijke mycoflora laten zien.

Bodemtype

Van de soorten met een voorkeur voor lanen en bermen met bomen zijn er 128 gebonden aan lanen op klei en 69 gebonden aan lanen op zand. Een interessante vergelijking is te maken tussen schrale bermen op zand en schrale bermen op klei. Het blijkt dat in beide typen bermen opvallende hoeveelheden exemplaren en soorten van mycorrhiza-vormende paddenstoelen groeien, zelfs van grotendeels dezelfde geslachten, maar dat de soorten paddenstoelen op zand bijna allemaal anders zijn dan die op klei. Hieruit valt af te leiden dat in beide type bermen vergelijkbare processen spelen, maar dat de mineralenhuishouding in de bodem de soortensamenstelling bepaalt.

Een aantal soorten paddenstoelen van lanen op rivierklei geldt als thermofiel: Stekelkopamaniet (*Amanita solitaria*, figuur 19.3), Franjeamaniet (*A. strobiliformis*), Prachtamaniet (*A. ceciliae*), Satansboleet (*Boletus satanas*; figuur 3.7), Fraaie roodnetboleet (*B. legaliae*), en andere (Reijnders 1965). De hoofdverspreiding van deze soorten is Midden-Europees, maar reikt noordelijk tot in Zweden. Het is niet helemaal duidelijk of deze verspreiding is los te koppelen van de (ook overwegend) centraal- en Zuid-Europese verspreiding van basische bodems. De veronderstelde temperatuur-gevoeligheid is niet gebaseerd op metingen, maar wordt mogelijk gevoed door ervaringen van rijke vruchtlichaamvorming in warme en niet al te droge jaren. Doordat deze soorten goed bestand zijn tegen relatief hoge temperaturen, kunnen ze mogelijk profiteren van hogere temperaturen onder invloed van klimaatverandering.



Figuur 19.3: De Stekelkopamaniet (*Amanita solitaria*) is een warmteminnende soort met een zwaartepunt in lanen op rivierklei (foto P.J. Keizer)

Nutriëntenbeschikbaarheid en strooiselophoping

De belangrijkste standplaatsfactor voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen is de nutriëntenbeschikbaarheid van de berm bodem. De verklaring voor het optreden van opvallend veel mycorrhiza-vormende paddenstoelen in sommige bermen is dat de bodem vanwege het wegwaaien van bladstrooisel verschaalt en steeds armer wordt aan voedingsstoffen (speciaal stikstof) hetgeen gunstig is voor mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Het aantal soorten ligt bij Drentse eikenlanen op zand op 5 tot 22 (gem. 10) op voedselrijke bodem en op 9 tot 66 (gem. 25) soorten op schralere bodem. Bij beukenlanen zijn dit respectievelijk 3 tot 17 (gem. 9) soorten op rijke bodem en 11 tot 49 (gem. 26) soorten op schralere bodem (Keizer 1993). Deze getallen gelden voor 100 m bermtraject gedurende drie jaar onderzoek met 3 bezoeken per jaar.

Speciale vermelding verdienen schrale bermen met eik of beuk op zandgrond, waar Stekelzwammen groeien. De meeste Stekelzwammen zijn zeldzaam. Diverse soorten Stekelzwammen hebben een sterk overeenkomende ecologie (ectomycorrhiza vormend met eik en/of beuk, zeer schrale bodem). Dit resulteert soms in een concentratie van deze soorten op bepaalde groeiplaatsen. Het verschijnsel is zo "betrouwbaar", dat het gewoonlijk loont om bij het vinden van één soort stekelzwam door te zoeken naar verdere soorten. Op een schrale berm met Amerikaanse eik in het landgoed Leusveld werden aangetroffen: Gezoneerde stekelzwam (*Hydnellum conrescens*), Fluwelige stekelzwam (*H. spongiosipes*), Wollige stekelzwam (*Phellodon confluens*), Tengere stekelzwam (*P. melaleucus*), Blauwzwarte stekelzwam (*P. niger*), Avondroodstekelzwam (*Sarcodon joeides*; figuur 4.2) en

Blauwvoetstekelzwam (*S. scabrosus* (figuur 19.2); Keizer n.p., Arnolds 2003). Lanen met oude eiken op schrale bodem vervullen een belangrijke rol als groeiplaats van enkele wereldwijd zeer zeldzame soorten Stekelzwammen bijvoorbeeld Fraaie stekelzwam (*Sarcodon lepidus*), Eikenstekelzwam (*S. underwoodii*), Scherpe stekelzwam (*Hydnellum compactum*). Nederland heeft voor dergelijke soorten een internationale verantwoordelijkheid.

Strooiselafbrekende paddenstoelen in bermen op zandgrond zijn in soortenaantallen vergelijkbaar met de mycorrhiza-vormende soorten. Bij deze groep paddenstoelen is onderscheid te maken in schrale bermen met weinig strooisel en bermen met meer strooiselophoping. Deze laatste liggen vaak beschermt of in bos. Het aantal soorten strooiselafbrekende paddenstoelen ligt in Drentse eikenlanen van de eerste groep tussen 13 en 45 (gem. 23), met graslandsoorten als Bruinsnedemycena (*Mycena olivaceomarginata*) en Weidekringzwam (*Marasmius oreades*) en in de tweede groep tussen 12 en 38 (gem. 22) met 'ruw strooiselsoorten' als Bruinwordende franjehoed (*Psathyrella fulvescens* s.l.) en Wollige franjehoed (*P. artemisiae*). Bij beukenlanen met grazige ondergroei ligt het aantal soorten tussen 7 en 30 (gem. 19) en met bosachtige ondergroei tussen 6 en 45 (gem. 23). Opvallend is dat ook in grazige vegetatie een aantal strooiselbewoners algemeen voorkomt, zoals de Papilmycena (*Mycena vitilis*), het Donsvoetje (*Tubaria furfuracea*), het Eikenbladzwammetje (*Gymnopus dryophilus*) en de Grijze mycena (*Mycena cinerella*). Deze soorten ontbreken gewoonlijk in open graslanden.

In grazige bermen is een aantal soorten paddenstoelen te vinden die kenmerkend zijn voor onbemest grasland. Vergeleken met schraalgraslandvegetatie is de paddenstoelenflora fragmentair ontwikkeld, wat te maken heeft met de relatief grote invloed van inwaaiende bemestende stoffen en de geregelde verstoring van de bodem. In zulke bermvegetatie zijn minder kritische schraalgraslandpaddenstoelen als Bruinsnedemycena (*Mycena olivaceomarginata*), Donkerbruine Mycena (*Mycena sepia*), Roze pronkridder (*Calocybe carnea*), Zwartwordende wasplaat (*Hygrocybe conica*) en Sneeuwzwammetje (*H. virginea*) geregeld te vinden. Een interessante groep in de strooiselrijke bermen zijn ruderaal soorten die positief reageren op de intensieve bodemvermenging en aanrijking met nutriënten. Deze soorten ontbreken gewoonlijk in bossen of zijn er schaars. Voorbeelden van ruderaal paddenstoelen in bermen: Heidefranjehoed (*Psathyrella trivialis*), Roodbruine franjehoed (*P. cortinarioides*), Geelsnedemycena (*Mycena flavescens*), Gewoon donsvoetje (*Tubaria furfuracea*).

Leeftijd van de bomen

Ook de leeftijd van bomen draagt bij aan de variatie in mycoflora. Het verband tussen de leeftijd van bomen en het soortenspectrum van paddenstoelen is onderzocht door Keizer (1993). De jongste bomen langs wegen zijn ongeveer 10 jaar oud. Op schrale zandbodem verschijnen dan zo'n vijf soorten mycorrhiza-vormende soorten over een bermtraject van 100 m lengte. Het aantal soorten neemt geleidelijk toe met de leeftijd tot meer dan 60 soorten bij bomen van meer dan 100 jaar oud. Het valt op dat soorten die bij jonge bomen worden gezien, bijv. Geschubde fopzwam (*Laccaria proxima*) ook bij oudere bomen nog aanwezig zijn. Bij bomen in gesloten bossen neemt het aantal mycorrhiza-vormende soorten vaak wel af met de leeftijd van de bomen (zie § 15.2.2). Dit suggereert dat effecten van boomleeftijd op mycorrhizapaddenstoelen vooral via de voortschrijdende ontwikkeling van de bosbodem lopen en niet hoofdzakelijk door de boom zelf worden veroorzaakt.

Betekenis van de mycoflora

Van de soorten met een voorkeur voor lanen en bermen op zand staat 47% opgenomen op de Rode Lijst van 2008 (Arnolds & Veerkamp 2008). De overgrote meerderheid (bijna 80%) van deze soorten vormt ectomycorrhiza en een kleine minderheid groeit saprotroof op strooisel, parasitair op paddenstoelen of is houtbewonend.

Tabel 19.2: Kenmerkende soorten voor met bomen beplante bermen. Voor soorten bij Eik en Beuk op klei wordt verwezen naar tabel 17.1. Soorten die in de kolom 'N2000 soort' gemarkeerd zijn met een 'V' zijn belangrijk voor Natura 2000 habitattypen (zie hoofdstuk 14 en 15).

Wetenschappelijke naam	N2000 soort	Fr	R Lijst	Nederlandse naam
Klei				
Populier				
<i>Amanita vaginata</i>		VA	KW	Grijze slanke amaniet
<i>Lactarius controversus</i>		A	TNB	Populiermelkzwam
<i>Tricholoma populinum</i>		VA	KW	Populieridderzwam
Linde				
<i>Russula grisea</i>		VA	TNB	Duifrussula
<i>Xerocomus bubalinus</i>		VZ	TNB	Bruingele fluweelboleet
<i>Boletus luridus</i>		VA	KW	Netstelige heksenboleet
Zand				
Eik (E) en Beuk (B)				
<i>Amanita muscaria</i>		ZA	TNB	Vliegenzwam
<i>Amanita pantherina</i>		A	TNB	Panteramaniet
<i>Grifola frondosa</i>		A	TNB	Eikhaas
<i>Hydnellum compactum</i>	V	ZZ	EB	Scherpe stekelzwam
<i>Hydnellum concrescens</i>		VZ	KW	Gezoneerde stekelzwam
<i>Hydnellum spongiosipes</i>		Z	KW	Fluwelige stekelzwam
<i>Lactarius blennius</i> B		A	TNB	Kruidige melkzwam
<i>Lactarius chrysorrhoeus</i> E		A	TNB	Zwavelmelkzwam
<i>Leccinum quercinum</i> E		VA	TNB	Eikenboleet
<i>Phellodon confluens</i>		Z	KW	Wollige stekelzwam
<i>Phellodon melaleucus</i>		Z	BE	Tengere stekelzwam
<i>Phellodon niger</i>	V	ZZ	BE	Blauwzwarte stekelzwam
<i>Ramaria botrytis</i> B	V	ZZ	BE	Bloemkoolzwam
<i>Ramaria fennica</i>	V	ZZ	GE	Paarsbruine koraalzwam
<i>Ramaria subbotrytis</i> B		Z	KW	Beukekoraalzwam
<i>Russula graveolens</i> E		A	TNB	Vissige eikenrussula
<i>Russula odorata</i> E		A	TNB	Geurige russula
<i>Sarcodon joeides</i>		Z	BE	Avondroodstekelzwam
<i>Sarcodon lepidus</i> E	V	ZZ	KW	Fraaie stekelzwam
<i>Sarcodon scabrosus</i> E (fig.19.2)		VZ	KW	Blauwvoetstekelzwam
<i>Sarcodon underwoodii</i> E	V	UZ	EB	Eikestekelzwam
<i>Tricholoma ustale</i> B		A	TNB	Beukenidderzwam
Berk				
<i>Amanita muscaria</i>		ZA	TNB	Vliegenzwam
<i>Russula versicolor</i>		VA	KW	Bonte berkenrussula
<i>Tricholoma fulvum</i>		A	TNB	Berkenidderzwam

In de bermen van lanen op basenrijke (klei)bodem is 74% vermeld op de Rode Lijst. Hiervan is ook het overgrote deel ectomycorrhiza vormend. Lanen op basenrijke bodem (klei, zavel) hebben voor de mycoflora in Nederland een grotere betekenis dan lanen op zand. Dat geldt voor de absolute aantallen; meer dan 1,5 x zoveel soorten zijn kenmerkend voor kleilanen als voor zandlanen. Maar ook relatief, want een groot deel van de kleilaan-paddenstoelen is zelden tot nooit in de bossen op die bodem te vinden, terwijl een deel van de zandberm-soorten ook in schrale, mosrijke eikenbosjes voorkomt. Hierbij moet wel aangetekend worden dat in Nederland het bosareaal op basenrijke bodem erg klein is, terwijl bos op voedselarme zandgrond een groot areaal beslaat. De betekenis van bomenlanen moet niet

onderschat worden. De in totaal 266 kenmerkende soorten omvatten ongeveer 5% van het totale Nederlandse soortenbestand, en voor de mycorrhiza-vormende soorten is dat zelfs ruim 20%. Daar komt nog een aantal niet-kenmerkende soorten bij. Vooral in de lanen op klei valt op dat er veel bijzondere soorten aanwezig zijn met slechts enkele vindplaatsen. Het belang van lanen op zand is er ook in gelegen dat ze een refugiumfunctie vervullen voor soorten die uit de eikenbossen op arme zandgrond zijn verdwenen (zie tabel 19.1).

Voorbeeldgebieden

Klei

- Eik: Broekweg (Driebergen/Werkhoven), Blikkenburgerlaan (Zeist), Nijenrode (Breukelen), Fort Rhijnauwen (Bunnik), Sterkenburg (Langbroek), Neerijnen (Waardenburg);
- Beuk: Notenlaan bij Zeist (zie kader 19.1), Blikkenburgerlaan, Huys ten Donck (Ridderkerk);
- Populier: Breukelen langs de Vecht, Waardse dijk (Woerden)
- Linde: Gunterstein (Breukelen), Laan van Beverweerd (Werkhoven), Maliebaan (Utrecht).

Zand

- Eik: Boekestein ('s Graveland), Leusveld (Brummen), Vennebroek (Paterswolde), Oranjekanaal (Odoorn en Zwiggelte);
- Beuk: Boekestein ('s Graveland), Vennebroek (Paterswolde), Kappersallee (Zutphen), Hooghullen (Eelde).

Kader 19.1: Notenlaan

De Notenlaan bij Zeist is een oude beukenlaan, zo'n 600 m lang, zonder weg of pad, gelegen op kalkhoudende rivierklei. Het is als belangrijk paddenstoelengebied ontdekt door A.F.M. Reijnders in de jaren 1960. Door zijn bemiddeling is het gebied beschermd en het eerste reservaat in Nederland dat speciaal is ingesteld vanwege de mycologische waarde. Het gebied raakte wat verwaarloosd, maar na verzoeken door lokale mycologen heeft Staatsbosbeheer afval, takken en struikopslag verwijderd. Het gebied is bekend vanwege het voorkomen van onder andere de Witte zijdegordijnzwam (*Cortinarius turgidus*), Vlokkige stuifzwam (*Lycoperdon mammiforme*), Bloemkoolzwam (*Ramaria botrytis*, figuur 19.4), Paarsbruine koraalzwam (*R. fennica*), Gerimpelde russula (*Russula olivacea*) en de Bitterscherpe ridderzwam (*Tricholoma sciodes*). Momenteel lijkt de bodem iets te verzuren.



Figuur 19.4: Notenlaan (links) en Bloemkoolzwam (*Ramaria botrytis*) (foto's P.J. Keizer)

Knelpunten en maatregelen

Het beheer van met bomen beplante bermen en het voortbestaan van de karakteristieke mycoflora kent een aantal belangrijke knelpunten.

Onbekendheid met mycologische waarden

Beherende instanties zijn vaak onbekend met de mycologische waarden van sommige laanbermen. De maatregel die hier tegenover geplaatst kan worden is deze instanties te informeren en te vragen het geschikte beheer uit te voeren en/of te continueren. In sommige gevallen heeft dat succes, bijvoorbeeld bij de gemeenten Zeist, en Utrechtse Heuvelrug, waar belangrijke bermen als de Blikkenburgerlaan en de Broekweg liggen. Deze aanpak is onder meer vanwege geregelde personeelwisselingen arbeidsintensief.

Staken van adequaat maaibeheer

Beherende instanties zijn dikwijls geen natuurbeheersorganisatie maar behoren tot gemeente, provincie of Rijk. Deze overheden maken ieder hun eigen afweging met betrekking tot het beheer van groenvoorzieningen in bermen. Een trend bij gemeenten is om vanwege kostenbesparingen het beheer van bermen achterwege te laten. Bij provincies spelen per provincie wisselende overwegingen ten aanzien van de zorg voor de natuur langs wegen. Bij het Rijk (dat minder bomenbermen in beheer heeft) is het standpunt dat alleen aan de wettelijk noodzakelijke zorg voor natuur wordt voldaan en onderhoudscontracten verder zo goedkoop mogelijk worden aanbesteed. Bovendien is bij het Rijk het toezicht op de naleving van de onderhoudscontracten zeer sterk geëxtensieerd en gebaseerd op zelfcontrole door de opdrachtnemers. Dit heeft in een aantal gevallen geleid tot afname in kwaliteit van het groenbeheer en daarmee van de natuurkwaliteit van de vegetatie. Ook hier is het verstrekken van informatie over de mycologische kwaliteit van een berm aan de beheerder van belang. Bij verschillende bermen behorende instanties zijn er frequente wisselingen in personeel. Daarmee is het risico groot dat kennis over de biologische betekenis van bepaalde bermvakken verloren gaat.

Vermesting en bodemverstoring

Bij laanbermen die in het open landschap liggen kan vermisting door stikstofdepositie een rol spelen en leiden tot een verarming in de mycoflora. Als maatregel kan gelden het beheer aan de bermvegetatie zo goed mogelijk uit te voeren, opdat het verschrallend effect nog zo goed mogelijk blijft functioneren. Naar verwachting zal de stikstofuitstoot in de toekomst verder dalen, als gevolg van maatregelen om de uitstoot te beperken. Tot nu toe gaat deze daling traag. Ook het met zwaar materieel rijden of parkeren in bermen heeft een sterk negatieve uitwerking op de mycoflora

Cultuurhistorische restauraties van lanen

In het kader van herinrichtingsplannen van wegen of plannen tot cultuurhistorische restauraties van landgoederen worden soms bestaande mycologische waarden ernstig aangetast. Voorbeelden waarbij dit is recent is gebeurd: Beukenlaan Leek, bos plus lanen van Landgoed Neerijnen, bos plus lanen Amelisseweerd.

Effect van reguliere maatregelen op de mycoflora

Keizer (1993) heeft experimenteel in een grazige wegberm met oude eiken een aantal beheermaatregelen uitgevoerd en het effect op paddenstoelen bepaald. Hieruit bleek vooral dat bemesting (voor mycorrhizapaddenstoelen)

en afplaggen (voor strooiselafbrekers) duidelijk negatieve effecten hebben (zie tabel 19.3). Voor het vaststellen van een effect van afvoeren of 'niets doen' was de onderzoeksperiode (vijf jaar) te kort. Bij stikstofbemesting namen mycorrhiza-vormende paddenstoelen en schraalgraslandpaddenstoelen sterk af. De productie bij de strooiselafbrekende soorten nam niet af vanwege het verschijnen van enkele soorten met grote vruchtlichamen.

Tabel 19.3: Effect van een aantal behandelingen, vergeleken met Maaien zonder afvoeren van het maaisel. 0 = Geen effect, – = significant negatief effect, (–) en (+) = niet significant negatief resp. positief effect.

Behandeling	Mycorrhiza paddenstoelen		Strooiselafbrekende paddenstoelen	
	Aantal soorten	Aantal vruchtlichamen	Aantal soorten	Aantal vruchtlichamen
Maaien met afvoer	0	0	0	(+)
'niets doen'	0	(–)	0	0
Stikstofbemesting	–	–	–	0
Afplaggen	0	0	–	–

De volgende maatregelen worden geregeld uitgevoerd in met bomen geplante wegbermen met mogelijk effecten op de mycoflora.

1. Maaien met/zonder afvoeren van het grasmaaisel

Dit gebeurt in de eerste plaats om de bermen open, overzichtelijk en begaanbaar te houden, een maatregel voor de verkeersveiligheid dus. Maaibeheer met afvoer van het maaisel zorgt voor verschraling van de bodem en voor een maximaal effect van verschraling van de bodem via het wegwaaien van bladeren. Het effect is gunstig voor de mycoflora bij aanwezigheid van ectomycorrhiza-vormende bomen. De frequentie van 1 à 2 x per jaar in de nazomer resp. voor- en nazomer maaien met afvoeren van het maaisel voldoet goed. Het gebruik van de klepelmaaier (die vermaalt het gras zonder afvoeren van het grasmaaisel) houdt voedselrijkdom van bodem en vegetatie in stand en is daardoor ongunstig voor de ontwikkeling van de vegetatie plus mycoflora. In de praktijk gebeurt het geregeld dat het grasmaaisel niet, niet volledig of pas na een lange periode wordt verwijderd, waardoor het de onderliggende vegetatie verstikt en bemest. Onderzoek heeft uitgewezen dat om de nutriënten (N, P, K) effectief af te voeren het grasmaaisel binnen ca. 10 dagen na maaien moet worden afgevoerd en bij regenachtig weer binnen enkele dagen (Schaffers 1998). Veel voorkomend zijn schades aan bomen als gevolg van onzorgvuldig maaierwerk. Vanuit zulke maaischade start dikwijls het rottingsproces in bomen door infectie met parasitaire schimmels.

2. Verlagen van de bodem (afroven)

De bermvegetatie heeft de neiging zichzelf langzamerhand op te hogen, door eigen groei en door aanvoer van modder en dergelijke vanaf de weg. Hierdoor kan water van de weg naar de berm niet afgevoerd worden en op de weg blijven staan. Dit is onveilig voor het verkeer en slecht voor het wegdek. Periodiek verlagen (1x per 5 à 10 jaar) van de bermvegetatie wordt toegepast om dit probleem tegen te gaan. De vrijgekomen grond wordt soms afgevoerd maar ook wel verspreid over de rest van de berm. Gevolg is een sterke verstoring van de bermvegetatie en schade aan de boomwortels, en een nadelig effect op de mycoflora. In sommige gevallen lijkt de maatregel ook uitgevoerd te worden zonder aanwijsbare problematiek. Het verdient bij laanbermen aanbeveling de strook met te verlagen berm zo smal mogelijk te houden, teneinde schade aan de rest van de grasberm met bomen zo klein mogelijk te houden.

3. Niets doen

In een aantal gevallen is het beheer van de bermvegetatie gestaakt, bijvoorbeeld als gevolg van bezuinigingen. Het gevolg is dat binnen enkele jaren hoge grassen en struiken (bijvoorbeeld brem op zandbermen, bramen op kleibermen) tot ontwikkeling komen. Tussen het gras en de struiken worden bladeren ingevangen. Het typische bermmilieu waarin het mechanisme van bodemverschraling functioneert, gaat zo verloren en langzamerhand gaan de mycologische waarden verloren (Keizer 1993).

4. Bomen vellen

Bomen langs wegen mogen geen risico opleveren voor personen en goederen. Daarom worden laanbomen regelmatig (1x per 1 – 3 jaar) gecontroleerd op gebreken en aantastingen. Vormt een boom naar het oordeel van de controleur een gevaar, dan wordt deze geveld. Voor de bij de boom voorkomende mycorrhiza-vormende paddenstoelen is dat uiteraard het einde.

5. Bomen (terug) planten

Bij het vervangen van de bermbeplanting zijn twee benaderingen mogelijk: alle oude bomen kappen en vervolgens herplanten of dit proces geleidelijk laten gebeuren over een periode van meerdere, bijvoorbeeld tien of meer jaren. Bij de eerste benadering ontstaat een strak beeld van bomen met gelijke leeftijd, bij de tweede benadering heeft de leeftijd van de bomen en daarmee het beeld wat meer variatie. Voor het behoud van de aan bomen gebonden paddenstoelen is de continuïteit in de aanwezigheid van levende bomen van groot belang en daarom de methode van geleidelijke verjonging van de laanbeplanting verre te verkiezen boven de kaalkapmethode. Bij het aanplanten van bomen wordt wel "grondverbetering" toegepast, wat inhoudt dat "bomengrond" wordt aangebracht. Dat is vruchtbare zwarte grond met een zekere grof-zandfractie en eventueel toevoegingen zoals mest, perliet en mycorrhiza-preparaten. Voor de paddenstoelen die aan bomen op schrale bodem zijn aangewezen is dit een ongunstige methode, want in nutriëntrijke bodem groeien als regel weinig mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Bomen op minder vruchtbare bodem kunnen zeker vitaal zijn, ze zullen alleen langzamer groeien dan op vruchtbare bodem. De gunstige werking van kunstmatig toegevoegde mycorrhiza's op bomen is nog niet aangetoond. In het stedelijk gebied is de toepassing van bomengrond wel een goede methode, vanwege de vaak beperkte doorwortelbare ruimte.

6. Snoeiafval, slootveek en organisch materialen in bermen opbrengen

Wanneer snoeiafval in de bermen worden achtergelaten, kan de vegetatie niet meer worden gemaaid en wordt bladstrooisel ingevangen. Hierdoor gaat het schrale bermmilieu verloren en daarmee de mycologische kwaliteit.

19.8 Knotboom (L01.08)

Karakteristiek

Knotbomen zijn karakteristieke landschapselementen in het Europese cultuurlandschap (Minkjan en Kruk 2010). Hoewel ook andere bomen dan wilgen (zoals elzen, essen, populieren en iepen) kunnen worden geknot, komen knotwilgen verreweg het meeste voor. In Zuid-Oost-Nederland worden (werden) geknotte Haagbeuken wel gebruikt al grensmarkering.

Mycoflora

Niet alle knotwilgen bieden geschikte habitats voor paddenstoelen. Vooral de oudere knotwilgen, met ingescheurde kop zijn interessant. Daar kan sneller regenwater in stagneren en rot optreden. De paddenstoelen van geknotte bomen van andere soorten dan wilgen, zijn nauwelijks speciaal op paddenstoelen onderzocht.

Nederlandse inventarisaties naar paddenstoelen in knotwilgen zijn schaars. Van Tweel (1994) vond in totaal 32 soorten, waarvan een aantal slechts tot op geslacht gedetermineerd is. De meeste soorten behoorden tot algemeen voorkomende soorten van allerlei houtsoorten, zoals het Geweizwammetje (*Xylaria hypoxylon*). Enkele meer aansprekende soorten waren de Blauwgrijze schorsmycena (*Mycena pseudocorticola*) die op met mos begroeide stammen groeit en de Tijgertaaiplaat (*Lentinus tigrinus*). Geregeld is op knotwilgen de Anijskurkzwam (*Trametes suaveolens*) te zien, die ook in wilgengrienden voorkomt. Op knotwilgen in Limburg groeit soms de Echte vuurzwam (*Phellinus igniarius*). Behalve voor paddenstoelen zijn knotwilgen ook voor andere soorten interessant. Van Tweel (1994) vond in totaal 109 soorten hogere planten, 26 soorten mossen en 32 soort korstmossen. De Besanjelier (*Silene baccifera*) is een plantensoort die een voorkeur heeft voor knotwilgen. Knotwilg-bewonende paddenstoelen kunnen de knotwilgen koloniseren via door het knotten ontstane wonden of door zich rechtstreeks vestigen op het dode hout (Braun & Konold 1998). Wilgensoorten hebben nogal wat ectomycorrhiza-begeleiders, met name uit de geslachten van de Gordijnzwammen (*Cortinarius*) en Vaalhoeden (*Hebeloma*) (Weeda et al. 1985). Deze soorten treden ook af en toe op bij Knotwilgen, maar zijn niet karakteristiek voor geknotte bomen

Knelpunten en maatregelen

Het beheer van knotwilgen werd oorspronkelijk uitgevoerd door de boeren die de takken voor allerlei doelen gebruikten. Tegenwoordig wordt het knotten vaak gedaan door vrijwilligersgroepen. Hiermee heeft, curieus genoeg, ook een 'professionalisering' plaatsgevonden. Door strakke schema's worden alle knotwilgen eens in de drie tot tien jaar geknot. Er zijn nog slechts weinig knotwilgen te vinden met echt dikke takken en uitgescheurde knotten. Zeker de nieuwe knotwilgen hebben allemaal bolvormige knotten waar slechts weinig plaats is voor paddenstoelen en andere soorten. Voortzetting van het huidige beheer van knotwilgen is absoluut aan te raden, maar het zou voor paddenstoelen zeker goed zijn soms het strakke beheer wat meer los te laten.

19.9 Hoogstamboomgaard (L01.09)

Karakteristiek

Hoogstamboomgaarden zijn plantages van fruitbomen van het "ouderwetse" hoogstammige model. In Nederland bestaan oude hoogstamboomgaarden overwegend uit appelbomen, in veel mindere mate ook peren- en kersenbomen. Pruimenbomen zijn vaker als solitaire boom in boerenerven te vinden. In de Betuwe zijn langs dijken en wegen ook wel rijen of dubbele rijen met walnotenbomen te vinden. Hoogstamboomgaarden bevinden zich grotendeels in het rivierkleigebied en het Limburgse heuvelland. Het areaal aan oude hoogstamboomgaarden is in de afgelopen decennia sterk afgenomen omdat het handmatige fruit plukken uit de hoge bomen te duur is geworden. De fruitteelt gebeurt nu grotendeels in laagstamboomgaarden met bomen die niet oud worden en die staan in een met herbiciden behandelde bodem. Deze boomgaarden hebben zo goed als geen mycologische betekenis.

Van de genoemde fruitsoorten zijn appelboomgaarden het meest voorkomend en deze hebben ook de grootste betekenis als groeiplaats van paddenstoelen.

Mycoflora

De betekenis van hoogstamboomgaarden ligt in het feit dat enige paddenstoelen graag aan hout van oude appelbomen groeien. Het betreft dan een vijftal saprotrofe of necrotroof parasitaire soorten. Op hout van oude peren- en kersenbomen zijn soms wel houtzwammen te vinden, maar dat zijn gewoonlijk soorten zonder voorkeur voor bepaalde boomsoorten (tabel 19.4). Walnotenbomen kunnen ectomycorrhiza vormen, echter de bijbehorende paddenstoelen zijn zeer zelden waar te nemen. Wel is er een waarneming van Roodsteelfluweelboleet (*Xerocomus chrysenteron* ss. lat.) die hoogstwaarschijnlijk aan deze boom gebonden was (Keizer, n.p.). Het grasland onder de fruitbomen heeft een geringe mycologische betekenis omdat het op voedselrijke bodem ligt.



Figuur 19.5: De Appelboomkaaszam (*Aurantioporus fissilis*) is een zwakteparasiet op oude appelbomen (foto E. Arnolds).

Tabel 19.4 Paddenstoelen die geregeld te vinden zijn op fruitboomsoorten; met uitzondering van de Boomgaardstekelkorstzwam (*Sarcodontia crocea*) zijn de genoemde soorten ook op andere boomsoorten te vinden.

Wetenschappelijke naam	Fr	R. Lijst	Nederlandse naam
Appel (<i>Malus</i>)			
<i>Aurantioporus fissilis</i>	VZ	KW	Appelboomkaaszam
<i>Inonotus hispidus</i>	VA	KW	Ruige weerschijnzwam
<i>Pholiota squarrosa</i>	ZA	TNB	Schubbige bundelzwam
<i>Polyporus varius</i>	ZA	TNB	Waaierbuisjeszwam
<i>Sarcodontia crocea</i>	ZZ	GE	Boomgaardstekelkorstzwam
Peer (<i>Pyrus</i>)			
<i>Laetiporus sulphureus</i>	ZA	TNB	Zwavelzwam
Kers (<i>Prunus avium</i>)			
<i>Laetiporus sulphureus</i>	ZA	TNB	Zwavelzwam
Pruim (<i>Prunus spec.</i>)			
<i>Phellinus tuberculatus</i>	VA	TNB	Boomgaardvuurzwam
Walnoot (<i>Juglans</i>)			
<i>Inonotus hispidus</i>	VA	KW	Ruige weerschijnzwam

Betekenis van de mycoflora

De mycologische betekenis van boomgaarden is beperkt. In oude appelboomgaarden zijn de meeste paddenstoelen te vinden en de zeldzame Boomgaardstekelkorstzwam (*Sarcodontia crocea*) is tot deze boom beperkt.

Beheer en Knelpunten

Het beheer van hoogstamboomgaarden is specialistenwerk, als het gaat om snoei met de bedoeling een goede fruitoogst te bereiken. Het is voor de paddenstoelen van boomgaarden al gunstig wanneer oude boomgaarden kunnen blijven staan (voor het onderhoud bestaan subsidieregelingen) en eventueel minder intensief worden gesnoeid. Zonder snoei kunnen takken breken onder het gewicht van het fruit. Paarden of schapen in de boomgaard knagen aan de schors en dat is schadelijk voor de boom. Omdat appelbomen zelden ouder dan ongeveer 80 jaar worden, is het (ook in landschappelijk opzicht) van belang dat boomgaarden gelegenheid krijgen oud te worden.

19.10 Fortterrein (L02.01)

Karakteristiek

Forten zijn (voormalige) militaire objecten; ze bestaan vaak uit met grond bedekte bunkers. Veel mycologisch belangrijke fortterreinen dateren van halverwege de 19^e eeuw. Fortterreinen zijn opgebouwd uit diverse voor de mycologische waarden relevante elementen. Op de fortterreinen staan bomengroepen, solitaire bomen, laanbermen, schraalgrasland, rijkere graslanden en gazons. Al deze elementen zijn elders al behandeld. Fortterreinen hebben dikwijls een lange ongestoorde ontwikkeling gehad. Hierdoor kunnen habitats die daarvan afhankelijk zijn verrassend goed ontwikkeld zijn, bijvoorbeeld schraalgrasland (Oud 2013).

Mycoflora

Belangrijke eigenschappen voor de mycoflora van fortterreinen zijn dat (1) deze elementen op korte afstand van elkaar voorkomen, waardoor het beheer van aangrenzende terreintypen op elkaar afgestemd kan worden, bijvoorbeeld handhaven oude bomen in schraalgrasland en (2) ze een lange historie hebben van continu uitgevoerd beheer. Op diverse fortterreinen is de recreatieve functie zodanig intensief is, dat dit ten koste gaat van de mycologische en andere natuurwaarden.

Voorbeeldgebieden

Mycologisch het belangrijkste fortterrein is Fort Rhijnauwen bij Bunnik. Verdere forten met heel wisselende mycologische waarden: Forten Lunetten plus Beatrixpark bij Utrecht, Terrein Zilveren Schaats Utrecht (deel van Hollandse Waterlinie) Vestingwerken Naarden, Forten horende bij de Stelling van Amsterdam. Recreatieterreinen die potentieel waardevol zijn voor paddenstoelen: Fort Vechten, Fort Blauwkapel en Fort Ruigenhoek bij Utrecht.

19.11 Brandplekken

Karakteristiek

Een brandplek is een tijdelijk biotoop dat ontstaat na brand. Er valt onderscheid te maken in kleine brandplekken waar op één plaats een vuur is gestookt en natuurbranden die (doorgaans) onbedoeld en ongewenst over een groter oppervlak hebben gewoed. In Nederland kennen we heide-, bos-, duin- en veenbranden. Na een droge periode is het risico op een natuurbrand het grootst in de beheertypen Droge heide (N07.01), Open duinen (N08.02 en N08.04), en Naaldbossen (N15 en N1). Loofbossen zijn veel minder brandgevoelig dan naaldbossen. Veenbranden ontstaan minder snel, na lange droge perioden, maar zijn moeilijker te bestrijden dan bos- en heidebranden.

Brandplekken hebben een zeer specifieke paddenstoelenflora die het gevolg is van de bijzondere omstandigheden na de brand (Petersen 1970):

- Na de brand ontstaat een hoge pH (7 tot 10) (Steeman 2012).
- De concentratie van stikstof in het systeem is door branden sterk afgenomen. Daarbij is stikstof als nitraat, en nauwelijks als ammonium aanwezig. De beschikbaarheid van fosfor, kalium en calcium is na het branden juist toegenomen, soms ook door het bluswater (Wesseling 2011). Kalium en calcium blijken na 2-3 jaar door uitspoeling grotendeels weer verdwenen te zijn (Steeman & Veraghtert 2011).
- Door de grote hitte is na de brand het bovenste gedeelte (enkele cm) van de bodem gesteriliseerd. Er komen nauwelijks nog bodemdieren of levende schimmels in voor (Veerkamp 1998).
- Doordat de instraling van zonlicht toeneemt en beter geabsorbeerd wordt door de zwarte bodem, neemt op plaatsen waar een natuurbrand is geweest de bodemtemperatuur toe, vergeleken met andere plaatsen (Veerkamp 1998).

Niet alle branden leveren gunstige omstandigheden voor paddenstoelen op. Mycologisch rijke brandplekken hebben de volgende eigenschappen:

- De strooisellaag moet lang en intens gebrand hebben, bij 600-1000°C (Bosschap 2012; Wesseling 2011). Daarbij geldt dat een hogere temperatuur beter is dan een lagere (Lammers 2011).
- Die hoge temperatuur kan eerder bereikt worden door langdurige brand op dezelfde plaats (bos, stapels hout) dan door een snel lopend vuur (duin(heide), droog gras).
- Verstoring van de bodem tijdens en na de brand (bijvoorbeeld door de brandweer) lijkt ongunstig te zijn (Bos 2001).
- Vochtige omstandigheden zijn gunstiger dan natte of droge.

Mycoflora

Brandplekken hebben een eigen paddenstoelenflora. Ruim 70 soorten zijn vooral van brandplekken bekend (Arnolds en Van den Berg 2013), het grootste deel komt zelfs uitsluitend op brandplekken voor. Opvallend is dat van deze typische brandplekpaddestoelen zo'n 60% Zakjeszwammen zijn (ascomyceten, meestal schijfvormige soorten) en 38% zijn Steeltjeszwammen (basidiomyceten). Er komen maar liefst 11 soorten Bekerzwammen (van het geslacht *Peziza*) op brandplekken voor (Veerkamp 1998). Het is aannemelijk dat veel soorten van brandplekken een saprotrofe leefwijze hebben. Enkele soorten leven als parasiet op door de brand beschadigde boomwortels, zoals de Oliebolzwam (*Rhizina undulata*) op de wortels van naaldbomen.

Op een brandplek is een duidelijke successie van de brandplekpaddestoelen te zien (Steeman 2012, Wesseling 2011). De eerste soorten verschijnen al enkele weken na de brand. De eerste twee jaar leveren de meeste soorten op. Na vijf tot zeven jaar zijn de meeste soorten weer verdwenen (Steeman & Veraghtert 2011). De successie wordt waarschijnlijk gestuurd door verschillen tussen soorten in kolonisationsnelheid, tijd tussen kieming en fructificatie, en substraatgebruik (Veerkamp 1998). Het lijkt erop dat de betrokken soorten via sporenverspreiding efficiënt de brandplekken kunnen bereiken. Het valt echter niet uit te sluiten enkele soorten die de hitte nodig hebben om te kiemen al in het systeem aanwezig waren (Wessling 2011; Steeman 2012).



Figuur 19.6: Kenmerkende brandplekpaddestoelen: Linksboven: Gewoon brandplekkelkje (*Geopyxis carbonaria*; foto P.J. Keizer); rechtsboven: Violette brandplekbekerzwam (*Peziza subviolacea*; foto C. Roobeek); Linksonder: Zemelige brandplekbekerzwam (*P. echinospora*; foto E. Arnolds); rechtsonder: Brandplekribbelzwam (*Faerberia carbonaria*; foto H. Huijser).

Voorbeeldgebieden

Er doen zich elk jaar wel enkele grotere natuurbranden voor, steeds ongepland. Enkele sprekende en goed gedocumenteerde voorbeelden zijn de branden in Kootwijk 1995 (Bos 1998, 2001) en op de Strabrechtse heide 2010 (Lammers 2011; Lammers & Boudewijns 2012). In de periode van 2009-2011 is in de Schoorlse Duinen een groot oppervlak duinheide en bos van Zwarte den (*Pinus nigra*) afgebrand. De effecten hiervan zijn in OBN-verband geëvalueerd (van Haperen et al. 2013). Kleine brandplekken zijn niet aan bepaalde gebieden gebonden en ontstaan daar waar een vuurtje is aangelegd.

Kenmerkende soorten

Er is een opmerkelijk groot aantal aan kenmerkende brandplekken gebonden soorten paddestoelen. In tabel 19.5 staan enkele voorbeelden.

Tabel 19.5: Enkele kenmerkende soorten voor brandplekken.

Wetenschappelijke naam	Fr	R. Lijst	Nederlandse naam
<i>Anthracobia melaloma</i>	MA	BE	Gewoon houtskoolbekertje
<i>Coprinellus angulatus</i>	VZ	BE	Brandplekinktzwam
<i>Faerberia carbonaria</i>	ZZ	EB	Brandplekribbelzwam
<i>Geopyxis carbonaria</i>	ZZ	EB	Gewoon brandplekkelkje
<i>Myxomphalia maura</i>	MA	BE	Splijtplaat
<i>Peziza echinospora</i>	VZ	BE	Zemelige brandplekbekerzwam
<i>Peziza subviolacea</i>	VZ	BE	Violette brandplekbekerzwam
<i>Pholiota highlandensis</i>	VA	KW	Brandplekbundelzwam
<i>Rhizina undulata</i>	MA	BE	Oliebolzwam
<i>Lyophyllum anthracophilum</i>	MA	BE	Rondsporig pekzwammetje

Knelpunten en maatregelen

Opmerkelijk genoeg staan vrijwel alle typische brandplekpaddestoelen op de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp 2008). De achteruitgang van brandplekpaddestoelen heeft zich al in de jaren '50 en '60 ingezet, en is te vinden in allerlei groepen van paddestoelen, in loof- en naaldbos en bij vroege en latere soorten. Daarom heeft dit waarschijnlijk niet te maken met veranderde omgevingsfactoren zoals vermessing (Veerkamp 1998), maar met de afname van het aantal bosbranden. Een tweede belangrijke oorzaak is te vinden in het verbod om open vuren aan te leggen, waardoor de gewoonte om restanten van takken en hout in het bos te verbranden sterk is afgenomen. Hierdoor is ook het aantal kleine brandplekken sterk afgenomen.

Het branden van natuurterrein als beheermaatregel staat de laatste tijd ter discussie (o.a. Bosschap 2012). Natuurbranden zijn weliswaar voor brandplekpaddestoelen van belang, maar hebben verder vooral negatieve effecten op de natuur, zoals vernietigde vegetatie, vogelnesten en andere fauna, nog afgezien van gevaren voor mensen en goederen. Direct na de brand is er vaak sprake van een tijdelijke versterkte groei van grassen zoals Pijpenstrootje die profiteren van de vrijgekomen mineralen (Bobbink, Haveman & Kuiters 2009). Er zijn geen kenmerkende hogere planten voor brandplekken, maar brandplekken worden vaak gekenmerkt door het massaal voorkomen van enkele mossoorten zoals Krulmos (*Funaria hygrometrica*), Purpersteeltje (*Ceratodon purpureus*) en Parapluitjesmos (*Marchantia polymorpha*). Later treedt weer herstel op van de oorspronkelijke vegetatie, o.a. in de vorm van verjonging van Struikhei en soms de kieming van Jeneverbes (zie § 7.1.2). Aan het op kleine schaal gecontroleerd en geconcentreerd verbranden van hout- en takresten, waardoor kleine maar voor paddestoelen geschikte brandplekken ontstaan, kleven veel minder nadelen.

Branden van terrein als maatregel voor vegetatiebeheer kan het beste onder de volgende voorwaarden worden toegepast (Bobbink, Haveman & Kuiters 2009):

- Niet op plekken met waardevolle flora of fauna
- Zowel vegetatie als strooisel zijn droog
- Zonnige wintermiddag
- Tegen de wind in
- Kleinschalig
- Begrazing als vervolfbeheer

Het is overigens de vraag of dergelijke beheermaatregelen voor brandplekpaddestoelen geschikte biotopen opleveren. Oppervlakkige branden en heidebranden zijn meestal niet geschikt, mogelijk omdat de temperatuur hier niet hoog genoeg wordt. Bosbranden en het verbranden van takkenhopen lijken betere omstandigheden op te leveren. Voor brandplekpaddestoelen is het gunstig om op beperkte schaal houtresten geconcentreerd te verbranden, bijvoorbeeld op plekken waar het moeilijk is om het organisch materiaal af te voeren. Door hervatting van deze praktijk worden in bossen en natuurgebieden tevens mineraalrijke plekken gecreëerd die later vaak de groeiplaats kunnen vormen van bedreigde planten (Provincie Drenthe 2010).

19.12 Schelpenpaden

Karakteristiek

Op zandgronden worden wandel- en vooral fietspaden soms verhard met schelpen of schelpengruis. Schelpenpaden hebben als belangrijkste eigenschap dat ze kalk aan de bodem toevoegen in een meestal kalkarme omgeving. Dit geldt ook voor paden die met ander kalkhoudend materiaal zijn verhard zoals gebroken puin, kalkhoudend grit, leem en dergelijke. Door het gebruik van de paden komt de kalk in de zone langs het pad terecht en raakt het vermengd met de ter plaatse aanwezige bodem en het organisch materiaal. Hiermee hebben de schelpenpaden ook invloed op de eigenschappen van het humusprofiel ter plekke. De smalle zone met kalkinvloed heeft een opvallend grote invloed op de mycoflora; met veel paddenstoelensorten van kalkhoudende of goed gebufferde bodems.



Figuur 19.7: De Melkboleet (Suillus granulatus) is een kalkminnende mycorrhizapartner van dennen en in ons land voornamelijk te vinden in de kalkrijke duinen en elders lokaal langs schelpenpaden (foto E. Arnolds).

Mycoflora

Schelpenpaden zijn voor de mycoflora vooral van betekenis als standplaats van bedreigde mycorrhiza-vormende paddenstoelen. Dit geldt in sterke mate voor schelpenpaden in naaldbossen, maar ook in loofbossen profiteren allerlei soorten van de kalk. Voorbeelden van mycorrhiza-vormende paddenstoelen die in de door kalk beïnvloede zone langs schelpenpaden in duindennenbos hun optimum vertonen zijn: Smakelijke melkzwam (*Lactarius deliciosus*), Valse melkboleet (*Suillus collinitus*), Melkboleet (*S. granulatus*), Duinbosrussula (*Russula cessans*), Bloedrode russula (*R. sanguinea*), Muisgrijze ridderzwam (*Tricholoma terreum*). Schelpenpaden met sparren leveren ook een aantal kenmerkende soorten op, zoals Peenrode melkzwam (*Lactarius deterrimus*; figuur 16.9) en Slijmige spijkerzwam (*Gomphidius glutinosus*). Paddenstoelen die relatief vaak langs schelpenpaden door loofbos worden gevonden zijn o.a. Narcisridderzwam (*Tricholoma sulphureum*; figuur 15.5), Witte kluiwzwam (*Helvella crispa*), Zwarte kluiwzwam (*H. lacunosa*) en Amandelvezelkop (*Inocybe hirtella*). Hierbij zijn diverse soorten die in de bossen zelf sterk achteruitgegaan zijn onder invloed van verzuring, vermesting en strooiselophoping. Deze soorten vinden langs schelpenpaden een refugium. Dit geldt bijvoorbeeld voor de Melkboleet (*Suillus granulatus*; figuur 19.7) bij Grove den en Slijmige spijkerzwam (*Gomphidius glutinosus*;

figuur 16.8) bij Fijnspar. Andere soorten worden zelden op andere plaatsen dan langs schelpenpaden gezien, zoals de Valse melkboleet (*Suillus collinitus*).

Waar de kalk vermengd raakt met strooisel, ontstaat een interessante enigszins "ruderaal" standplaats met mengeling van triviale en bijzondere strooiselafbrekende soorten. In een dikke humuslaag zou door de toevoeging van kalk het verzuigend effect kunnen gaan overheersen; langs schelpenpaden zien we dat evenwel niet. Sterke verzuiging treedt weer wel op als de bodem wordt geroerd, bijvoorbeeld bij aanleg van een beton-fietspad. Bijzondere strooiselafbrekende soorten langs schelpenpaden zijn o.a. de Sneeuwwitte mycena (*Hemimycena lactea*) en de Plathoedgrauwkop (*Lyophyllum cessans*). Langs oude schelpenpaden kunnen zich op pleistocene zandgronden zelfs allerlei kalkminnende paddenstoelen vestigen die oorspronkelijk voornamelijk in Zuid-Limburg en langs de grote rivieren voorkwamen, zoals de Violetstelige poederparasol (*Cystolepiota bucknallii*), Purperbruine parasolzwam (*Lepiota fuscovinacea*) en Fijnschubbige parasolzwam (*L. echinacea*). Brouwer et al. (2009) rapporteren als belangrijk neveneffect van kalkinput het immobiliseren van fosfaat door de verhoogde kalkconcentratie en nemen waar dat de bijzondere paddenstoelen vooral op strooiselarme, door kalk beïnvloede plaatsen optreden. Losse observaties (Keizer, n.p.) suggereren dat het paddenstoelrijke milieu langs schelpenpaden langzaam (na meer dan ca. 20 jaar) tot ontwikkeling komt. Langs schelpenpaden door schrale graslanden of kalkarm open duingebied zijn vaak Wasplaten (*Hygrocybe*) en Knotszwammen (*Clavulinopsis*) te vinden.

Knelpunten en maatregelen

Schelpenpaden vormen in een overigens kalkarme omgeving een kunstmatig element. Ze voegen evenwel een biologische verrijking in het landschap toe, zonder dat dat ten koste gaat van andere waarden. Het onderhoud van traditionele halfverharde fietspaden is echter relatief duur doordat ze gevoeliger zijn voor slijtage (spoorvorming) en voor stagnerend water, droogte of vorst. Dit leidt ertoe dat veel intensief gebruikte schelpenpaden vervangen worden door brede, verharde paden. Dit zal tot gevolg hebben dat de gestage aanvoer van kalk stopt en dat vaak de kalkhoudende berm verstoord wordt door graafoverlasten. Dat zal leiden tot een verarming van de mycoflora die typisch is voor schelpenpaden.

In sommige gebieden kan het behoud van de mycoflora langs schelpenpaden waarschijnlijk goed samengaan met de recreatiefunctie. Half-verharde fietspaden hebben als voordeel dat ze goed inpasbaar zijn in kleinschalige landschappen en er treedt minder boomwortelschade op dan bij asfaltverhardingen. Momenteel wordt er geëxperimenteerd met enkele nieuwe materialen die duurzamer en goedkoper zijn dan schelpengruis. Een voor paddenstoelen gunstig alternatief voor schelpen zou bijvoorbeeld fijn gemalen bouwpuin kunnen zijn. Ook dit materiaal bevat veel kalk en zou een vergelijkbaar effect kunnen geven.

19.13 Houtsnippers

Karakteristiek

Sinds enkele decennia worden in het beheer van parken, tuinen en soms ook bossen de vrijkomende takken versnipperd. De houtsnippers vinden hun weg als "verharding" van wandelpaden, als bodembedekking in tuinperken of ze gaan naar energiecentrales.

Mycoflora

Houtsnippers op paden of op hopen vormen een geschikt substraat voor een kenmerkende groep van paddenstoelen, welke soms massaal aanwezig zijn (Shaw & Kibby 2001, Bratton 2003; Keizer 2004). In de natuur is dergelijk substraat (houtbrokjes vermengd met humus) minder algemeen. Daar komen de betrokken soorten in veel lagere aantallen en meer verspreid voor. Wanneer de houtsnippers niet geregeld worden aangevuld, verdwijnen ze na enkele jaren door vertering, en daarmee verdwijnt ook de typische houtsnipper-mycoflora.

Kenmerkende soorten

De meeste soorten die op snippers voorkomen zijn algemeen. Veel op houtsnippers, maar soms ook daar buiten te vinden, zijn: Oranjerode stropharia (*Leratiomyces ceres*), Sierlijke franjehoed (*Psathyrella corrugis*), Hazenpootje (*Coprinopsis lagopus*), Blauwwordend kaalkopje (*Psilocybe cyanescens*). Sommige soorten worden buiten houtsnipperpaden of snipperhopen zelden of nooit gezien, bijvoorbeeld de Geaderde leemhoed (*Agrocybe rivulosa*), voor het eerst in 1997 in Rotterdam gevonden. Een tweede soort van houtsnippers die in Nederland nieuw voor de wetenschap is ontdekt is de Bittere franjehoed (*Psathyrella amarescens*) welke in 2002 op houtsnippers in een tuin in Beilen is ontdekt (Arnolds 2003). Verder hebben de Blauwplaatstropharia (*Stropharia rugosoannulata*), de Compostcollybia (*Gymnopus luxurians*), de Spikkelsteelveldridderzwam (*Melanoleuca verrucipes*) en de Vroege bekerzwam (*Peziza vesiculosa*) een duidelijke voorkeur voor snipperplekken. Er zijn in Nederland 48 soorten kenmerkend voor het substraat "Spaanders, hout- en schorssnippers" (Arnolds & van den Berg 2013). De meerderheid hiervan wordt gevormd door plaatjeszwammen.



Figuur 19.8: Het Gestreept nestzwammetje (Cyathus striatus) is af en toe op houtsnipperpaden te vinden (foto P.J. Keizer).

Knelpunten en maatregelen

Rondom het gebruik van houtsnippers als padverharding bestaan geen knelpunten. Houtsnipperpaddenstoelen behoren tot de weinige paddenstoelen die zich min of meer laten manipuleren door middel van de aanleg van houtsnipperhopen en -paden. In heemtuinen en parken kunnen ze daarom een nuttige educatieve functie vervullen. Wel is het altijd nodig om te controleren dat de snippers niet worden toegepast op paden waarlangs schrale bermen liggen, vanwege de verruigende invloed van de houtsnippers.