



Wasplatengraslanden in Nederland. Deel I. Ecologische en vegetatiekundige aspecten

Eef Arnolds

INLEIDING

Wasplaten zijn vrij kleine tot tamelijk grote paddenstoelen die opvallen door hun vaak levendige kleuren, hoofdzakelijk in de tinten rood, oranje en geel. Ze groeien vaak met meerdere soorten bij elkaar en in grote aantallen in schrale graslanden, die daaraan het predicaat wasplatengraslanden ontleen. Vanwege hun schoonheid, speciale standplaatsen en kwetsbaarheid voor verstoring worden wasplaten wel aangeduid als de 'orchideeën onder de paddenstoelen' (Arnolds in Kuyper 1994; Weeda et al. 1994). Ook in de gespecialiseerde en vaak gecompliceerde leefwijze lijken beide groepen op elkaar. De leefwijze van wasplaten is, ondanks intensief onderzoek, nog steeds raadselachtig.

In Nederland komen 54 soorten wasplaten voor (Tabel I), waarvan er 49 gerekend worden tot het geslacht *Hygrocybe* en vijf tot *Camarophyllopsis* (Arnolds & Van den Berg 2013). Dat laatste, weinig bekende geslacht bevat enkele kleine, grauwe gekleurde soorten met een afwijkende microscopische structuur van de hoedhuid (Arnolds in Bas 1990). Evenals de typische wasplaten hebben ze ver uiteenstaande lamellen met een wasachtige textuur, het kenmerk waaraan de wasplaten hun naam te danken hebben. Naast wasplaten zijn enkele andere groepen paddenstoelen kenmerkend voor wasplatengraslanden: van de plaatjeszwammen de barsthoeden (geslacht *Dermoloma*) en een deel van de satijnzwammen (*Entoloma*) en daarnaast veel knotszwammen (*Clavaria* en verwanten) en de meeste aardtongen (*Geoglossum* en verwanten).

Dit artikel over wasplatengraslanden is gesplitst in twee delen. In dit eerste artikel zal ik het ontstaan en de inhoud van het begrip 'wasplatengrasland' beschrijven. Ik sta stil bij hun gemeenschappelijke ecologische eigenschappen en bij de variatie in vegetatietypen binnen wasplatengraslanden. Daarbij wordt een lijst gepresenteerd van kenmerkende soorten met een indicatie voor hun frequentie in de verschillende vegetatietypen. Ook komt ter sprake welke functies wasplaten en andere kenmerkende paddenstoelen mogelijk vervullen binnen deze levensgemeenschappen. In een tweede artikel wordt het optreden van wasplaten in Nederlandse bossen behandeld en worden zeven wasplatengraslanden als voorbeelden meer in detail besproken. In dat artikel komen ook de achteruitgang, bedreiging en het beheer van deze fascinerende paddenstoelenparadijsjes aan bod.

De nomenclatuur van paddenstoelen is in overeenstemming met de nieuwe Standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen (Arnolds & Van den Berg 2013). In de tekst worden alleen de Nederlandse namen gebruikt; voor de wetenschappelijke

Tabel I. Groepen (vet gedrukt) en genera van karakteristieke paddenstoelen voor wasplaten graslanden met het aandeel in het totale aantal inlandse soorten van de groep en het genus. n Ned: Aantal soorten in Nederland naar Arnolds & Van den Berg (2013). n gras: Aantal soorten dat kenmerkend is voor wasplaten graslanden. %: Percentage van de soorten dat kenmerkend is voor wasplaten graslanden.

Genus	Geslacht/groep	n Ned	n gras	%	
	Wasplaten		54	47	87
<i>Hygrocybe</i>	Wasplaat p.p.		49	43	88
<i>Camarophyllopsis</i>	Wasplaat p.p.		5	4	80
	Barsthoeden		4	4	100
<i>Dermoloma</i>	Barsthoed		4	4	100
	Satijnzwammen		184	70	38
<i>Entolomataceae</i>	Satijnzwam		184	70	38
	Knotszwammen		32	20	63
<i>Clavariaceae</i>	Knotszwam p.p.		17	9	53
<i>Clavaria</i>	Koraalzwam p.p.		10	7	70
<i>Clavulinopsis</i>	Koraaltje		5	4	80
	Aardtongen		15	11	73
<i>Geoglossaceae</i>	Aardtong p.p.		8	6	63
<i>Geoglossum</i>	Aardtong p.p.		3	2	67
<i>Microglossum</i>	Aardtong p.p.		1	1	100
<i>Thuemenidium</i>	Aardtong p.p.		3	2	67
<i>Trichoglossum</i>					
Totaal			289	152	53

Hygrocybe punicea



lijke namen wordt verwezen naar Tabel II. De naamgeving van vaatplanten volgt *Heukels' Flora van Nederland* (Van der Meijden 2005), van vegetatietypen *De vegetatie van Nederland* (Schaminée et al. 1996, 1998).

VAN HYGROPHORUSWEIDE NAAR WASPLATENGRASLAND

Het is al vroeg aan Nederlandse veldmycologen opgevallen dat wasplaten vaak geconcentreerd voorkomen in bepaalde graslanden, terwijl ze elders in grote gebieden ontbreken. Deze vaak kleine gebieden werden in mycologische kringen lange tijd aangeduid als 'Hygrophorusweiden'. Deze term is volgens Schweers (1949) afkomstig van P. Meulemeester naar aanleiding van een excursie van de Nederlandse Mycologische Vereniging in 1915, toen bij Zelhem een weide werd ontdekt waar veel wasplaten bij elkaar groeiden. Schweers noemde de Hygrophorusweide een 'associatie'. Deze term moet hier niet in een strikt vegetatiekundige zin worden opgevat, maar duidt op het opvallende gemeenschappelijk voorkomen van diverse wasplaten. In zijn artikel vermeldt hij ook Hygrophorusweiden van de Weusthag bij Hengelo (Ov) en van Hatert. Ik heb in de jaren zeventig getracht om de drie genoemde terreinen te traceren, maar kon er geen spoor van terug vinden. Het Weusthag is tegenwoordig een nieuwbouwwijk van Hengelo.

Schweers karakteriseerde Hygrophorusweiden als volgt: 'Het zijn lage, venige, natte, zure weiden met hoge grondwaterstand, omzoomd door populieren en

Hygrocybe pratensis





Wasplatengrasland



wilgen, waar een welige grasgroei belemmerd wordt door een rijke mossengroei'. Hij vermeldt dat behalve wasplaten ook enige aardtongen (*Geoglossum* spp.) en melkzwammen (*Lactarius* spp.) kenmerkend zijn voor deze graslanden. Als reactie op het artikel van Schweers publiceerde C. Andreas uit Haren een beknopte beschrijving van drie *Hygrophorus*-weitjes in hortus De Wolf in Haren, onderdeel van de Rijksuniversiteit Groningen (Andreas 1950). Een van de terreinen is een 'vrij mosrijke grashelling, afdalend naar ondiepe kommen met *Calluna*, *Erica* en *Vaccinium*...'. Daarvan noemt hij de Zwartwordende wasplaat, Slijmwasplaat, Gewoon vuurzwammetje, Papegaaizwammetje, Gewoon sneeuwzwammetje en Apothekerswasplaat. Een ander terrein is 'de zgn. Orchideeënweide, een arm en vrij vochtig grasland met plaatselijk krachtige groei van mossen', met als wasplaten Zwartwordende wasplaat, Gewoon vuurzwammetje, Papegaaizwammetje, Gewoon sneeuwzwammetje en Geurende wasplaat. Interessant is dat Andreas ook de Sterspoorsatijnzwam (*Entoloma conferendum*) en de Gele knotzwam (*Clavulinopsis helveola*) vermeldt als mogelijke kenmerkende soorten voor *Hygrophorus*-weitjes, naast de aardtongen die door Schweers ook al waren opgemerkt. Uit de omschrijvingen van de terreinen en de gevonden terreinen kunnen we afleiden dat het bij de observaties van deze auteurs ging om vochtige heischrale graslanden, wellicht ook met elementen van blauwgrasland.

Het eerste uitgebreide onderzoek naar de standplaatsen van wasplaten werd begin jaren zeventig verricht in het kader van een doctoraalonderwerp, waarbij

Camarophyllopsis foetens



162 vegetatieopnamen werden gemaakt in de nabijheid van vruchtlichamen van verschillende soorten wasplaten (Arnolds 1974b). Deze studie bevestigde het door Andreas en Schweers geschetste beeld dat wasplaten slechts zeer lokaal in graslanden voorkomen en dan vaak met meerdere soorten bijeen. Het bleek echter ook dat hun omschrijving slechts betrekking had op een klein deel van de groeiplaatsen van wasplaten. Ze zijn niet alleen te vinden in de door hen genoemde zure, vochtige graslanden, maar ze zijn vaak nog rijker geschakeerd in andere halfnatuurlijke graslanden, zoals droge duingraslanden, zowel op kalkrijke als kalkarme grond, kronkelwaarden langs rivieren en basische kalkgraslanden op Limburgs krijt. Wasplaten zijn bovendien te vinden in glanshavergemeenschappen op rivierdijken en in niet te voedselrijke boerenweilanden. Uit deze opsomming blijkt al dat deze paddenstoelen niet beperkt zijn tot weilanden, maar ook voorkomen in hooilanden en zelfs in schrale gazons op landgoederen en begraafplaatsen. Mede om die redenen is de bastaardterm 'Hygrophorusweide' vervangen door 'wasplatengrasland' (Arnolds 1980). Als praktisch criterium wordt gehanteerd dat er sprake is van een wasplatengrasland indien er tenminste vijf soorten wasplaten aanwezig zijn (Arnolds in Bas et al. 1988). Uit de verspreidingsgegevens in de database van de Nederlandse Mycologische Vereniging kan de exacte ligging en omgrenzing van wasplatengraslanden niet direct worden afgeleid omdat vrijwel alle veldwarnemingen op basis van kilometerhokken zijn ingevoerd (Nederlandse Mycologische Vereniging 2014). In totaal zijn in Nederland 178 kilometerhokken bekend die in de periode 1990-2010 aan dat criterium voldoen, ongeveer 0,4%

Entoloma chalybaeum



van het totale aantal hokken. Dat wijst er al wel op dat wasplatengraslanden een schaars artikel vormen.

NIET ALLEEN WASPLATEN

Ondanks hun opvallende uiterlijk zijn lang niet alle soorten wasplaten gemakkelijk te onderscheiden. Voor de determinatie van sommige soorten is onderzoek van microscopische kenmerken noodzakelijk. Bovendien is er in de loop der jaren veel veranderd aan de taxonomische afgrenzing van soorten. Daardoor zijn in Nederland waarnemingen van een aantal soorten pas betrouwbaar sinds 1974, toen er een uitvoerige, moderne bewerking van *Hygrocybe* voor ons land verscheen (Arnolds 1974a; Arnolds in Bas et al. 1990). Een recente monografie voor Noordwest-Europa met goede foto's is gepubliceerd door Boertmann (2010). Op grond van een moleculaire studie is *Hygrocybe* recent gesplitst in een aantal monofyletische genera, waarvan er zeven in ons land vertegenwoordigd zijn (Lodge et al. 2013). Deze veranderingen zijn hier nog niet doorgevoerd.

De pioniers Schweers en Andreas vermeldden al een paar paddenstoelen die ze vaak samen met wasplaten in dezelfde graslandjes aantreffen en daarvoor mogelijk karakteristiek zouden zijn. De door hen genoemde Gele knotszwam, Sterspoorsatijnzwam en enkele aardtongen blijken bij uitgebreider onderzoek inderdaad hun optimum in wasplatengraslanden te hebben. Deze soorten vormen

Dermoloma josserandii var. *phaeopodium*



feitelijk het topje van een ijsberg, want er zijn veel meer soorten knotszwammen, satijnzwammen en aardtongen die in meerdere of mindere mate karakteristiek zijn voor wasplatengraslanden. Daarbij geldt als maatstaf dat tenminste de helft van de Nederlandse vindplaatsen in zulke graslanden gelegen is. Voor veel soorten komt dit percentage overigens boven de 90%. In totaal gaat het om 152 soorten paddenstoelen, waarbij de grootste groep niet wordt gevormd door wasplaten, maar door satijnzwammen (*Entoloma*) met 70 soorten, 46% van het totaal. Wasplaten (*Hygrocybe* en *Camarophyllopsis*) komen met 47 soorten (31%) pas op de tweede plaats (Tabel I). Het aandeel van knotszwammen en aardtongen is met respectievelijk 20 soorten (13%) en 11 soorten (7%) een stuk lager. Ten slotte zijn de barsthoeden (*Dermoloma*) met vier soorten (3%) vertegenwoordigd. Het is opmerkelijk dat de kenmerkende soorten afkomstig zijn uit een klein aantal genera, waarbij steeds een groot deel van de soorten deze habitat preferereert. Alleen bij de omvangrijke en ecologisch heterogene groep van de satijnzwammen is een minderheid van de soorten kenmerkend voor wasplatengraslanden. De betreffende genera behoren tot zeer verschillende taxonomische groepen.

Over de verspreiding en standplaatsen van satijnzwammen, knotszwammen en aardtongen is minder bekend dan over wasplaten, niet alleen omdat ze minder opvallend zijn, maar ook omdat de literatuur minder toegankelijk is, het identificeren van de soorten in veel gevallen lastiger en het gebruik van een microscoop vaak is vereist. De taxonomie van graslandbewonende satijnzwammen is pas sinds de

Clavaria straminea







jaren tachtig goed uitgezocht (Arnolds & Noordeloos 1981; Noordeloos 1992) en er worden nog vrijwel jaarlijks nieuwe soorten uit Europa beschreven (Noordeloos 2004). Voor een recente bewerking van knotszwammen kan worden verwezen naar *Funga Nordica* (Knudsen & Vesterholt 2012), voor een revisie van Nederlandse aardtongen naar Roobeek (2009). Vooral binnen deze groepen kunnen nog verschuivingen worden verwacht ten aanzien van de hier aangegeven ecologische preferenties. De melkzwammen die door Schweers (1949) in wasplaten graslanden werden gesignaleerd, zijn daarentegen geenszins karakteristiek voor deze terreinen. Het zijn zelfs geen graslandpaddenstoelen, maar ze vormen obligaat ectomycorrhiza met bomen die in dit geval toevallig rondom de bezochte graslandjes groeiden.

WAARVAN LEVEN WASPLATEN?

De vergankelijke, kleurrijke vruchtlichamen van wasplaten zijn opvallend genoeg, maar zoals van alle paddenstoelen zijn het slechts de voortplantingsstructuren van fungi. Het belangrijkste, functionele gedeelte is in de vorm van een overblijvend mycelium in de bodem aanwezig. Aan de voet van vruchtlichamen van wasplaten en andere graslandpaddenstoelen zijn vaak enkele witte hyfen van het mycelium zichtbaar, maar het verdere verloop hiervan is in het veld niet te volgen. Het is daardoor niet mogelijk om op de natuurlijke standplaatsen na te gaan of ze eventueel in verbinding staan met wortels van planten of bepaalde bodemcomponenten. De meeste auteurs nemen van oudsher aan dat het wasplaten saprotroof leven, dat wil zeggen dat ze dood organisch materiaal in de bodem afbreken. Specialisatie op oude humusfracties zou kunnen verklaren waarom wasplaten alleen in oudere graslanden groeien en moeilijk in cultuur te brengen zijn (Arnolds in Kuyper 1994). Anderen beschouwen wasplaten als mogelijke mycorrhizavormers (Homola et al. 1985; Kreisel 1987). Homola et al. geven in Noord-Amerika voor soorten als de Scharlaken wasplaat, Gele wasplaat en Papegaaizwammetje een ectomycorrhiza-relatie aan met onder andere de Amerikaanse Beuk, een bewering waarvan veel West-Europese mycologen verbaasd zullen opkijken. Ook in Nederlandse bossen worden echter soms diverse wasplaten aangetroffen. Dit fenomeen komt in het tweede artikel aan de orde. Ook een uitwisseling van nutriënten met mossen is als mogelijke levenswijze geopperd (Griffith et al. 2002).

Er is in het buitenland de laatste tijd veel onderzoek met nieuwe technieken gedaan naar de leefwijze van graslandbewonende wasplaten, maar de uitkomsten daarvan zijn niet eenduidig. In dit artikel kunnen we slechts beknopt op dit onderwerp ingaan, maar binnenkort wordt hierover een overzichtsartikel gepubliceerd door Kuyper (in prep.). Een groot probleem bij experimenteel onderzoek aan wasplaten is dat niemand er tot nu toe in geslaagd is om deze fungi onder gecontroleerde omstandigheden in cultuur te brengen en dat het zelfs nauwelijks lukt om sporen te laten kiemen (Griffith et al. 2002). Een van de methodes om aanwijzingen te krijgen voor de leefwijze van paddenstoelen is de analyse van stabiele isotopen van koolstof en stikstof in vruchtlichamen van paddenstoelen (Hobbie et al. 2001). Ectomycorrhizapaddenstoelen en strooiselafbrekers blijken te verschillen in de ge-

haltes van deze isotopen. De analyse van koolstof- en stikstofisotopen in grasland bewonende paddenstoelen geeft aanwijzingen voor een biotrofe leefwijze (Griffith et al. 2002; Seitzman et al. 2011) en dit lijkt te worden bevestigd door de ontdekking dat dna van sommige wasplaten aanwezig is in levende delen, waaronder wortels en zaden, van Smalle weegbree (Tello et al. 2013). Andere onderzoekers vonden bij zes soorten wasplaten verbindingen tussen hyfen aan de steelbasis van vruchtlichamen en plantenwortels, waarbij de hyfen de wortels ook binnendringen (Halbwachs et al. 2013).

Een biotrofe levenswijze zou een goede verklaring zijn voor het mislukken van kweekproeven in het laboratorium. Tegelijkertijd doemen er vragen op, vooral over de aard van de samenleving tussen planten en wasplaten. Een parasitaire leefwijze is onwaarschijnlijk omdat aan de planten geen nadelige effecten zichtbaar zijn, hetgeen bij parasitaire schimmels met zulke grote aantallen omvangrijke vruchtlichamen moeilijk voorstelbaar is. Het lijkt daarom waarschijnlijker dat het gaat om een nog onbekende mutualistische relatie. Daarbij ligt een vorm van mycorrhiza het meest voor de hand, maar tijdens het omvangrijke microscopische onderzoek van (arbusculaire) mycorrhiza's aan wortels van kruidachtige planten zijn daarvoor nooit aanwijzingen gevonden.

Een biotrofe leefwijze met kruidachtige planten is moeilijk te verenigen met andere gegevens over de ecologie van wasplaten. Een associatie met een triviale kruidachtige plant als Smalle weegbree verklaart niet waarom wasplaten speciaal in oude graslanden groeien. Bovendien komen het Sneeuwzwammetje en veel andere soorten plaatselijk in loofbossen voor, waar graslandplanten geheel ontbreken. Ze groeien daar bovendien vaak op onbegroeide, lemige bodems met een karige kruiden- en mossenvegetatie. In dit verband is ook een in Wales uitgevoerd experiment met herbiciden in wasplatengraslanden relevant (Griffith et al. 2014). Het gebruik van niet specifieke herbiciden (glyfosaat; Roundup) leidde tot een onmiddellijke en jarenlange achteruitgang van vruchtlichamen van wasplaten. Een middel dat specifiek grasachtige planten doodt, had eveneens een negatief effect, terwijl een middel dat alleen kruidachtige planten doodt geen effect had. Ook een middel dat mossen doodt (FeSO_4) had geen effect. Dit resultaat is niet te rijmen met het eerder genoemde onderzoek waarin een biotrofe relatie tussen wasplaten en kruiden als Smalle weegbree is aangetoond en ook niet met de hypothese omtrent een symbiose met mossen.

Wat hier over wasplaten is geschreven, geldt vermoedelijk ook voor andere graslandpaddenstoelen met een vergelijkbare ecologie, als is hiernaar veel minder onderzoek gedaan. Ook graslandbewonende satijnzwammen, knotszwammen en aardtongen zijn niet of nauwelijks in reïncultuur te kweken. De Zweedse mycoloog Nitare (pers. meded.) vond al in de jaren tachtig hyfen van aardtongen in levende plantenwortels in graslanden, hetgeen eveneens wijst op een biotrofe relatie. We moeten al met al concluderen dat de leefwijze van kenmerkende paddenstoelen voor wasplatengraslanden nog steeds een groot raadsel is.

GEMEENSCHAPPELIJKE KENMERKEN VAN WASPLATENGRASLANDEN

Hierboven is al opgemerkt dat wasplatengraslanden tot uiteenlopende plantengemeenschappen behoren. Ook Halbwachs et al. (2013b) wijzen op de grote diversiteit aan habitats waarin wasplaten worden aangetroffen. Merkwaaardigerwijs zijn deze paddenstoelen binnen ieder habitat juist weer zeer selectief. In de volgende sectie zullen we op deze variatie ingaan. Hier leggen we juist de nadruk op de gemeenschappelijke kenmerken van wasplatengraslanden. Dat is ook in de praktijk van belang, want paddenstoelen fructificeren slechts een beperkt deel van het jaar en er zijn jaren dat ze door ongunstige weersomstandigheden nauwelijks vruchtlichamen vormen. Het is voor paddenstoelenliefhebbers en natuurbeheerders van belang om aan de hand van kenmerken van vegetatie en standplaats potentieel interessante terreinen voor wasplaten te kunnen herkennen. Dat moet wel altijd later door veldonderzoek in een geschikt seizoen worden bevestigd. Bovendien bieden deze kenmerken een aanknopingspunt voor een verantwoord beheer van deze terreinen, waarop in het tweede artikel nader wordt ingegaan. Uiteraard vormen de hieronder genoemde eigenschappen slechts indicaties voor wasplatenterreinen. Ze hoeven niet allemaal tegelijk in een bepaald terrein op te treden en er bestaan uitzonderingen op de regels.

Ongestoord graslandgebruik

Soortenrijke wasplatengraslanden zijn al geruime tijd (meestal tientallen jaren tot eeuwen) als permanent grasland in gebruik en gedurende die periode niet, of hooguit zwak bemest. Bodembewerking, zoals het scheuren van grasland of tijdelijk gebruik als akker, heeft recent niet plaatsgevonden. De Engelsen kennen voor dergelijke terreinen de term 'unimproved grasslands', in het Nederlands wellicht te vertalen als 'ongestoorde graslanden'. De ouderdom van een grasland is in het veld doorgaans niet direct vast te stellen en moet worden afgeleid uit kaarten, archieven en mededelingen van (vroegere) gebruikers. Toch noem ik deze eigenschap als eerste omdat alles erop wijst dat de soortenrijkdom van wasplatengraslanden op de eerste plaats door de duur van ongestoord graslandgebruik wordt bepaald. Een vuistregel is dat met toenemende ouderdom het aantal soorten toeneemt. Daarbij verdwijnen vroeg gevestigde soorten niet of nauwelijks, maar er komen er alleen maar bij, die kennelijk meer specifieke eisen aan hun milieu stellen. Sommige kenmerkende paddenstoelen verschijnen al binnen tien jaar in nieuwe habitats, bijvoorbeeld in natuurontwikkelingsgebieden, of bij verschraling vanuit een niet te voedselrijke situatie, zoals de Zwartwordende wasplaat en in mindere mate het Gewoon sneeuwzwammetje (Bruun & Ejrnaes 1993). Ze zijn de pioniers onder de wasplaten. Andere soorten groeien alleen in graslanden van minstens een halve eeuw oud, bijvoorbeeld de Granaatbloemwasplaat (Boertmann 2010). Voor de karakteristieke soorten in Tabel II is dat globaal aangegeven door drie klassen te onderscheiden: soorten die in een geschikte habitat binnen 15 jaar kunnen optreden; soorten die tussen de 15 en 50 jaar nodig hebben en soorten die in nog oudere habitats optreden. We zouden bij de laatste groep kunnen spreken over 'oud-graslandsoorten', parallel aan de 'oud-bossoorten' onder de vaatplanten.

Reliëf

Wasplatengraslanden liggen vaak in gebieden met enig reliëf, bodemkundige

gradiënten en een ongestoorde geomorfologie, bijvoorbeeld in de duinen, op rivierduintjes en in kronkelwaarden langs rivieren en beken, en op krijthellingen. Waardevolle wasplaten graslanden komen echter ook voor op kunstmatige hellingen, bijvoorbeeld op oude dijken, in wegbermen en op taluds langs kanalen.

Bodem

De bodem kan sterk variëren, van zware rivier- en zeekei en kalkverweringsgronden tot keileem, zand of veen, van tamelijk zuur tot basisch en van vochtig tot droog. Zeer zure en permanent natte bodems worden gemeden en langdurige inundaties (weken tot maanden) zijn ongunstig (Ozinga et al. 2013; Bremer 2014). De hoeveelheid beschikbare nitraat en fosfaat is in wasplaten graslanden altijd zeer laag (Erjnaes & Bruun 1995). Het toepassen van kunstmest en organische mest leidt onmiddellijk tot het verdwijnen van alle kenmerkende soorten van wasplaten graslanden (Griffith et al. 2002), zoals ook bleek bij een ongewild veldexperiment in Drenthe na het toepassen van drijfmest in een voedselarme schapenwei (Arnolds 1989).

Productie van vegetatie

In verband met de voedselarme bodems is de productie van de vegetatie laag, minder dan 3,5 ton/ha/jaar (Krieglsteiner 2003).

Vegetatiestructuur en samenstelling

De structuur van de vegetatie is meestal fijnkorrelig en matig tot zeer rijk aan soorten. Doorgaans zijn smalbladige grassen dominant, zoals *Festuca filiformis*, *F. rubra*, *Anthoxanthum odoratum* en *Agrostis capillaris*, vaak in gezelschap van laag blijvende kruidachtige planten, zoals *Hieracium pilosella*, *Campanula rotundifolia* en *Polygala vulgaris*. Meestal is de moslaag goed ontwikkeld met een bedekking hoger dan 25%, maar er zijn ook rijke wasplaten terreinen waar een moslaag vrijwel ontbreekt. Öster (2008) heeft aangetoond dat er geen significante correlatie bestaat tussen de diversiteit van vaatplanten en die van wasplaten. Ook is er geen enkel verband tussen het optreden van zeldzame graslandpaddenstoelen en

Tabel II. De presentie van wasplaten in verschillende vegetatiekundige verbonden in Nederland (Schaminée et al. 1995, 1996; Stortelder et al. 1999).

Wetenschappelijke en Nederlandse naam naar Arnolds & Van den Berg (2013).

- **n atlasblokken:** het aantal atlasblokken waarin de soort sinds 1990 is aangetroffen (naar Nederlandse Mycologische Vereniging 2014)
 - **Leeftijd habitat:** jong: minder dan 15 jaar onbewerkt en onbemest; middel: 15-50 jaar onbewerkt en onbemest; oud: meer dan 50 jaar onbewerkt en onbemest.
 - **Rode Lijst:** **BE:** Bedreigd, **EB:** Ernstig bedreigd, **GE-T:** Gevoelig (trend), **GE-T:** Gevoelig (zeldzaam), **KW:** Kwetsbaar, **NB:** Niet beschouwd (pas recent in Nederland waargenomen), **OG:** Onvoldoende gegevens (waarnemingen deels onbetrouwbaar), **TNB:** Thans niet bedreigd.
 - **+** zelden in wasplaten terreinen van dat type (presentie <10%),
 - **++** regelmatig in wasplaten terreinen van dat type (presentie 10-50%),
 - **+++** vaak in wasplaten terreinen van dat type (presentie > 50%).
-

Verbond (wetenschappelijk)				Caricion nigrae	Nardo- Galion saxatilis
Verbond (Nederlands)				Verb. Zwarte zegge	Hei- schrail grasland
Vochtigheid				nat	vochtig-droog
Zuurgraad				zuur- matig zuur	zuur- matig zuur
Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	n atlas- blokken	leeftijd habitat	Rode Lijst	
1 Soorten met een wijde ecologische range					
<i>Hygrocybe conica</i>	Zwartwordende wasplaat	7	jong	TNB	x xx
<i>Hygrocybe virginea</i> var. <i>virginea</i>	Gewoon sneeuwzwammetje	7	middel	GE-T	xx
<i>Hygrocybe psittacina</i>	Papegaaiwammetje	7	middel	GE-T	x
<i>Clavulinopsis helvola</i>	Gele knotszwam	7	middel	GE-T	x
<i>Hygrocybe ceracea</i>	Elfenwasplaat	6	middel	GE-T	x
<i>Hygrocybe pratensis</i> var. <i>pratensis</i>	Gewone weidewasplaat	6	middel	KW	x
<i>Clavaria falcata</i>	Spitse knotszwam	6	jong	TNB	
<i>Clavulinopsis corniculata</i>	Sikkelkoraalzwam	6	middel	KW	x
<i>Clavulinopsis laeticolor</i>	Fraaie knotszwam	6	middel	KW	
<i>Hygrocybe insipida</i>	Kabouterwasplaat	5	jong	KW	
<i>Hygrocybe coccinea</i>	Scharlaken wasplaat	5	oud	BE	x
<i>Entoloma caesiocinctum</i>	Bruine zwartsneesatijnzwam	5	middel	KW	x
<i>Entoloma chalybaeum</i>	Blauwplaatstaalsteeltje	5	middel	EB	x
<i>Entoloma longistriatum</i>	Vaalgeel staalsteeltje	5	middel	BE	x
<i>Entoloma papillatum</i>	Tepelsatijnzwam	5	middel	KW	x
<i>Hygrocybe irrigata</i>	Grauwe wasplaat	4	middel	KW	x
<i>Entoloma infula</i>	Helmsatijnzwam	4	middel	BE	x
<i>Clavaria greletii</i>	Donkere knotszwam	3	?	EB	x
<i>Entoloma cryptocystidiatum</i>	Fijngestreepte satijnzwam	3	jong	GE-Z	
<i>Entoloma griseocyaneum</i>	Grijsblauwe satijnzwam	3	oud	KW	xx
<i>Entoloma huysmanii</i>	Tweesporig staalsteeltje	3	middel	GE-Z	
<i>Entoloma jubatum</i>	Fijnschubbige satijnzwam	3	oud	EB	x
<i>Entoloma lividocyanulum</i>	Bleek staalsteeltje	3	middel	GE-Z	x
<i>Entoloma occultipigmentatum</i>	Onaanzienlijke satijnzwam	3	?	OG	
<i>Entoloma querquedula</i>	Olijfgroene zwartsneesatijnzwam	3	middel	GE-Z	x
<i>Entoloma rhombisporum</i>	Kubusspoorsatijnzwam	3	?	KW	x
<i>Entoloma xanthochroum</i>	Geelplaatstaalsteeltje	3	oud	GE-Z	x
<i>Entoloma velenovskyi</i>	Klokhoedsatijnzwam	3	?	GE-Z	x
<i>Entoloma asprellum</i>	Schubbig staalsteeltje	2	oud	GE-Z	x
<i>Entoloma atrocoeruleum</i>	Zwartblauwe satijnzwam	2	oud	GE-Z	x
2 Soorten met een voorkeur voor het Verbond van Zwarte Zegge					
<i>Hygrocybe coccineocrenata</i>	Veenmosvuurzwammetje	5	jong	KW	xx
<i>Hygrocybe helobia</i>	Broos vuurzwammetje	5	middel	BE	xx
<i>Hygrocybe substrangulata</i>	Glad vuurzwammetje	2	?	GE-Z	x
3 Soorten met een voorkeur voor het Verbond van heischrale graslanden					
<i>Hygrocybe miniata</i>	Gewoon vuurzwammetje	7	jong	TNB	xxx
<i>Entoloma conferendum</i>	Sterspoorsatijnzwam	7	jong	GE-T	xx xxx
<i>Clavulinopsis luteoalba</i>	Verblekende knotszwam	6	middel	KW	xxx
<i>Hygrocybe cantharellus</i>	Trechterwasplaat	5	middel	TNB	xx
<i>Hygrocybe laeta</i>	Slijmwasplaat	5	middel	KW	xxx
<i>Hygrocybe vitellina</i>	Verblekende wasplaat	4	middel	KW	xx
<i>Entoloma hispidulum</i>	Vezelkopsatijnzwam	4	jong	BE	xx
<i>Entoloma vinaceum</i>	Okervoetsatijnzwam	4	middel	BE	xx
<i>Entoloma xanthocaulon</i>	Geelsteelsatijnzwam	4	middel	KW	xx
<i>Hygrocybe lacmus</i>	Violetgrijze wasplaat	3	middel	BE	xx
<i>Hygrocybe nitrata</i>	Apothekerswasplaat	3	oud	EB	x
<i>Entoloma acidophilum</i>	Streepsteelheidesatijnzwam	3	middel	EB	xx
<i>Entoloma argenteostriatum</i>	Zilverige heidesatijnzwam	3	jong	GE-Z	x
<i>Entoloma defibulatum</i>	Rondsporige heidesatijnzwam	3	middel	GE-Z	xx
<i>Entoloma farinogustus</i>	Ranzige dennensatijnzwam	3	?	BE	xx

Verbond (wetenschappelijk)				Caricion nigrae	Nardo- Galion saxatilis
<i>Entoloma formosum</i>	Gele satijnzwam	3	middel	GE-Z	xx
<i>Entoloma inutile</i>	Donkere kegelsatijnzwam	3	?	BE	xx
<i>Entoloma cuniculorum</i>	Konijnenholsatijnzwam	2	?	GE-Z	x
<i>Entoloma triste</i>	Sombere satijnzwam	2	?	GE-Z	x
<i>Hygrocybe aurantia</i>	Dwergwasplaat	1	middel	NB	x
<i>Entoloma fuscotomentosum</i>	Vlokkige trechtersatijnzwam	1	?	EB	x
4 Soorten met een voorkeur voor het Verbond van Gewoon Struisgras					
<i>Entoloma sericellum</i>	Sneeuwvloksatijnzwam	6	jong	KW	x
<i>Entoloma serrulatum</i>	Zwartsneesatijnzwam	6	middel	KW	x
<i>Geoglossum umbratile</i>	Slanke aardtong	6	middel	KW	
<i>Geoglossum glutinosum</i>	Kleverige aardtong	6	middel	TNB	x
<i>Ramariopsis tenuiramosa</i>	Bezengkoraaltje	5	middel	BE	x
<i>Trichoglossum hirsutum</i>	Ruige aardtong	5	middel	KW	x
<i>Clavaria straminea</i>	Strogele knotszwam	3	jong	BE	x
<i>Hygrocybe constrictospora</i>	Vermiljoenwasplaat	3	middel	OG	
5 Soorten met een voorkeur voor het Verbond van kalkrijke duingraslanden					
<i>Hygrocybe acutoconica</i>	Puntmutswasplaat	6	jong	KW	
<i>Entoloma undatum</i>	Geribbelde satijnzwam	6	jong	KW	
<i>Hygrocybe russocoriacea</i>	Geurende wasplaat	5	middel	BE	
<i>Geoglossum cookeanum</i>	Brede aardtong	5	middel	KW	
<i>Geoglossum fallax</i>	Fienschubbige aardtong	5	middel	TNB	
<i>Hygrocybe virginea</i> var. <i>ochraceopallida</i>	Smoezelig sneeuwzwammetje	4	middel	GE-T	
<i>Hygrocybe virginea</i> var. <i>fuscescens</i>	Gevlekt sneeuwzwammetje	4	middel	GE-T	
<i>Dermoloma cuneifolium</i>	Grauwe barsthoed	4	oud	BE	
<i>Entoloma mougeotii</i>	Lilagrijze satijnzwam	4	middel	KW	x
<i>Entoloma pseudoturci</i>	Grauwbruin staalsteeltje	4	middel	KW	
<i>Entoloma sodale</i>	Bleekbruin staalsteeltje	4	middel	BE	x
<i>Hygrocybe marchii</i>	Beemdwasplaat	3	middel	EB	
<i>Entoloma corvinum</i>	Blauwzwarte satijnzwam	3	middel	KW	
<i>Entoloma kueherianum</i>	Stopversatijnzwam	3	?	KW	
<i>Entoloma lucidum</i>	Zijdeglanssatijnzwam	2	?	BE	
<i>Geoglossum difforme</i>	Veelseptige aardtong	2	middel	BE	
<i>Thuemenidium atropurpureum</i>	Purperbruine aardtong	2	oud	EB	
<i>Microglossum olivaceum</i>	Olijfgroene aardtong	1	oud	GE-Z	
<i>Trichoglossum walteri</i>	Borstelige aardtong	1	middel	NB	
6 Soorten met een voorkeur voor graslanden op zwak zure tot basische grond					
<i>Clavaria fragilis</i>	Wormvormige knotszwam	6	middel	KW	
<i>Hygrocybe chlorophana</i>	Gele wasplaat	5	oud	KW	
<i>Entoloma polioopus</i>	Somber staalsteeltje	4	middel	KW	
<i>Hygrocybe glutinipes</i>	Hooilandwasplaat	4	middel	KW	
<i>Camarophyllopsis foetens</i>	Stinkende wasplaat	4	middel	BE	
<i>Ramariopsis crocea</i>	Oranjegeel koraaltje	4	middel	KW	
<i>Ramariopsis kunzei</i>	Ivoorkoraaltje	4	middel	BE	
<i>Hygrocybe punicea</i>	Granaatbloemwasplaat	3	oud	EB	
<i>Clavaria incarnata</i>	Zonnegloedknotzwam	3	oud	BE	
<i>Clavulinopsis subtilis</i>	Bleke sikkelkoraalzwam	3	jong	GE-Z	
<i>Dermoloma pseudocuneifolium</i>	Kleine barsthoed	3	middel	BE	
<i>Entoloma olorinum</i>	Gestreepte sneeuwvloksatijnzwam	3	?	BE	
<i>Hygrocybe reidii</i>	Honingwasplaat	3	oud	KW	
<i>Entoloma cocles</i>	Genavelde cystidesatijnzwam	2	oud	GE-Z	
<i>Entoloma porphyrobrillium</i>	Gesnavelde porfiersatijnzwam	2	?	GE-Z	
<i>Entoloma resutum</i>	Grauwsteelsatijnzwam	2	?	KW	
<i>Entoloma sacchariolens</i>	Karamelsatijnzwam	2	?	BE	
<i>Hygrocybe aurantiosplendens</i>	Prachtwasplaat	2	oud	GE-Z	
<i>Hygrocybe perplexa</i>	Bruinrode wasplaat	2	oud	BE	
<i>Dermoloma magicum</i>	Verkleurende barsthoed	1	oud	GE-Z	
<i>Entoloma roseum</i>	Roze satijnzwam	1	oud	EB	
<i>Hygrocybe intermedia</i>	Vezelige wasplaat	1	oud	KW	
<i>Hygrocybe splendidisima</i>	Klaprooswasplaat	1	oud	NB	
<i>Clavulinopsis umbrinella</i>	Grauwe sikkelkoraalzwam	1	oud	GE-Z	
7 Soorten met een voorkeur voor het Verbond van blauwgraslanden					
<i>Hygrocybe ortoniana</i>	Kleverige wasplaat	4	middel	KW	
<i>Entoloma pseudocoelestinum</i>	Blauwbruin staalsteeltje	4	middel	KW	x
<i>Entoloma porphyrophaeum</i>	Porfiersatijnzwam	3	oud	BE	

8 Soorten met een voorkeur voor het Kamgras-verbond

<i>Entoloma costatum</i>	Grote trechtersatijnzwam	3	middel	BE	
<i>Entoloma neglectum</i>	Bleekgele satijnzwam	3	jong	KW	
<i>Entoloma sericeoides</i>	Bruine trechtersatijnzwam	3	jong	EB	
<i>Entoloma ventricosum</i>	Breedplaatsatijnzwam	3	jong	GE-Z	

9 Soorten met een voorkeur voor het Glanshaver-verbond

<i>Clavaria daulnoyi</i>	Grijze knotszwam	5	jong	TNB	
<i>Hygrocybe fornicata</i>	Ridderwasplaat	4	middel	BE	
<i>Hygrocybe obrussea</i>	Wantsenwasplaat	4	middel	BE	
<i>Hygrocybe subglobispora</i>	Spitse wasplaat	3	middel	EB	
<i>Dermoloma josserandii</i>	Variabele barsthoed	3	middel	BE	

10 Soorten met een voorkeur voor het Duinsterretjes-verbond

<i>Hygrocybe conicoides</i>	Duinwasplaat	4	jong	TNB	
-----------------------------	--------------	---	------	-----	--

11 Soorten met een voorkeur voor het Verbond van kalkgraslanden

<i>Hygrocybe colemanniana</i>	Bruine wasplaat	4	middel	KW	
<i>Entoloma incanum</i>	Groensteelsatijnzwam	4	middel	BE	
<i>Hygrocybe mucronella</i>	Bittere wasplaat	3	middel	BE	
<i>Camarophylloopsis hymenocephala</i>	Donkere wasplaat	3	middel	BE	
<i>Hygrocybe pratensis</i> var. <i>pallida</i>	Bleke weidewasplaat	3	middel	KW	
<i>Hygrocybe flavipes</i>	Geelvoetwasplaat	3	oud	EB	
<i>Hygrocybe calciphila</i>	Kalkvuurzwammetje	3	middel	EB	
<i>Entoloma ameides</i>	Zoetgeurende satijnzwam	3	oud	BE	
<i>Entoloma exile</i>	Roodvoetstaalsteeltje	3	oud	GE-Z	x
<i>Entoloma prunuloides</i>	Molenaarssatijnzwam	3	oud	BE	
<i>Entoloma turci</i>	Rozevoetsatijnzwam	3	middel	BE	x
<i>Camarophylloopsis micacea</i>	Okersteelwasplaat	2	oud	BE	
<i>Camarophylloopsis schulzeri</i>	Krijtlandwasplaat	2	oud	KW	
<i>Entoloma bloxami</i>	Blauwe molenaarssatijnzwam	2	oud	KW	x
<i>Ramariopsis pulchella</i>	Lila koraaltje	2	oud	GE-Z	
<i>Hygrocybe ingrata</i>	Blozende wasplaat	1	oud	KW	
<i>Microglossum nudipes</i>	Gladde groene aardtong	1	oud	GE-Z	

12 Soorten met een voorkeur voor het Knopbies-verbond

<i>Hygrocybe conica</i> var. <i>conicopalustris</i>	Moeraswasplaat	4	jong	TNB	x
<i>Hygrocybe phaeococcinea</i>	Karmozijnwasplaat	4	middel	BE	
<i>Hygrocybe konradii</i>	Gebochelde wasplaat	3	jong	EB	

13 Soorten met een voorkeur voor het Elzen-Vogelkers-verbond en Haagbeuk-verbond

<i>Camarophylloopsis atropuncta</i>	Zwartgespikkelde wasplaat	3	middel	GE-Z	
<i>Hygrocybe monteverdeae</i>	Witte woudwasplaat	1	oud	NB	
<i>Hygrocybe viola</i>	Violtjeswasplaat	1	oud	GE-Z	

14 Zeldzame soorten met onduidelijke voorkeur

<i>Hygrocybe ovina</i>	Sombere wasplaat	2	oud	KW	x
<i>Hygrocybe radiata</i>	Bruingestreepte wasplaat	2	oud	KW	x
<i>Clavaria fumosa</i>	Rookknotszwam	2	middel	GE-Z	
<i>Clavaria subfalcata</i>	Groezelige knotszwam	2	?	EB	
<i>Entoloma anatinum</i>	Schubbige satijnzwam	2	oud	EB	
<i>Entoloma calaminare</i>	Zinksatijnzwam	2	?	EB	
<i>Entoloma clandestinum</i>	Dikplaatsatijnzwam	2	middel	BE	
<i>Entoloma farinaspellum</i>	Melig staalsteeltje	2	middel	EB	
<i>Entoloma percandidum</i>	Kleine sneeuwvloksatijnzwam	2	?	GE-Z	
<i>Entoloma undulatosporum</i>	Knobbelspoorsatijnzwam	2	?	EB	
<i>Hygrocybe subpapillata</i>	Vroege wasplaat	1	middel	GE-Z	
<i>Hygrocybe citrinovirens</i>	Groengele wasplaat	1	oud	NB	x
<i>Hygrocybe calyptriformis</i>	Rozerode wasplaat	1	oud	NB	
<i>Clavaria zollingeri</i>	Ametistknotszwam	1	oud	NB	
<i>Clavulinopsis fusiformis</i>	Bundelknotszwam	1	oud	EB	
<i>Entoloma brunneoflocculosum</i>	Bruinvlokkige satijnzwam	1	oud	NB	
<i>Entoloma festivum</i>	Jubileumsatijnzwam	1	?	NB	
<i>Entoloma flocculosum</i>	Vlokkige trechtersatijnzwam	1	?	GE-Z	
<i>Entoloma pallescens</i>	Verblekende satijnzwam	1	?	NB	
<i>Entoloma sericeonitens</i>	Glanzende satijnzwam	1	jong	KW	
<i>Entoloma solstitiale</i>	Grauwstelige helmsatijnzwam	1	?	BE	
<i>Geoglossum elongatum</i>	Kortsporige aardtong	?	?	NB	

zeldzame graslandplanten. Dat is een belangrijk gegeven omdat het betekent dat floristisch en vegetatiekundig tamelijk oninteressante graslanden buitengewoon belangrijk kunnen zijn voor paddenstoelen, en omgekeerd (zie hiervoor het volgend artikel).

Beheer

Het beheer van wasplatengraslanden bestaat uit begrazen of/ en maaien en afvoeren. Doorgaans heeft het grasland permanent, of tenminste in het najaar, een korte vegetatie. Het maaibeheer mag intensief zijn. In Groot-Brittannië zijn zeer soortenrijke wasplatengraslanden te vinden in eeuwenoude grasvelden op landgoederen en begraafplaatsen die als gazons worden beheerd. Ook intensieve begrazing is geen probleem zolang de bodem maar niet vertrapt wordt. Er zijn mycologisch interessante graslanden bekend die door schapen worden gemillimeterd.

VEGETATIEKUNDIGE POSITIE VAN WASPLATENGRASLANDEN

In standaard vegetatieopnamen komen wasplaten of andere graslandpaddenstoelen niet of nauwelijks voor. Ze fructificeren hoofdzakelijk van september tot november, een periode waarin vegetatiekundigen in het algemeen geen veldwerk meer verrichten. Bij de weinige soorten die vroeger in het jaar fructificeren, speelt ook de identificatie daarvan een grote rol. Er zijn weinig vegetatiekundigen die goed thuis zijn in paddenstoelen. In de directe omgeving van vruchtlichamen zijn in ons land 162 vegetatieopnamen gemaakt door Arnolds (1974b). Op grond hiervan zijn graslandbewonende wasplaten ingedeeld in vijf ecologische soortengroepen, primair op basis van de zuurgraad van het substraat, die grotendeels corresponderen met bepaalde plantengemeenschappen (Arnolds 1980). Sinds die tijd zijn in ons land dankzij veel uitgebreider mycologisch veldwerk tal van nieuwe (maar reeds lang bestaande) wasplatengraslanden ontdekt, waarbij gaandeweg ook steeds meer aandacht aan andere soorten paddenstoelen dan wasplaten is geschonken. Daardoor zijn veel waarnemingen verzameld over het optreden van soorten in bepaalde vegetatietypen, zonder dat dit in 'harde' vegetatieopnamen is vastgelegd. Op grond van vegetatieopnamen en correlatieve veldwaarnemingen wordt in Tabel II een beeld geschetst van de verspreiding van kenmerkende soorten voor wasplatengraslanden over verschillende plantengemeenschappen. Daarbij worden 14 ecologische groepen onderscheiden. In deze tabel worden niet alle taxonomische groepen op dezelfde manier behandeld. Alle inlandse wasplaten zijn erin opgenomen, ook indien ze hun optimum hebben in andere vegetatietypen dan wasplatengraslanden. Van drie soorten zijn in de tabel bovendien enkele variëteiten apart behandeld omdat deze ecologisch van elkaar verschillen en omdat ze mogelijk goede soorten voorstellen, hetgeen uit moleculair onderzoek zou kunnen blijken. De groepsindeling voor wasplaten uit 1980 wordt in Tabel II vrijwel geheel bevestigd. Van de andere taxonomische groepen zijn alleen die soorten opgenomen die volgens de huidige kennis kenmerkend zijn voor wasplatengraslanden, waarbij geen variëteiten zijn onderscheiden. Voor een meer complete lijst van indicatorsoorten voor graslanden, inclusief paddenstoelen van voedselrijke graslanden, wordt verwezen naar Kuyper (1994) en Ozinga et al. (2013).

De plantengemeenschappen zijn globaal gerangschikt van zure naar basische standplaatsen en aangeduid op het niveau van verbonden, maar we vinden wasplatengraslanden vaak slechts in een beperkt deel van de vegetatietypen binnen het verbond. Dat komt in onderstaande beknopte bespreking nader aan de orde. Naast graslandgemeenschappen worden in de tabel ook twee verbonden van moerasvegetaties en één van bossen onderscheiden. Die werden in de publicatie van 1980 buiten beschouwing gelaten.

Groep 1. Een omvangrijke groep van 30 soorten heeft binnen graslanden een wijde ecologische range. Onder de 13 soorten wasplaten zitten de in ons land meest verbreide soorten: Zwartwordende wasplaat, Gewoon sneeuwzwammetje en Papegaaizwammetje. Andere bekende paddenstoelen uit deze groep zijn de Gele knotszwam en het Blauwplaatstaalsteeltje. De soorten van deze groep worden in het merendeel van de onderscheiden vegetatietypen aangetroffen, van zure heischrale graslanden tot basische kalkgraslanden, alsmede in weilanden van het Kamgras-verbond (*Cynosurion cristati*) en hooilanden van het Glanshaver-verbond (*Arrhenaterion elatioris*). De meeste soorten zijn evenwel schaars in de vegetaties van het Zwarte zegge-verbond (*Caricion nigrae*), het Dotterbloem-verbond (*Calthion palustris*) en het Knopbies-verbond (*Caricion davallianae*), alsmede in het zeer droge Duinsterretjes-verbond (*Tortulo-Koelerion*). Sommige zeldzame soorten zijn slechts in enkele vegetatietypen aangetroffen aan de uiteinden van het spectrum, bijvoorbeeld in heischrale graslanden en kalkgraslanden. Van de soorten in deze groep soorten wordt 73% ook af en toe in bossen aangetroffen.

De brede ecologische spanwijdte van deze soortengroep lijkt opmerkelijk, zeker omdat ook de meest voorkomende soorten slechts zeer plaatselijk optreden. We kennen echter ook vaatplanten met een soortgelijke wijde range, zoals *Campanula rotundifolia*, *Polygala vulgaris* en *Orchis morio*, alle drie trouwens indicatorsoorten voor potentiële groeiplaatsen van wasplaten. Het is niet verrassend dat deze groep met een wijde ecologische range het grootste aandeel min of meer algemene soorten bezit: de helft is matig algemeen tot algemeen. Toch is ook de achteruitgang van deze soortengroep fors, zoals blijkt uit het feit dat 28 soorten (93%) op de Rode Lijst staan (Arnolds & Veerkamp 2008).

Groep 2. Het *Caricion nigrae* behoort niet tot de wasplatengraslanden. Drie soorten wasplaten uit de subsectie *Squamulosae*, gekenmerkt door een fijn geschubde hoed, hebben evenwel een voorkeur voor deze matig voedselrijke moerasvegetaties. Ze zijn binnen het verbond vrijwel beperkt tot het Veenmosrietland (*Pallavicinio-Sphagnetum*) en kunnen lokaal talrijk zijn in mesotrofe veenmostapigten, bijvoorbeeld in De Wieden en de Nieuwkoopse Plassen. Geen van de soorten is evenwel aan veenmossen gebonden. Het Veenmosvuurzwammetje kan ook tussen andere mossen op lemige oevers van mesotrofe vennen groeien en het Broos vuurzwammetje wordt af en toe in Blauwgrasland (*Cirsio-Molinietum*) aangetroffen, vanwaar ook de oorspronkelijke beschrijving afkomstig is, namelijk van De Meije bij Zegveld (Arnolds 1974c). Het Glad vuurzwammetje is in Nederland tot nu toe alleen aangetroffen in enkele verzuurde, natte duinvalleien.

Groep 3. Een groep van 21 soorten is kenmerkend voor zure, zeer schrale graslanden van het verbond van heischrale graslanden (*Nardo-Galium saxatilis*), waaronder opvallende paddenstoelen als de Slijmwasplaat, Verblekende knotszwam, Gewoon vuurzwammetje en Sterspoorsatijnzwam. Alleen de laatste twee soorten komen regelmatig voor in alle daarbinnen onderscheiden vegetatietypen en ze zijn ook in nog voedselarmere en zuurdere heidegemeenschappen aan te treffen, de Sterspoorsatijnzwam zelfs tot in hoogvenen. De Trechterwasplaat komt ook regelmatig in veenmosrietlanden voor. De overige soorten van deze groep hebben een sterke voorkeur voor de wat rijkere en drogere heischrale vegetaties op matig vochtige tot droge, enigszins gebufferde, basenhoudende gronden, bijvoorbeeld op lemige zandgrond of onder invloed van basenhoudend grondwater of ondiepe kwel (*Violentia caninae*, zie De Ronde & Haveman elders in dit nummer). Wasplatengraslanden ontbreken in de rompgemeenschappen en de Associatie van Liggend walstro en Schapengras (*Galio hercynici-Festucetum ovinae* in enge zin). Goed ontwikkeld komen ze alleen voor in soortenrijke heischrale graslanden van de associatie van Gewone vleugeltjesbloem en Borstelgras (*Polygalo-Nardetum*, zie De Ronde & Haveman l.c.), onder meer in de Rotstergaasterwallen bij Heerenveen, op de Kleine Startbaan in het Westerzand bij Havelte en het voormalige vliegveld op de Groote Heide bij Venlo, en van de associatie van Betonie en Gevinde kortsteel (*Betonico-Brachypodietum*) op de Bemelerberg en de Berg-hofweide in Zuid-Limburg.

Groep 4. De acht soorten van deze groep hebben een voorkeur voor kortgrazige graslanden op kalkarme, matig tot zwak zure zandgrond en lemige zandgrond, behorend tot het Verbond van Gewoon struisgras (*Plantagini-Festucion*). Daarbij zitten zes matig algemene tot vrij algemene paddenstoelen, zoals de Sneeuwvloksatijnzwam en Kleverige aardtong. In het binnenland behoren de betreffende vegetaties tot de Associatie van Schapengras en Tijm (*Festuco-Thymetum serpylli*). Sommige soortenrijke wasplatengraslanden horen daartoe, bijvoorbeeld op kronkelwaarden binnen oude meanders langs de Overijsselse Vecht (Junner Koeland, Arriër Koeland; Ruiten 2005). Verder komen ze in armere vorm voor in wegbermen en overhoekjes op de pleistocene zandgronden. In de duinen vormt de Duin-Struisgras-associatie (*Festuco-Galietum veri*) een tegenhanger van deze plantengemeenschap op primair kalkarme duinen op de Waddeneilanden en in grotendeels ontkalkte duinen elders langs de kust. Voorbeelden van terreinen met een rijke mycoflora zijn de duinen rond het dorp Schiermonnikoog, bij De Muy op Texel, de Westduinen op Goeree en de Vroongronden op Schouwen.

Groep 5. Een groep van 19 soorten is in meerdere of mindere mate kenmerkend voor kalkrijke, zandige graslanden, verenigd in het Verbond der droge, kalkrijke duingraslanden (*Polygalo-Koelerion*), waaronder bijvoorbeeld de Puntmutwasplaat en de Geurende wasplaat. De overlap met de vorige groep is groot en voor een aantal soorten is niet geheel duidelijk waar de voorkeur ligt, mede doordat kalkarme en kalkrijke duingraslanden in de habitatnotities bij veldwaarnemingen vaak niet worden onderscheiden. Soortenrijke graslanden in de kalkrijke duinen vinden we onder andere in de Coepelduinen bij Katwijk, in de Amsterdamse Waterleidingduinen en bij Oostvoorne. Veel soorten van deze groep komen daar-

naast zeer lokaal voor in het binnenland op plekken waar secundair een zandig en kalkrijk milieu is ontstaan, bijvoorbeeld in een smalle strook langs schelpenpaden op het pleistoceen (Arnolds et al. 2015).

Groep 6. De 24 soorten van deze groep bewonen een wijde range aan graslanden en lijken daarin op die van groep 1, maar ze hebben een voorkeur voor zwak zure tot basische bodems, vooral in kalkrijke duingraslanden en kalkgraslanden en daarnaast in Glanshaverhooilanden en in Kamgrasweiden op niet te zure grond. Ze ontbreken (vrijwel) op sterk zure grond, zoals in heischrale graslanden en het Struisgras-verbond. De meest verbreide soorten zijn de Wormvormige knotszwam en de Gele wasplaat.

Groep 7. Slechts drie kenmerkende soorten van wasplatingraslanden worden hier genoemd als kenmerkend voor het Verbond van Blauwgraslanden (*Junco-Molinion*), waaronder als opvallende paddenstoelen de Kleverige wasplaat en de Porfiersatijnzwam. Mogelijk waren dat er vroeger aanmerkelijk meer. Ondanks hun vermaardheid in floristisch en vegetatiekundig opzicht is de mycoflora van blauwgraslanden slecht bekend. Er zijn nauwelijks gegevens uit de eerste helft van de vorige eeuw, toen dit vegetatietype nog goed ontwikkeld en wijd verspreid voorkwam. Pas in de jaren zeventig werden gedetailleerde gegevens over de mycoflora verzameld in vijf proefvlakken in Drenthe (Arnolds 1981). De huidige blauwgraslandrelicten zijn bij mycologen weinig populair, mede omdat paddenstoelen er dun gezaaid zijn. Er zijn slechts enkele kleine stukjes blauwgrasland bekend die aan de definitie van wasplatingrasland voldoen. Dat betreft steeds de drogere, licht verzuurde delen van en met overgangen naar heischrale graslanden, behorende tot de subassociatie met Borstelgras (subassociatie *nardetosum*), bijvoorbeeld in de Rotstergaasterwallen bij Heerenveen en de Reitma bij Elp (Arnolds 1981). De summiere omschrijving van *Hygrophorus*weijtjes door Schweers (1949) suggereren dat blauwgraslandachtige vegetaties vroeger juist rijke wasplaterreinen waren, maar dat zullen we nooit meer kunnen verifiëren. In Tabel II is ook een kolom ingeruimd voor het *Calthion*. Er zijn slechts enkele soorten van wasplatingraslanden die nu en dan in dit vegetatietype worden aangetroffen. Kenmerkende soorten ontbreken.

Groep 8. Oude graslanden van het *Cynosurion cristati* kunnen erg rijk zijn aan kenmerkende soorten. Dat blijkt wel uit het gegeven dat er in totaal 78 soorten van Tabel II worden aangetroffen (51% van het totaal), waaronder 33 wasplaten. Toch worden slechts vier soorten, alle satijnzwammen, als kenmerkend voor het *Cynosurion* beschouwd. Deze soorten worden ook, zij het minder vaak, in het *Arrhenatherion* aangetroffen. Daarvan hebben de Grote en Bruine trechtersatijnzwam een voorkeur voor oude beweidde dijken op klei, vooral in Noord-Groningen. Graslanden van het *Cynosurion* vertonen floristisch een grote variatie en komen op bijna alle bodemtypen voor. Het voorkomen wordt hoofdzakelijk bepaald door de langdurige beheersvorm als permanent weiland of hooiweide met een redelijke, maar niet te grote voedselrijkdom. De hier optredende paddenstoelen van oude graslanden worden als het ware 'geleend' van de voedselarmere graslanden waarmee ze verwantschap vertonen. Dat kunnen zowel heischrale graslanden zijn

als kalkgraslanden, graslanden van het Dwerghaver-verbond en duingraslanden. Soortenrijke wasplatengraslanden komen alleen voor in de schralere en drogere varianten van dit verbond, dat wil zeggen binnen het *Lolio-Cynosuretum luzuletosum* (niet onderscheiden door Schaminée et al. 1996, maar daar een variant van de sub-associatie *typicum*) op zure, pleistocene zandgronden en *plantagnetosum mediae* op kalkhoudende, zandige en lemige grond langs de grote rivieren. Rijk ontwikkelde wasplatengraslanden van dit type vinden of vonden we onder meer op oude, begraasde zeedijken op Ameland (thans verdwenen), op Texel en bij Wemeldinge en verder op rivierduintjes langs de Tjonger in de Rotstergaasterwallen en op zeekei in de Yerseke Moer. Recent is de mycoflora van een minder soortenrijke Kamgrasweide beschreven van de voet van de Oudemirdumerklif in Gaasterland (Haga 2013). Daarnaast behoren enkele van de meest waardevolle en soortenrijke wasplaten-graslanden tot de Associatie van Ruige weegbree en Aarddistel (*Galio-Trifolietum*) op krijthellingen in Zuid-Limburg, onder meer bij Nijswiller en op de Cannerberg bij Maastricht (thans sterk verarmd). De laatste twee terreinen bestaan grotendeels uit een tamelijk voedselrijke Kamgrasweide met daarin plekken met de het *Galio-Trifolietum*, waar kalksteen bijna aan de oppervlakte komt. Alleen die laatste plekken zijn rijk aan typische soorten van wasplatengraslanden.

Groep 9. Wat hiervoor gezegd is over de weilanden van het *Cynosurion* geldt voor een groot deel ook voor de hooilanden van het *Arrhenatherion*. Oude graslanden van dit vegetatietype kunnen erg rijk zijn aan kenmerkende soorten voor wasplaten-graslanden. In totaal zijn 76 kenmerkende soorten in Glanshaver-hooilanden aangetroffen (50% van het totaal), waaronder 27 wasplaten. Vijf soorten hebben een voorkeur voor het *Arrhenatherion*, waarvan de Ridderwasplaat en Wantsenwasplaat de meest opvallende zijn. Deze soorten worden ook, zij het minder vaak, in het *Cynosurion* en in kalkgraslanden aangetroffen. Ook de mycoflora van oude Glanshaverhooilanden worden als het ware 'geleend' van de voedselarmere graslanden waarmee ze verwantschap vertonen, in dit geval vooral het Struisgras-verbond en kalkgraslanden. Wasplatengraslanden treffen we vooral aan in de relatief schrale en droge varianten van het *Arrhenatheretum elatioris* (*luzuletosum campestris* en *medicagnetosum falcatae*). De aanwezigheid van soorten als *Luzula campestris*, *Hieracium pilosella*, *Hypochaeris radicata*, *Briza media* en *Pimpinella saxifraga* binnen het *Arrhenatheretum* vormt een goed indicatie voor de aanwezigheid van een rijke mycoflora. Tot deze vegetaties behoorden in de jaren zeventig en tachtig een paar van de rijkste wasplatengraslanden in ons land, namelijk delen van het zuidelijke talud van het Afwateringskanaal 's Hertogenbosch-Drongelen tussen Waalwijk en Cromvoirt (Arnolds 1974b, 1994; Ozinga et al. 2013) en de dijk langs het Julianakanaal tussen Elsloo en Geulle (Bollen 2003). Ook sommige Glanshaver-dijken langs de IJssel waren voor wasplaten interessant. Al deze terreinen zijn grotendeels of geheel verloren gegaan door bemesting, verruiging en dijkverzwaring. Goed ontwikkelde voorbeelden zijn nu nog te vinden op dijken en in wegbermen op Texel en op het terrein van het Fort bij Rijnauwen bij Bunnik, een glooiend grasland op kalkhoudende zavel dat als onbemest hooiland wordt beheerd.

Een verwante vegetatie, de Kievitsbloem-associatie (*Fritillario-Alopecuretum pratensis*; behorend tot het *Alopecurion pratensis*), is pas onlangs voor het eerst in mycologisch opzicht onderzocht (Bremer 2014). Het Gewoon sneeuwzwammetje en het

Papegaaizwammetje zijn er wijd verbreid en vrij talrijk, maar andere kenmerkende soorten van wasplatengraslanden komen er sporadisch voor. Geen van de onderzochte percelen langs het Zwarte Water ten noorden van Zwolle voldoet aan het criterium voor een wasplatengrasland. Dat wordt door Bremer toegeschreven aan de geregelde inundaties van de terreinen. De mycoflora is het beste ontwikkeld op de hoogste en reliëfrijkste gedeelten die zelden en kortdurend onder water staan.

Groep 10. De zeer droge, open, mosrijke vegetaties van het *Tortulo-Koelerion* worden in de tabel slechts genoemd omdat één wasplaat, de Duinwasplaat, een duidelijke voorkeur voor dit vegetatietype aan de dag legt. Van de kenmerkende soorten van wasplatengraslanden wordt verder alleen de Zwartwordende wasplaat geregeld gevonden, enkele andere sporadisch. Er zijn geen voorbeelden bekend van wasplatengraslanden die tot dit verbond behoren.

Groep 11. Sommige kalkgraslanden (*Mesobromion erecti*) op de krijthellingen in Zuid-Limburg staan al langere tijd bekend om hun rijke mycoflora met veel wasplaten (Arnolds 1980; Kuyper & Schreurs 1984). Keizer en Arnolds hebben in de jaren tachtig en negentig de mycoflora in alle grotere kalkgraslanden geïnventariseerd. De resultaten daarvan zijn niet gepubliceerd, maar wel grotendeels in het waarnemingenbestand van de Nederlandse Mycologische Vereniging opgenomen. In totaal zijn uit dit vegetatietype tenminste 92 kenmerkende soorten van wasplatengraslanden bekend, 61% van het totaal. Daarvan hebben er 17 hun optimum in kalkgraslanden, waaronder de Bruine wasplaat, Bittere wasplaat en Groensteelsatijnzwam. Alle kenmerkende soorten zijn zeldzaam en dat is niet verwonderlijk gezien de kleine oppervlakte kalkgrasland in ons land. Kalkgraslanden hebben daarnaast veel soorten gemeenschappelijk met het *Tortulo-Koelerion* en het *Arrhenatherion*.

Er bestaan opmerkelijk grote verschillen in de mycologische rijkdom van diverse kalkgraslanden. De rijkste terreinen zijn de Bemelerberg (Kuyper & Schreurs 1984) en Hoefijzer bij Bemelen en de Berghofweide bij Wijlre, alle drie met vindplaatsen van een paar uiterst zeldzame soorten. De Kunderberg en het kalkgrasland in het Gerendal zijn vegetatiekundig bijzonder goed ontwikkeld met tal van bijzondere vaatplanten, maar ze zijn veel armer aan paddenstoelen, zowel wat soorten als vruchtlichamen betreft. De eerste twee terreinen worden hoofdzakelijk extensief beweid, de laatste twee gemaaid, maar het is zeer de vraag of dit verschil in beheer de oorzaak is van het verschil in mycologische kwaliteit. Nog veel armer aan soorten van wasplatengraslanden zijn de relatief jonge kalkgraslanden op voormalige cultuurgrond op de Wrakelberg en in de Wylre-akkers. De vegetatie is er al goed ontwikkeld, maar Kuyper & Schreurs (1984) merkten al op dat er nog nauwelijks wasplaten en andere karakteristieke paddenstoelen te vinden zijn. De situatie is sindsdien niet wezenlijk veranderd.

Groep 12. De vegetaties van het *Caricion davallianae* omvatten kalkrijke moerasvegetaties in trilvenen en duinvalleien. Ze behoren niet tot de wasplatengraslanden, hebben daarmee slechts enkele soorten gemeenschappelijk en worden in Tabel II alleen vermeld omdat drie zeldzame wasplaten hier hun optimum hebben.

De Moeraswasplaat groeit vooral in primaire, kalkrijke duinvaleien en trilvenen, de Karmozijnwasplaat in oudere, licht verzuurde duinvaleien in de rompgemeenschap van Addertong en Duinriet (RG *Ophioglossum vulgatum-Calamagrostis epigeios*) en de Gebochelde wasplaat heeft een voorkeur voor drooggevallen, kalkrijke, zandplaten, bijvoorbeeld in het Deltagebied en langs de Randmeren in Flevoland. Daarnaast zijn er tal van andere karakteristieke paddenstoelen voor het Knobbies-verbond die niet in graslanden voorkomen en vaak gebonden zijn aan Kruiwilg (Ozinga et al. 2013).

Groep 13. Wat structuur en floristische samenstelling betreft horen loofbossen uiteraard niet in een artikel over wasplaten-graslanden thuis. Er zijn echter niet minder dan 64 kenmerkende soorten van deze graslanden (42% van het totaal) die ook, zij het zeer lokaal, in bossen worden aangetroffen, vooral die van het Elzen-Vogelkers-verbond (*Alno-Padion*). Twee uiterst zeldzame soorten wasplaten zijn tot op heden uitsluitend in bossen aangetroffen en een derde soort, de Zwartgespikkelde wasplaat komt daar meer voor dan in graslanden.

De vindplaatsen van soorten van wasplaten-graslanden in bossen hebben als gemeenschappelijke kenmerken een rulle, vochtige tot tamelijk droge, lemige, zwarte bosgrond met een snel verterende strooisellaag die mull-humus produceert, een goede basenvoorziening en een zwak zure tot basische reactie. Het is intrigerend dat deze bodems niet erg verwant lijken met de bodems in de meeste wasplaten-graslanden, waar de bodemeigenschappen bovendien veel variabele zijn. Toch ligt de veronderstelling voor de hand dat de mycoflora van wasplaten-graslanden in West-Europa zijn oorsprong heeft in de hierboven beschreven bosgemeenschappen omdat grotere, open graslanden hier van oorsprong niet voorkwamen en pas na ingrepen door de mens zijn ontstaan. Deze hypothese wordt ondersteund door de situatie in Noord-Amerika. Daar zijn wasplaten overwegend bospaddenstoelen die slechts zelden in graslanden optreden. Naar eigen uitgebreide veldwaarnemingen in de staat New York in 1986 zijn wasplaten in veel primaire en secundaire loofbossen talrijk en vormen ze een vast deel van de bodem bewonende mycoflora. Ze staan niet alleen in loofbossen, maar ook in naaldbossen, bijvoorbeeld opstanden van Weymouthden; een situatie die in Europa ondenkbaar is. Het gaat daarbij voor een groot deel om dezelfde soorten die in Europa voorkomen of om zeer nauw daaraan verwante taxa (Hesler & Smith 1963).

Groep 14. Deze groep van 22 soorten is min of meer een restgroep. Ze zijn allemaal zeer zeldzaam tot uiterst zeldzaam en uit de weinige bekend geworden standplaatsen kan geen duidelijke voorkeur voor een bepaald vegetatietype worden afgeleid. Hun vegetatiekundige positie is voornamelijk onduidelijk.

DANKWOORD

Mijn dank gaat uit naar Ad van den Berg (Capelle aan de IJssel) die mij voorzag van geordende verspreidingsgegevens over een aantal soorten uit het waarnemingenbestand van de Nederlandse Mycologische Vereniging; naar Thom Kuyper (Wageningen) voor het ter beschikking stellen van een ongepubliceerd manuscript over de ecologie van wasplaten.

WAXCAP-GRASSLANDS IN THE NETHERLANDS. PART I. ECOLOGICAL AND PHYTOSOCIOLOGICAL ASPECTS

As early as 1915 Dutch mycologists were aware of the existence of acidic, poor, moist, moss-rich grasslands with concentrations of species of waxcaps (*Hygrocybe sensu lato*). They were indicated as an association, the 'Hygrophorusweide' (*Hygrophorus-meadow*) (Schweers, 1949). Around 1970 an extensive study was made on the field ecology of *Hygrocybe*-species and the phytosociological classification of their habitats (Arnolds, 1974b, 1980). It turned out that concentrations of waxcaps occurred in a wide variety of grassland communities, ranging from grassheaths on acidic, peaty soil to limestone grasslands, sandy meadows in agricultural use, old man-made dikes, poor roadsides and lawns on cemeteries. The main vegetation types where these fungi are found, are indicated at the level of alliances in the heading of Table II. At the same time it was found that waxcaps are usually accompanied by fungi from other taxonomic groups (*Entoloma*, *Dermoloma*, *Clavaria* and allies, and *Geoglossum* and allies), that are characteristic of the same range of habitats. Table I presents a survey of these genera with the number of characteristic species and the proportion of all indigenous species of the group in concern. Nowadays 152 species are regarded as characteristic for waxcap-grasslands in The Netherlands. These species are listed in Table II, together with an indication of their frequency in the country (expressed in classes of 5 x 5 km squares) and of their presence degree in the recognized vegetation types.

Common characteristics of grasslands rich in characteristic species of waxcap-grasslands, are in most cases: an undisturbed soil profile during the last decades or even centuries, often the presence of the original relief, long-lasting use as pasture or hay-field, absence of the use of fertilizers and low availability of nitrogen and phosphate (all together: 'unimproved grasslands'), absence of inundations, low productivity of the vegetation, a short sward in autumn, and often the presence of a well-developed moss-layer. The richness in grassland fungi is not necessarily correlated with richness in vascular plants or the occurrence of rare plants. The age of the grassland seems to be the most important factor for species diversity of grassland-fungi. On the basis of field experience the characteristic species of waxcap-grasslands are classified into three groups concerning their appearance in grasslands of different ages (Table II): young grasslands (< 15 years of undisturbed grassland use), medium old grasslands (15-50 years) and old grasslands (> 50 years).

The way of life of waxcaps is discussed in the light of recent discoveries, such as a biotrophic relationship with herbs in grasslands. It is concluded that the results of different studies are in part contradictory with each other and with field experience, and that the true biology of these fungi is in fact still unknown.

On the basis of their occurrence in different vegetation types the characteristic species of waxcap-grasslands are assigned to 14 ecological groups (Table II). The properties of these groups are discussed. It is postulated that the few hot spots of these fungi in forests should be considered as their original habitat, from which they have colonized grassland communities. This is supported by the fact that in North-America most species of *Hygrocybe* predominantly occur in old-growth forests.

LITERATUUR

- Andreas, C.H. (1950). De Hygrophorusweide, een associatie. *Fungus* 20: 66-68
- Arnolds, E. (1974a). Taxonomie en Floristiek van Hygrophorus subgenera Hygrotrama, Cuphophyllus en Hygrocybe in Nederland. Doctoraalverslag Instituut voor Systematische Plantkunde, Rijksuniversiteit Utrecht..
- Arnolds, E. (1974b). De oecologie en geografische verspreiding van Hygrophorus subgenera Hygrotrama, Cuphophyllus en Hygrocybe in Nederland. Doctoraalverslag Rijksherbarium Leiden.
- Arnolds, E. (1974c). Notes on Hygrophorus – I. *Persoonia* 8: 99-104.
- Arnolds, E. (1980). De oecologie en sociologie van Wasplaten. *Natura* 77: 17-44.
- Arnolds, E. (1981). Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands. Vol. 1. *Bibl. Mycol.* 83. J. Cramer, Vaduz.
- Arnolds, E. (1989). The influence of increased fertilisation on the macrofungi of a sheep meadow in Drenthe, The Netherlands. *Opera Botanica* 100: 7-21.
- Arnolds, E. & A. van den Berg (2013). Beknopte Standaardlijst van Nederlandse Paddenstoelen 2013. Nederlandse Mycologische Vereniging.
- Arnolds, E. & M. Veerkamp. 2008. Basisrapport Rode Lijst Paddenstoelen. Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.
- Arnolds, E. & M. E. Noordeloos (1981). *Fungorum Rariorum Icones Coloratae* 12. New, Rare and Interesting Species of Entoloma. 35 pp. J. Cramer, Vaduz.
- Arnolds, E., R. Chrispijn, R. Enzlin, K. Raangs, I. Somhorst & B. de Vries (2015). Ecologische atlas van paddenstoelen in Drenthe. Paddenstoelen Werkgroep Drenthe, Beilen (in druk).
- Bas, C., Th.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E.C. Vellinga (eds) (1988). *Flora Agaricina Neerlandica* 1. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Bas, C., Th.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E.C. Vellinga (eds) (1990). *Flora Agaricina Neerlandica* 2. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Boertmann, D. (2010). The genus *Hygrocybe*. *Fungi of Northern Europe* 1, 2nd ed. Svampetryk, Greve, Denmark.
- Bollen, J. (2003). Kroonjuwelen en andere mycologische snuisterijen 7: de dijk langs het Juliana-kanaal tussen Geulle en Elsloo. *Coolia* 46: 25-28.
- Bremer, P. (2014). Paddenstoelen in het Kievitsbloemhooiland (*Fritillario-Alopecuretum*) (*Natura* 2000, habitatype H6510B). *Coolia* 57: 109-114.
- Bruun, H.H. & R. Ejrnaes (1993). Naturtypen overdrev, vegetationen og dens forudsætninger. – Botanisk Institut, Københavns Universitet, København.
- De Ronde, I. & R. Haveman (2015). Op het randje – een plantensociologische analyse van heischraal grasland op defensieterreinen. *Stratiotes* 47: 76-96.
- Ejrnaes, R. & H.H. Bruun (1995). Prediction of grassland quality for environmental management. *J. Env. Management* 41: 171-183.
- Griffith, G.W., G.L. Easton & A.W. Jones (2002). Ecology and diversity of waxcap (*Hygrocybe* spp.) fungi. *Bot. J. Scotl.* 54: 7-22.
- Griffith, G.W., A. Graham, R.G. Woods, G.L. Easton & H. Halbwachs (2014). Effect of biocides on the fruiting of waxcap fungi. *Fung. Ecol.* 7: 67-69.
- Halbwachs, H., P. Karasch & G.W. Griffith (2013b). The diverse habitats of *Hygrocybe* – peeking into an enigmatic lifestyle. *Mycosphere* 4: 773-792.
- Haga, G. (2013). Het Oude Mirdumerklif is de 100 gepasseerd. *Coolia* 56: 149-157.
- Hesler, L.R. & A.H. Smith (1963). North American species of *Hygrophorus*. Knoxville.

- Hobbie, E.A., N.S. Weber & J.M. Trappe (2001). Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi : the isotopic evidence. *New Phytologist* 150 : 601-610.
- Homola, R.L., M.M. Czapowskyi & B.M. Blum (1985). Ectomycorrhizae of Maine 3 A listing of Hygrophorus with the associated hosts. Maine Agricultural Experiment Station, University of Maine, Orono, Bulletin 810.
- Knudsen, H. & J. Vesterholt (2012). *Funga Nordica*, Ed. 2. Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera. Nordsvamp, Copenhagen.
- Kreisel, H. (ed.). 1987. *Pilzflora der Deutschen Demokratischen Republik*. Gustav Fischer, Jena.
- Kriegelsteiner, G.J. (ed.). (2003). *Die Grosspilze Baden-Württembergs* 4. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Kuyper, Th.W. (red.). (1994). *Paddenstoelen en natuurbeheer*. Wetensch. Meded. KNNV 212. KNNV uitgeverij, Utrecht.
- Kuyper, Th. W. (in druk). Nieuwe inzichten in de levenswijze van wasplaten. *Coolia* 58(1).
- Kuyper, Th. W. & J. Schreurs (1984). Enkele opmerkingen over de paddenstoelenflora van de Bemelerberg. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 34: 53-55.
- Nederlandse Mycologische Vereniging (2014). *Digitale verspreidingsatlas van paddenstoelen*. www.mycologen.nl.
- Noordeloos, M.E. (1992). *Entoloma s.l. Fungi Europaei* 5. Giovanna Biella, Saronno.
- Noordeloos, M.E. (2004). *Entoloma s.l. Supplemento. Fungi Europaei* 5A. Candusso, Alassio.
- Öster, M. (2008). Low congruence between the diversity of waxcap (*Hygrocybe* spp.) and vascular plants in semi-natural grasslands. *Bas. Appl. Ecol.* 9: 514-522.
- Ozinga, W.A., E. Arnolds, P.J. Keizer & T.W. Kuyper (2013). *Paddenstoelen in het natuurbeheer*. OBN Preadvies Paddenstoelen.
- Roobeek, K. (2009). *Aardtongen in de duinen van Noord-Kennemerland (2005 t/m 2008)*. RO-rapo 09/10. Bergen NH.
- Ruiter, H. (2005). Stroomdalflora in het dal van de Overijsselse Vecht, hoe lang nog? *De Levende Natuur* 106: 162-165.
- Schaminée, J., A. Stortelder & V. Westhoff (1996). *De vegetatie van Nederland* 3. Opulus Press, Uppsala, Leiden.
- Schaminée, J., E. Weeda & V. Westhoff (1998). *De vegetatie van Nederland* 4. Opulus Press, Uppsala, Leiden.
- Schweers, A.C.S. (1949). De Hygrophorusweide, een associatie. *Fungus* 19: 7-18.
- Tello, S.A., P. Silva-Flores, R. Agerer, H. Halbwachs, A. Beck & D. Persöhl (2014). *Hygrocybe virginea* is a systematic endophyte of *Plantago lanceolata* *Mycol. Progr.* (in druk).
- Van der Meijden, R. (2005). *Heukels' Flora van Nederland*. 23e druk. Wolters-Noordhoff, Groningen/Houten.
- Weeda, E.J., R. Westra, Ch. Westra & T. Westra. (1992). *Nederlandse oecologische Flora* 5. IVN, Amsterdam.

Contactgegevens:

Eef Arnolds

E-mail: eefarnolds@hetnet.nl