

PADDENSTOELEN IN HET HEIDELANDSCHAP

Emiel Brouwer¹, Wim Ozinga² & Mirjam Veerkamp³,

met bijdrage van Machiel Noordeloos (paragraaf 2.3)

¹e.brouwer@b-ware.eu, ²wim.ozinga@wur.nl, ³veerkamp.berg@planet.nl

Brouwer, E., Ozinga, W., Veerkamp, M., Noordeloos, M. 2022. Fungi in the Heathland landscape. *Coolia* 65(4): 201–220.

The heathland landscape was selected by the NMV as ‘habitat of the year’ 2018 and 2019. Due to severe droughts, enhanced observation efforts were extended to the year 2020. In total, 527 fungi species were identified. The dry heathland vegetation dominating the landscape was rather species-poor, although a number of very small and seldom observed fungi was observed on the heather plants. In particular the gradients towards wet or less acid soils were more species-rich and contained many rare and probably characteristic fungi, including some newly described *Entoloma* species. Further valuable elements for heathland mushrooms are grass-dominated patches, mycorrhizal trees colonizing the heathland, dung and urine patches from large herbivores, and bare nutrient-poor soils. A fairly large number of highly endangered species was found on former agricultural soils that were successfully transformed into heathland after topsoil removal.

1. Inleiding

1.1 Introductie heideproject

In de periode 2018–2020 heeft de NMV middels een project ‘biotoop van het jaar’ naar paddenstoelen in de heide gekeken (Veerkamp et al., 2018). Om mee te kunnen doen hebben we de drempel bewust laag gehouden: alle waarnemingen waren welkom. Wilde je alleen naar korstjes of zakjeszwammen op struikheide kijken, prima, of alleen naar de Heideknotszwam, ook goed. Al het onderzoek kon immers nieuwe stippen op de Verspreidingsatlas opleveren. Wij waren vooral geïnteresseerd in de soortensamenstelling van de paddenstoelen in de verschillende heidetypen. Om het de deelnemers makkelijk te maken hebben we een streeplijst ontwikkeld waarop de paddenstoelen per heidetype konden worden aangekruist. Het loslaten van een strak protocol voor het verzamelen van paddenstoelengegevens, zoals het verschillende keren inventariseren in een proefvlak van een voorgeschreven grootte en alleen in een specifiek heidehabitat, heeft natuurlijk ook een keerzijde. Het is dan lastiger om gegevens met elkaar te vergelijken.

1.2 Heide & heidelandschap

De meeste Nederlandse heidevelden zijn ontstaan als vrij soortenarme erosielandschappen. Toch heeft zich daar een heel eigen levensgemeenschap ontwikkeld, met ook kenmerkende paddenstoelen. Niettemin is de heide bij mycologen geen favoriet biotoop, en er is ook vrij weinig bekend over de mycologische waarde van het heidelandschap. Uit welke voor paddenstoelen belangrijke elementen bestaat zo’n landschap? En hoe vergaat het daar de paddenstoelen onder de huidige milieudruk? En wat zijn de effecten van de vele beheermaatregelen, bedoeld om de heide te behouden en te herstellen? In dit afsluitende artikel proberen we bovenstaande vragen te beantwoorden.

Voor veel soortengroepen geldt dat de doorsnee droge heide een bijzonder soortenarm biotoop is. De grootste natuurwaarde zit in overgangen naar allerlei andere biotopen, ontstaan doordat er andere elementen aanwezig zijn in dit doorgaans zure, voedselarme landschap. Denk hierbij aan vennen, hoogveentjes, zandverstuivingen, leemopduikingen, bosranden, overgangen naar beekdalen en meer antropogene elementen zoals fietspaadjes, akkertjes en graslanden. In dit onderzoek is nadrukkelijk dit hele heidelandschap meegenomen, met uitzondering van de vennen en hoogveentjes zelf. Ook zijn duinheiden bekeken, hierin zijn vaak overgangen naar natte en droge duingraslanden aanwezig.

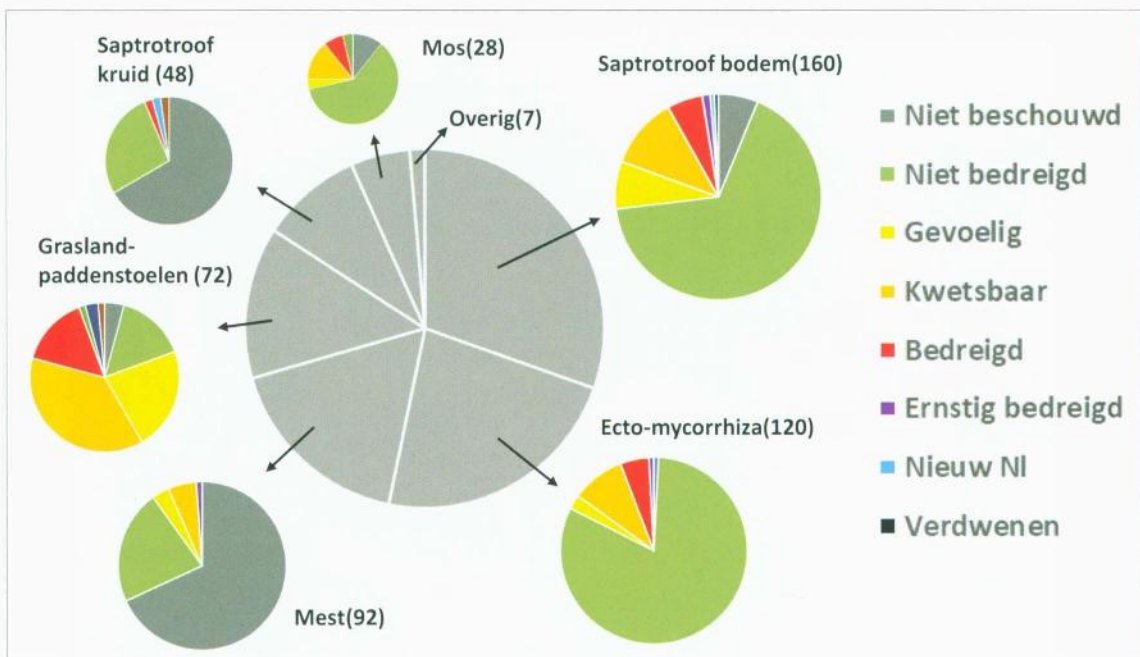
1.3 Wat hebben we gedaan?

De kwaliteit van de verzamelde gegevens was, zoals verwacht, zeer divers. Van het formulier is helaas weinig gebruik gemaakt, wat tot gevolg had dat we vaak moesten navragen welke heidetypen in het terrein aanwezig waren en in welk type de soorten gezien zijn. Ook hebben we verzamellijsten ontvangen als resultaat van een bezoek aan heide én bos. Er waren zelfs lijsten bij uit gebieden met heide in de naam, maar die al in het begin van de vorige eeuw compleet zijn bebost. Naast talloze losse waarnemingen kregen we ook complete inventarisaties, en zelfs lijsten uit gebieden die meerdere keren zijn geïnventariseerd. Jaarlijks hebben we alle districtscoördinatoren uit de provincies met heide aangeschreven, voor waarnemingen die niet rechtstreeks naar ons zijn toegestuurd. Van Martin Gotink (bestandsbeheerder) hebben we in maart 2021 de gegevens met habitatcode 5.0 t/m 5.9 uit de jaren 2018-2020 (het project is wegens droogte met een jaar verlengd) uit het waarnemingenbestand van de NMV gekregen. Als dat lijstjes waren met alleen de algemene codes 5.0, of alleen van heischraal grasland (5.6 en 5.7), is er contact opgenomen met de waarnemer; er moet immers wel heide voorkomen. Soms vielen lijsten dan weer af. Komt er een antwoord als 'nee er stond geen heide, maar even verderop wel maar dat is oude heide en daar stond niets', dan weet je dat je er niet in geslaagd bent je boodschap over te brengen. Want ook het (ogenschijnlijk) ontbreken van soorten is natuurlijk interessant. Uit de periode 2018-2020 is ook een lijst opgevraagd van de soorten die op Struikhei en Dophei zijn waargenomen.

We hebben per locatie één totaalijst van de paddenstoelen gemaakt. Als droge en natte heide in een gebied ruimtelijk gescheiden zijn, levert dat twee lijsten op. In de soortenlijst zijn de soorten die op hout groeien en kleine asco's die op boomblad of naalden groeien weggelaten, evenals de meeldauwen en de roesten. De lijsten van de gebieden met 10 of meer paddenstoelen, 69 stuks, zijn in een spreadsheet gezet en daarin is voor zover bekend ook de habitatcode aangegeven.

De interpretatie van deze gegevens moet met de nodige voorzichtigheid gebeuren. De soortenrijkdom van terreinen kan niet zomaar met elkaar vergeleken worden. De onderzochte gebieden verschillen sterk, bijvoorbeeld in grootte en intensiteit van waarnemen. Er is bijvoorbeeld ook een proefvlak van 1000 m² geïnventariseerd, maar wel diverse keren en over meer jaren. Het maakt ook nogal uit of een lijst afkomstig is van één of twee personen, of van een NMV-excursie met specialisten van diverse groepen. Ook realiseren we ons dat de scheiding tussen natte en droge heide niet door iedereen op dezelfde manier is aangebracht. Daarbij hadden we de grote pech dat het jaar 2018 ook nog eens heel erg droog was, waarbij de heide zelfs plaatselijk doodging.

Is het project geworden wat we ervan verwacht hadden? Er waren beslist mensen die het leuk vonden om in de heide naar paddenstoelen te kijken en daar een nieuw biotoop



Figuur 1: Verdeling van de ruim 500 waargenomen soorten op de heide over functionele groepen (grijze cirkel), en binnen deze groepen een onderverdeling in de mate van bedreiging (gekleurde cirkels). Tussen haakjes is het aantal soorten per groep weergegeven.

ontdekten met andere soorten dan ze gewend waren. In sommige provincies is dan ook flink geïnventariseerd. Maar voor velen was het ook een brug te ver. Lag het aan de biotoop met de vele kleine vruchtlichamen? NMV-excursies naar de heide konden niet op veel belangstelling rekenen. Ook zag je al snel mensen het omliggende bos in verdwijnen. Of waren het de veelal onbekende soorten die vaak alleen met behulp van een microscoop op naam gebracht konden worden? Ook de warme, droge zomers en daarna corona zullen eraan bijgedragen hebben dat er minder belangstelling was dan waar we op gehoopt hadden. Desondanks bieden de verzamelde gegevens een mooi beeld van het belang van het heidelandschap voor paddenstoelen.

2. Resultaten per functionele groep

In totaal zijn in de drie jaar ruim 500 soorten paddenstoelen waargenomen. Zowel Arnolds & Veerkamp (2008) als Arnolds et al. (2015) noemen een getal van 70 soorten die een optimum hebben in de heide. Het veel grotere soortenaantal dat gevonden is, komt onder meer door de talrijke waarnemingen van kleine ascomyceten op mest en op de heideplanten zelf, door het grote aantal soorten dat in overgangen naar andere biotopen is waargenomen, en door het voorkomen van veel soorten die de heide deelt met vooral voedselarme, zure bossen. De focus ligt dus minder op de kenmerkende heidesoorten, maar aan de andere kant is wel een goede indruk gekregen van het heidelandschap als geheel.

Vervolgens is op basis van informatie uit de standaardlijst (Arnolds & van den Berg 2013) een onderverdeling gemaakt in functionele groepen, zoals mestbewoners, mosbewoners en



Figuur 2. Gewoon veentrechtertje (oude naam *Phytoconis ericetorum*, nieuwe naam *Lichenomphalina umbellifera*). (Foto: Nico Dam)

ectomycorrhiza-soorten. De grote groep van saprotrofe soorten is verder verdeeld in bodembewonende soorten en soorten die op kruiden (inclusief heide) groeien. Verder is alleen voor Figuur 1 ook een groep ‘grasland-paddenstoelen’ afgesplitst door tamelijk arbitrair alle soorten uit de genera *Entoloma*, *Hygrocybe*, *Geoglossum*, *Clavaria* en *Clavulinopsis* en enkele kleinere genera samen te nemen. Sommige soorten zijn niet beperkt tot grasland of komen juist in de heide voor, maar voor de grote meerderheid geldt dat ze optimaal voorkomen in grasland en dat ze complexe, nog niet opgehelderde interacties met andere soortgroepen kunnen aangaan.

2.1 Saprotrofe soorten en parasieten

In de groep saprotrofe soorten en parasieten zijn 315 soorten waargenomen. Soorten op hout, naalden, boomblad en kegels, branden en roesten hebben we buiten beschouwing gelaten. Het grootste aandeel vormen de 216 (232) terrestrische soorten (St). Op kruiden en heide (Sk) zijn 62 (48) soorten waargenomen (er is een groep soorten die zowel op de grond als op de planten kan groeien, de getallen tussen haakjes zijn de getallen die gehanteerd zijn voor Figuur 1). Verder zijn er 28 soorten die een affiniteit hebben met mossen (Am). En het één keer waargenomen Gewoon veentrechtertje (*Lichenomphalina umbellifera*) is strikt genomen een licheneen (Li) en staat als bedreigd op de Rode lijst. De Okerknolcollybia en Dwergcollybia (*Collybia cookei* & *C. cirrhata*) zijn necrotrofe parasieten (Pn). Verder zijn 6 biotrofe parasieten (Pb) waargenomen, waaronder het zeer zeldzame Glad dikpootje



Figuur 3. Veenvlamhoed (*Gymnopilus fulgens*). (Foto: Nico Dam)

(*Squamanita contortipes*) dat parasiteert op Honinggeel mosklokje (*Galerina pumila*) en als 'gevoelig' op de Rode lijst staat.

Onder de 48 merendeels kleine soorten die strikt op kruiden en heide groeien zijn er drie nieuw voor Nederland, waaronder 2 soorten op Struikhei (zie 2.4) en *Tiarosporella paludosa* op Veenbies. Slechts één soort staat op de Rode Lijst: Bloedhuidje (*Phanerochaete sanguinea*) (BE) op Struikhei, maar voor meer dan de helft van de soorten is te weinig bekend over eventuele bedreiging. Kogelwerpertje (*Sphaerobolus stellatus*) (GE) is waargenomen op heidestruiken, maar ook op blad van Pijpenstrootje en op oude mest. Wel zijn er maar liefst 23 soorten vrij zeldzaam tot uiterst zeldzaam, of beter gezegd weinig waargenomen.

2.2 Terrestrisch saprotrofe soorten & graslandpaddenstoelen

Van de waargenomen terrestrische soorten staan er 97 (44%) op de Rode Lijst. Een groot deel van deze soorten valt binnen de groep van graslandpaddenstoelen (Figuur 1). Zevenenvertig soorten zijn vrij zeldzaam tot uiterst zeldzaam (stand 2021) en ook in deze groep zijn nieuwe soorten voor Nederland gevonden: vier nieuwe satijnzwammen (zie 2.3) en *Psilocybe gal-laeciae*.

Van de terrestrische soorten van de Rode lijst komen 36 soorten meer dan 2 keer voor. Die Rode Lijstsoorten hebben hun hoofdverspreiding in vier groepen habitats: voedselarme loof- en naaldbossen zoals Kleine bloedsteelmycena (*Mycena sanguinolenta*), Zilversteelsatijnzwam (*Entoloma turbidum*), Bosbrandvlamhoed (*Gymnopilus odini*) en Geurloze bosbrandvlamhoed (*G. decipiens*) (de twee soorten zijn niet altijd makkelijk te scheiden), en Grijsbruine zalmplaat (*Clitopilus caelatus*), heide en heischrale graslanden

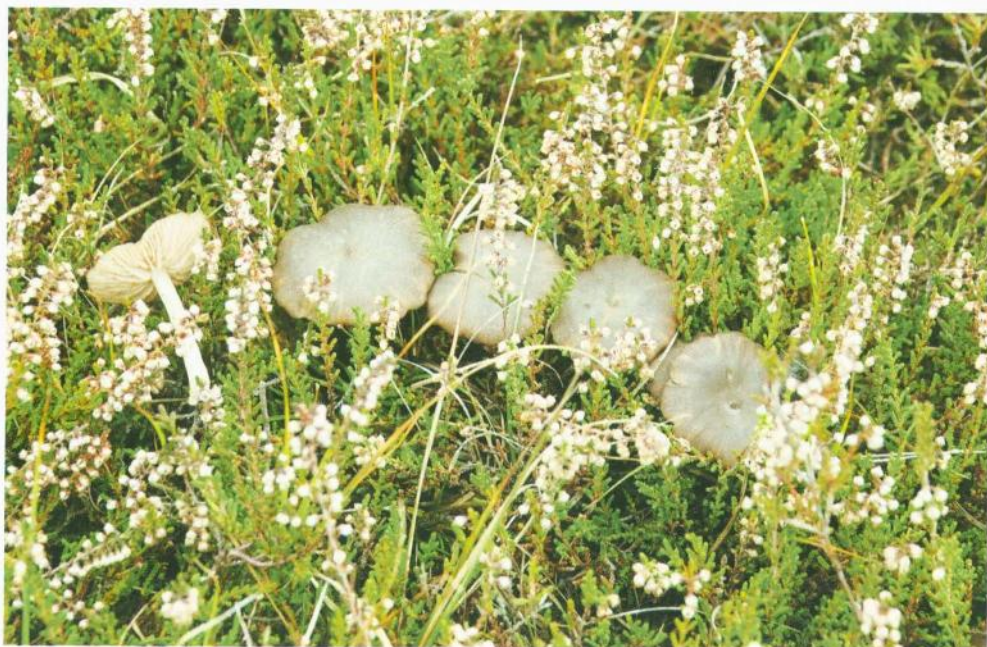
(5.0, 5.1 5.2 5.6 en 5.7), graslanden (7.2, 7.7 en 7.9) en de kustduinen (8.2). Het meest gemeld (>10 keer) in afnemende volgorde zijn Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*), Veenmycena (*Mycena megaspora*, Figuur 10), Heidekleefsteelmycena (*M. pelliculosa*), Veenvlamhoed (*Gymnopilus fulgens*, Figuur 3), Kleine bloedsteelmycena (*Mycena sanguinolenta*), Kleine grauwkop (*Lyophyllum tylicolor*), Veenmossatijnzwam (*Entoloma elodes*, Figuur 4) en Sterspoorsatijnzwam (*E. conferendum*).

In de geïnventariseerde gebieden met droge heide komen gemiddeld 1–4 soorten van de Rode lijst voor. In natte heide kan dit aantal oplopen naar 6–8 soorten. Ontwikkelt de heide zich in basenrijkere omstandigheden tot heischraal grasland, dan komen daar nog de graslandsoorten bij. Zo onderscheiden de minder zure heidegebieden aan de kust bij Bergen en Schoorl zich door het voorkomen van veel graslandsoorten als wasplaten, satijnzwammen en koraalzwammen. Enkele gebieden springen er qua aantal Rode lijst-soorten uit. Dit zijn Sellingen, Borgerweg (Groningen) met 14 soorten: hier vinden we droge alsmede natte hei en stukken met pijpenstrootje; Regte hei bij Goirle (Noord-Brabant) met 12 soorten in droge hei met heischrale stukken; Groot Zandbrink (Utrecht) met 13 soorten, een gebied met een deels gebufferde bodem met vochtige hei, pionier-heide en overgangen naar blauwgrasland; Grote heide bij Venlo met heide en heischrale graslanden met 18 soorten en de Leemputten bij Staverden, een vochtig gebied met een gebufferde bodem waar tijdens een excursie in de Binnenlandse Werkweek in Putten 20 Rode lijst soorten gevonden zijn.

2.3 Satijnzwammen gevonden tijdens het heideproject (auteur Machiel Noordeloos)

In heideachtige vegetaties, zowel droog als vochtig, komt een aantal karakteristieke satijnzwammen voor. In de Standaardlijst (Arnolds & Van den Berg, 2013) zijn achttien soorten vermeld die een voorkeur hebben voor deze habitats, waarvan een groot aantal ook tijdens het heideproject zijn gevonden. De Heidesatijnzwam (*E. fernandae*), één van de meest al-

Figuur 4. Veenmossatijnzwam (*Entoloma elodes*) op het Leersumse Veld, Utrecht (Foto: Bart van den Berg)



gemene soorten van de heide, lijkt een lichte voorkeur te hebben voor de droge heide, maar komt toch ook regelmatig voor in de vochtiger plekken. Deze soort komt voornamelijk laat in het seizoen en kan dan bij duizenden gevonden worden op de heide, bijvoorbeeld op het Caitwickerzand. De soort is op zich gemakkelijk te herkennen aan de iets ruwe tot fijnschubbige hoed en bruine kleur. Arnolds & Noordeloos (1979) beschreven rond deze soort een aantal nieuwe soorten, waarvan recent moleculair onderzoek heeft uitgewezen dat een aantal daarvan als synoniemen moeten worden beschouwd: de Zilverige heidesatijnzwam (*E. argenteostriatum*), Rondsporige heidesatijnzwam (*E. defibulatum*), Geelsteelsatijnzwam (*E. xanthocaulon*), en de Gladsteelsatijnzwam (*E. psilopus*) moeten dus weer van de lijst van Nederlandse soorten worden afgevoerd. Alleen de Streepsteelheidesatijnzwam (*E. acidophilum*) en Konijnenholsatijnzwam (*E. cuniculorum*) zijn overeind gebleven als goede soorten, die o.a. op basis van de maat van de sporen te onderscheiden zijn. Soorten van heischraal grasland, zoals de Fijnschubbige satijnzwam (*E. jubatum*), de Okervoetsatijnzwam en zijn variëteiten (*E. vinaceum*) zijn niet aangetroffen; de Zilversteelsatijnzwam (*E. turbidum*) die enkele decennia geleden redelijk vaak werd gevonden, is nu slechts tweemaal gevonden. Dit bevestigt het vermoeden dat deze soorten erg gevoelig zijn voor stikstofbelasting en/of verzuring.

In pijpenstrootjesvelden, die er op het eerste oog niet zo aantrekkelijk uitzien voor paddenstoelen, komen toch allerlei interessante soorten voor, waaronder satijnzwammen. Op dode resten van pijpenstrootje kun je de Pijpenstrosatijnzwam (*E. moliniophilum*) vinden, een soort die binnen de satijnzwammen een bijzonder geïsoleerde plek inneemt met o.a. uitgesproken cheilo- en pleurocystiden. Oorspronkelijk beschreven uit België, blijkt deze soort ook in Nederland voor te komen. Opvallend waren de vondsten van de Veenmossatijnzwam (*E. elodes*). Deze soort, waarvan in het eerste deel van de Flora Agarica Neerlandica (Noordeloos, 1988) nog wordt gezegd dat hij vooral voorkomt in levend hoogveen, blijkt in vochtige heiden vrij veel voor te komen, met meer vindplaatsen dan er uit hoogveen bekend zijn. De soort blijkt nogal variabel, en kan ook een bruine lamelsnede hebben. Deze werden als de Bruingerande satijnzwam (*E. fuscomarginatum*) gedetermineerd, maar die soort blijkt echter geheel binnen de variabiliteit van *E. elodes* te vallen en wordt nu als synoniem daarvan beschouwd. Kleine exemplaren worden soms voor de Donkere kegelsatijnzwam (*E. inutile*) aangezien, een soort die veel zeldzamer blijkt te zijn dan we dachten. Mirjam Veerkamp vond in de natte heide van Heidestein de 'echte' Genavelde cystidesatijnzwam (*E. cocles*). Deze soort, die in de literatuur nogal eens verkeerd is geïnterpreteerd, kon mede door de vondst van dit materiaal beter worden omschreven, en het materiaal is opgenomen in een recent verschenen artikel waarin *E. cocles* door middel van een neotype voor eens en altijd goed is vastgelegd (Noordeloos et al., 2022). Andere bijzondere en zeldzame soorten die het heideproject heeft opgeleverd, zijn de vrij zeldzame maar goed te herkennen Vezelkopsatijnzwam (*E. hispidulum*), en de Klokhoedsatijnzwam (*E. velenovskyi*), beide van slechts een enkele vondst.

De lijst van het heideproject omvat verder een aantal soorten die hun optimum hebben in graslanden, maar die ook in bijvoorbeeld heischraal grasland gevonden worden, zoals de Dikplaatsatijnzwam (*Entoloma clandestinum*), synoniem Tepelsatijnzwam (*E. papillatum*), diverse staalsteeltjes uit het complex van de Zwartsneesatijnzwam (*E. serrulatum*, *E. querquedula*, en *E. caesiocinctum*), de Blauwplaatsatijnzwam (*E. chalybaeum*) en de Blauwzwarte satijnzwam (*E. corvinum*).



Figuur 5. *Entoloma violaceoserrulatum*. (Foto: Egil Bendiksen)

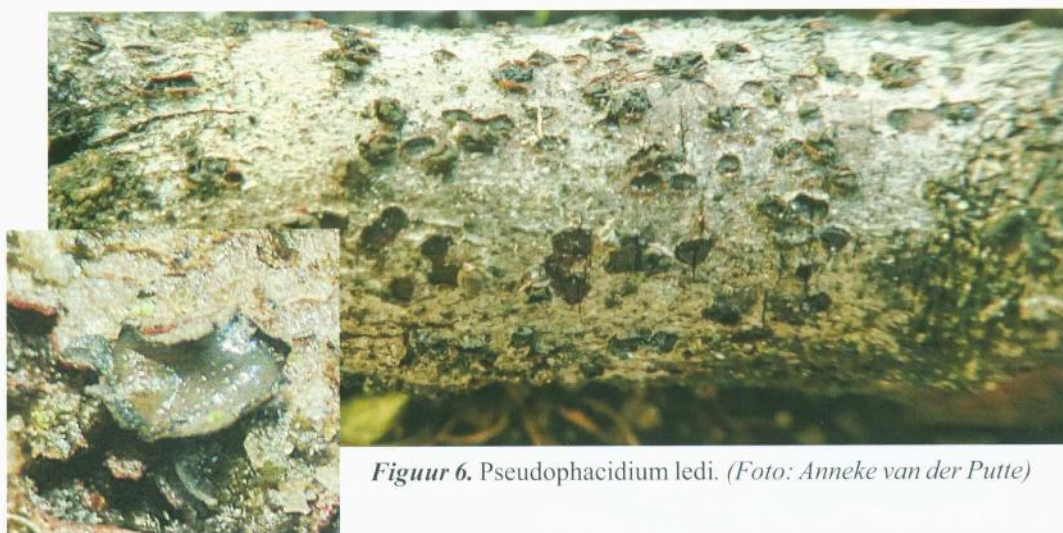
Tijdens de werkweek in Putten in 2019 werden de Leemputten in Staverden bezocht. Dit bijzondere terrein is natuurlijk al goed bekend door het werk van o.a. Wouda (2014). Mede dankzij de aanwezigheid van enkele satijnzwam-liefhebbers wisten we een aantal zeer bijzondere soorten te vinden, die inmiddels ook met barcodering zijn bevestigd. Naast de bekende, maar zeldzame Molenaarsatijnzwam (*E. prunuloides*) en de Blauwe molenaarsatijnzwam (*E. bloxamii*, correcte naam: *E. madidum*; zie Morgado et al. 2013), kwamen uit de leemputten ook de Citroensteelsatijnzwam (*E. chloropolium*) en de Violetgroene satijnzwam (*E. violaceoviride*) tevoorschijn, waarvan we maar enkele met zekerheid bekende vondsten in Nederland hebben. Ook vonden we daar het Geelplaatstaalsteeltje (*E. xanthochroum*), een soort die sterk lijkt op de eveneens zeldzame Gele satijnzwam (*E. formosum*). Uit onderzoek blijkt dat deze soorten heel nauw verwant zijn, en dat de Geelplaatsatijnzwam wellicht als een variëteit van de Gele satijnzwam moet worden opgevat. Al deze vondsten zijn ook met een barcode gecontroleerd. In hetzelfde gebied werden zowaar ook vier nieuwe soorten voor Nederland aangetroffen, die nog geen Nederlandse naam hebben, nl. *E. violaceoserrulatum* (Figuur 5), die zoals de naam aangeeft, op de Zwartsneesatijnzwam lijkt, maar in een aantal opzichten, o.a. de structuur van de lamelsnede, verschilt. *Entoloma isborscanum*, die recent beschreven is uit Rusland, is een staalsteeltje met een blauwzweem in de steel en een sterk vezelige, middelbruine hoed, die een paar jaar geleden is ontdekt in Zuid-Limburg, en die nu ook in Staverden is gevonden. De derde nieuwkomer is *Entoloma minutigranulosum*, een ander bruin staalsteeltje met fijnkorrelig hoedje. De Sneeuwvloksatijnzwam (*E. sericellum*),

wordt door velen beschouwd als een soort die je in het veld kunt herkennen, en als zodanig staat dat ook in de Verspreidingsatlas. Echter, de soort kent zeker drie dubbelgangers, die microscopisch te onderscheiden zijn. Een ervan is *Entoloma cuboidalbum*, die recent in Nederland is aangetroffen. Deze soort heeft, zoals de naam suggereert, sporen die iets neigen naar kubusvormig. In de Leemputten vonden we een dubbelganger die nog niet beschreven is, en waar nog nader onderzoek naar wordt gedaan. Wellicht zullen velen het betreuren dat ook deze karakteristieke witte satijnzwam voortaan moet worden meegenomen om microscopisch te worden gecontroleerd. In één van de volgende Coolia's zal op deze nieuwe soorten in detail worden ingegaan. Het moge duidelijk zijn dat heide in de breedste zin, van vochtig tot droog, voor satijnzwammen een schatkamer blijkt te zijn.

2.4 Soorten op heideplanten

Struik- en dophei zijn houtige planten, je zou dus verwachten dat je hierop allerlei paddenstoelen kan vinden. In de praktijk blijkt dat nogal tegen te vallen, schreef Nico Dam in ons vorige heidestuk (Veerkamp et al., 2018). Voor sommigen een reden om net als Nico fanatiek te gaan zoeken. In Tabel 1 staat een overzicht van de tijdens het project waargenomen soorten gerangschikt naar morfologisch-taxonomische groep. Het Bramenstippelkogeltje (*Lophiotrema rubi*) is als enige soort op Dophei gevonden, de andere soorten komen van Struikhei. Nieuw voor Nederland is de op de Hoge Veluwe waargenomen korstzwam *Acanthobasidium norvegicum*. De soort is behalve van Struikhei ook bekend van takjes van de Dwergberk, en van *Rhododendron tomentosum*, Adelaarsvaren en bramen (Larsson & Ryvarden, 2021). De andere waargenomen korstzwammen komen vrij tot zeer algemeen op allerlei soorten loof- en naalddhout voor. Van de trilzwammen is vooral de Wortelende druppelzwam (*Ditiola radicata*) een opmerkelijke vondst. Deze is zelfs driemaal gevonden, tweemaal op de Hoge Veluwe en één keer tijdens het Cristellaweekend in de Bakkeveense duinen. Er waren slechts twee vondsten van bekend, één uit 1923 van Den en één uit 1989 van een onbekend substraat. Overigens loopt naar deze soort nog nader onderzoek.

Heideviltmollisia (*Belonopsis obscura*) is door Nico Dam in een kader in ons heideartikel aan jullie voorgesteld. Er stonden op dat moment twee stippen van oudere waarnemingen op de Verspreidingsatlas en zelf had hij de soort in het voorjaar voorafgaand aan dit onderzoek



Figuur 6. *Pseudophacidium ledi*. (Foto: Anneke van der Putte)

Bag	Crepidotus epibryus	Btr	Helicogloea vestita
Bag	Crepidotus variabilis	Btr	Oliveonia citrispora
Bag	Gymnopus androsaceus	Btr	Tulasnella albida
Bag	Mycena pelliculosa	Btr	Tulasnella violacea
Bco	Acanthobasidium norvegicum	Ahe	Belonopsis obscura
Bco	Athelia epiphylla	Ahe	Godronia cassandrae
Bco	Athelia decipiens	Ahe	Lachnum virgineum sl.
Bco	Botryobasidium subcoronatum	Ahe	Mollisia cinerea
Bco	Hyphodontia granulosa	Ahe	Mollisia fusca
Bco	Phanerochaete sanguinea	Ahe	Pseudophacidium ledi
Bco	Sistotrema brinkmannii	Alo	Lophiotrema rubi
Bco	Stereum ochraceoflavum	Alo	Pleospora penicillus
Bga	Sphaerobolus stellatus	Apy	Hilberina caudata
Btr	Ditiola radicata	Apy	Synaptospora petrakii

Tabel 1: Soorten waargenomen op Dop- en Struikhei, met daarvoor de code voor de morfologische groep (Arnolds & van den Berg, 2013).

op de Hoge Veluwe in twee atlasblokken gevonden. Je denkt dan al gauw: ‘daar zal wel weinig naar gekeken zijn’, maar zijn voorspelling dat het aantal stippen na dit project minstens vertienvoudigd zal zijn is bij lange na niet uitgekomen. Het waren er slechts drie (en 8 km-hokken).

Uit de Bakkeveense duinen komt de enige vondst van Nederland van *Pseudophacidium ledi* (Figuur 6), een soort die elders (Eriksson, 2009) behalve op Struikhei ook gevonden is op *Rhododendron tomentosum*, Rijsbes en Jeneverbes. Anneke van der Putte vond op de Mookerhei de parasiet Grootsporig zwermkommetje (*Godronia cassandrae* (Figuur 7). Er staat slechts één oudere vondst uit 1969, op Bosbes, op de Verspreidingsatlas.

Een soort die vrij regelmatig (12 locaties) is gevonden, is het Gewoon franjekelkje (*Lachnum virgineum*), een soort die kennelijk door meer mensen herkend wordt. De soort groeit aan de basis van dode heidetakken die in het mos staan. Ruig muurspoorbolletje (*Pleospora penicillus*) staat als zeldzaam te boek en wordt elders op kruiden gevonden. Ook *Synaptospora petrakii* is nieuw voor Nederland en waargenomen op de Hoge Veluwe. Verzonken ruigkogeltje (*Hilberina caudata*) groeit elders op takken en bast van loofhout en is



Figuur 7. Grootsporig zwermkommetje (*Godronia cassandrae*). (Foto: Anneke van der Putte)



Figuur 8. *Mestborstelbekertje* (*Cheilymenia stercorea*). (Foto: Anneke van der Putte)

eenmaal gemeld van Den, maar is ook opgegeven van Braam en Pijpenstrootje.

Conclusie: op Struikhei zijn verschillende nieuwe en zeldzame soorten voor Nederland gevonden. Je kan er zowel houtbewonende soorten als soorten die elders op kruiden groeien aantreffen. Maar het blijft een kwestie van goed zoeken op dit droge substraat.

2.5 Mestsoorten

Bij het beheer van heidevegetaties worden tegenwoordig steeds vaker grote grazers ingezet om de verruiging ten gevolge van de stikstofdepositie tegen te gaan. Deze dieren produceren mest met een hoog gehalte aan vezels, die zeer rijk kan zijn aan paddenstoelen en daardoor in belangrijke mate bijdraagt aan de biodiversiteit op de heide.

Tijdens dit onderzoek zijn 92 soorten op grove mest aangetroffen. Dat is 33% van de op dit moment (maart 2022) in Nederland bekende soorten met affiniteit voor mest. 25% procent van de waargenomen soorten behoort tot de plaatjeszwammen en de overige 75% tot de groep van de zakjeszwammen waarbij vooral kleine kernzwammen (pyrenomyceten) en bekerzwammen sterk vertegenwoordigd zijn. Dat is ongeveer vergelijkbaar met de landelijke verdeling van de mestsoorten over deze groepen (Ozinga et al., 2013). Het determineren van deze kleine ascomyceten is een studie op zich en het relatief hoge aandeel in dit heideproject is te danken aan Kees Roobeek die voor dit project tussen Bergen en Schoorl speciaal naar ascomyceten op mest in de heide heeft gekeken (Roobeek, 2020). Maar ook elders zijn regelmatig soorten van mest gemeld, maar daar ligt het accent op de meer opvallende soorten. Van Den Treek en het Leersumse Veld (Utrecht) zijn respectievelijk 8 en 9 soorten gemeld, Van Jilts Dijkshede en een heide bij Sellingen (Groningen) zijn respectievelijk 9 en 11 soorten gemeld. Veel waargenomen soorten zijn Mestborstelbekertje (*Cheilymenia stercorea*, Figuur 8), Donzig breeksteeltje (*Conocybe pubescens*), Mestkaalkopje (*Deconica coprophila*), Franjevlekplaat (*Panaeolus papillionaceus*) en Kleefsteelstropharia (*Stropharia semiglobata*). In totaal zijn 9 soorten van de Rode Lijst (Arnolds & Veerkamp, 2008) waargenomen: Geringde korrelinktzwam (*Coprinopsis ephemeroïdes*, KW), Hoeksporige inktzwam (*C. filamentifer*, GE), Geringde inktzwam (*C. sterquilinus*, EB), Roze mestschijfje (*Iodophanes carneus*, KW), Mestbekerzwam (*Peziza fimeti*, GE), Kleine speldenprikzwam (*Poronia ericii*, KW), Grote speldenprikzwam (*P. punctata*, KW), Vlokkige mestfranjehoed (*Psathyrella hirta*, KW) en Kleefsteelstropharia (*Stropharia semiglobata*, KW).

Volgens de bijgestelde zeldzaamheidklassen (2021) valt 60% van de waargenomen mestpaddenstoelen in de klasse zeer zeldzaam (zzz) tot vrij zeldzaam (z). Mestpaddenstoelen zijn vaak beperkt tot natuurgebieden en gaan daar gemiddeld vooruit (Ozinga et al., 2013), maar het grote aantal zeldzame soorten binnen deze groep geeft ook aan dat er nog weinig mensen naar kijken.

2.6 Ectomycorrhiza-soorten

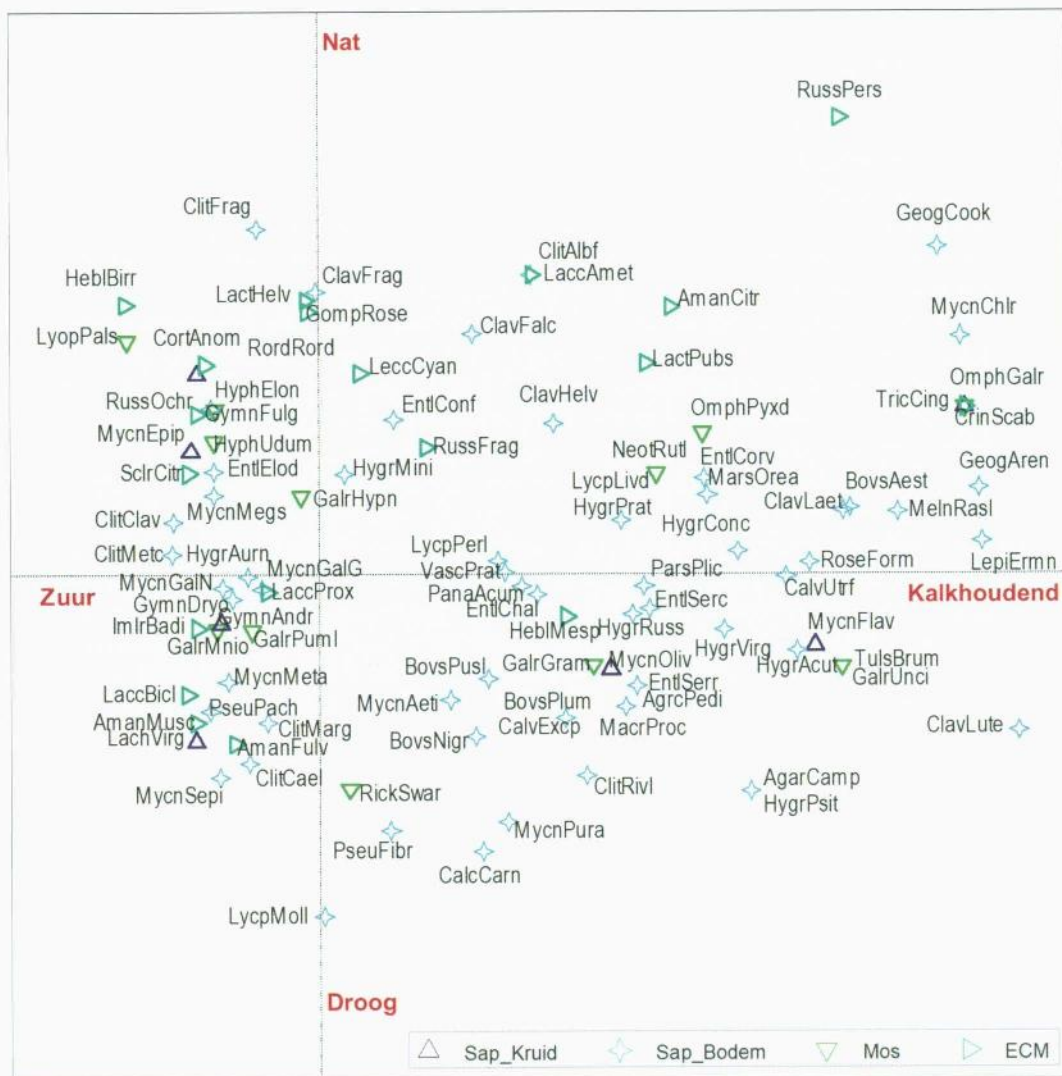
Binnen het heideproject zijn 120 ectomycorrhizasoorten gemeld. Ze groeien bij solitaire bomen op de heide, bomen langs de randen van de heide en bij opslag van jonge bomen. Zoals te verwachten zijn dit vooral soorten kenmerkend voor voedselarme, zure zand en leembodems, die bij Eik, Berk en Den groeien. Er zijn 21 soorten van de Rode lijst aangetroffen waarvan de Bruine ringboleet (*Suillus luteus*, GE) het meest (6×) is waargenomen. De meeste soorten zoals Bruinschubbige gordijnzwam (*Cortinarius pholideus*, BE) en Gegordelde berkengordijnzwam (*C. bivelus* BE) zijn één tot twee keer waargenomen. Onder boomopslag in heidevelden heeft zich nog geen strooisellaag ontwikkeld. Op de voedselarme bodem zou je, net als bijvoorbeeld in stuifzanden of op afgegraven bodem, veel bijzondere mycorrhiza-soorten verwachten. Het is dus opmerkelijk dat de mycoflora grotendeels beperkt blijft tot algemenere soorten. Als het microklimaat iets vochtiger is door een hogere bedekking van oudere bomen (boomheide), dan kan het aandeel aan bedreigde soorten wel iets hoger zijn, met name als de bodem wat lemig of kalkhoudend is (Ozinga et al., 2013). Dergelijke boomheiden waren geen onderdeel van dit project, maar kunnen wel een waardevol onderdeel vormen van het heidelandschap.

3. Soortensamenstelling in relatie tot de standplaats

3.1 Analyse van gradiënten in soortensamenstelling

Zowel binnen een terrein als bij een onderlinge vergelijking van terreinen valt op dat op ogenschijnlijk dezelfde standplaatsen toch heel andere soorten paddenstoelen voorkomen. We hebben verkend in hoeverre deze verschillen samenhangen met enkele milieufactoren. Hiervoor hebben we gebruik gemaakt van ordinatie-modellen (DCA en CCA) met behulp van het programma Canoco5 (Ter Braak & Šmilauer 2018). Met deze techniek worden gebieden op basis van de overeenkomst in aangetroffen soorten geordend langs denkbeeldige gradiënten, en wordt gekwantificeerd met welke milieufactoren deze gradiënten samenhangen. Deze methode, die veel in de vegetatiekunde wordt gebruikt, heeft het voordeel dat een grote set van soorten gezamenlijk geanalyseerd kan worden. Eén van de resultaten van dergelijke analyses is een figuur (een 'ordinatie-diagram') waarin de soorten geplaatst worden op basis van hun zwaartepunt (optimum) in de mate van voorkomen langs de gevonden gradiënten.

Er zijn tijdens dit onderzoek geen metingen gedaan aan milieucondities en per gebied is slechts aangegeven of er al dan niet sprake was van de aanwezigheid van verschillende biotopen (meerdere opties per gebied mogelijk): droge heide, natte heide, heischraal grasland, oude hei, kalkhoudende bodems (in de duinen of door bekalking), bosopslag. Om de betrouwbaarheid van de resultaten te vergroten, is een selectie gemaakt uit de basisdata. Gebieden zijn niet meegenomen als er alleen losse waarnemingen zijn verzameld of als er minder dan 10 soorten zijn aangetroffen. Daarnaast zijn diverse soorten en soortgroepen weggelaten uit de analyse: soorten met slechts 1 waarneming, kleine ascomyceten, mest-



Figuur 9: Een ordinatiediagram met het voorkomen van een selectie van paddenstoelensoorten langs de twee belangrijkste gevonden milieugradiënten. In de figuur wordt met verschillende symbolen onderscheid gemaakt tussen vier functionele groepen: Saprotroof op kruiden, Saprotroof op de bodem, Saprotroof en parasitair op mossen, en ectomycorrhiza-vormers. De afkortingen van de soorten zijn gebaseerd op een combinatie van de eerste letters van geslachtsnaam en soortnaam. De volledige namen staan in Bijlage 1.

paddenstoelen, saprotrofe soorten op hout, parasieten en lastig herkenbare soorten. Op basis hiervan is een dataset samengesteld met 67 lijsten en 209 soorten. Doordat de basisdata vrij grof zijn, moeten de resultaten voorzichtig geïnterpreteerd worden.

Figuur 9 geeft een samenvattend ordinatiediagram (CCA) met daarin een selectie van paddenstoelensoorten met de duidelijkste relatie met de twee belangrijkste milieugradiënten (honderd soorten met de beste fit in het model). De horizontale as geeft van links naar rechts

een gradiënt weer van zure bodems naar licht kalkhoudende bodems (duinheide, heischrale graslanden en bekalke heide). De verticale as geeft de variatie van droge naar natte heide weer. De positie van de soorten geeft aan waar ze hun zwaartepunt hebben (hoogste trefkans) langs deze twee gradiënten. In de rechterkant van de figuur zitten diverse soorten met een voorkeur voor duinheide op licht kalkhoudende bodem. Bij een analyse waarin de duinheides weggelaten werden, kwam deze gradiënt ook naar voren, maar dan iets minder sterk (figuur niet opgenomen). Verder zitten rechts in de figuur soorten met een voorkeur voor iets minder zure bodems (vaak met een zwaartepunt in heischrale graslanden).

Voor de plantengroei zijn drie factoren vaak bepalend voor de soortensamenstelling: vochthuishouding, voedselrijkdom en zuurgraad. Op de heide zijn voedselrijke bodems grotendeels afwezig, en door het ontbreken van een duidelijke gradiënt heeft voedselrijkdom dan ook geen grote invloed op de soortensamenstelling. Dat geldt dus wel voor de vochthuishouding en de zuurgraad, een overeenkomst met de plantengroei.

Het canoco-diagram laat een sterke overlap zien tussen de soorten van diverse standplaatsen. Zo staat de toch doorgaans vrij droog groeiende Geelwitte russula (*Russula ochroleuca*) temidden van vochtminnaars als Veenvlamhoed en Veenmossatijnzwam. In het veld zullen deze soorten vaak wel op bodems met verschillende vochtcondities hebben gegroeid, maar de meeste waarnemers hebben niet op zo'n kleine schaal onderscheid gemaakt. Door deze overlap in de basisdata komen de gevonden gradiënten minder goed uit de verf dan dat ze in werkelijkheid zijn. Of omgekeerd: als we zelfs uit de tamelijk grove basisdata tamelijk duidelijke gradiënten kunnen afleiden, is de kans groot dat deze in werkelijkheid een nog grotere rol spelen.

3.2 Soortenrijkdom in samenhang met vocht en zuurgraad

Om de betekenis van de middels de ordinatie gevonden gradiënten beter in beeld te brengen, is een tweede benadering toegepast. De lijsten met waarnemingen zijn gegroepeerd naar zuurgraad en vochttoestand. Hiervoor is uitgegaan van de ecocodes die in de standaardlijst voor elke soort worden vermeld (Arnolds & van den Berg, 2013). Dit is gedaan voor alle soorten, met uitzondering van mycorrhiza-paddenstoelen, mestbewoners en microfungi op voornamelijk struikheide. Hierdoor verminderde het aantal gebruikte lijsten van 69 naar 59. Van de 269 soorten, kregen er zodoende 211 een indicatie voor zuurgraad (zuur, zwak zuur en/of basenrijk) en 69 soorten werden gekenmerkt als indicatief voor natte bodem.¹ Vervolgens zijn de soortenlijsten eerst ingedeeld in 3 zuur-toestanden, die vervolgens weer onderverdeeld zijn in soortenlijsten van droge heide (met meer dan 5× zo veel droge soorten als natte), natte heide (met minder dan 2× zo veel droge als natte) en een tussencategorie. Vervolgens zijn enkele statistieken berekend op basis van de 269 soorten (tabel 2).

Het eerste dat opvalt is dat er maar 11 soorten zijn die grotendeels beperkt zijn tot de soortenlijsten van natte heide, in het vervolg aangeduid als kenmerkende soorten. Hier tegenover staat een groep van meer dan 200 soorten die overal voorkomen, of voornamelijk danwel uitsluitend uit de lijsten van matig vochtige tot droge bodem zijn gemeld. Voorbeelden van kenmerkende soorten staan in Tabel 3. Vanwege het gering aantal kenmerkende soorten is er binnen de 'natte' groep geen onderscheid gemaakt tussen subgroepen van zure of juist basenrijke bodem. Van de 11 kenmerkende soorten staan er 9 op de Rode Lijst, wat aangeeft dat de natte heide in zijn geheel als een bedreigd biotoop wordt gezien. Dat is wellicht het

1. N.B. Voor paragraaf 3.2. is een ietwat andere selectie van soorten en tabellen gebruikt dan voor par. 3.1.



Figuur 10. *Veenmycena* (*Mycena megaspora*) op de *Kampina*, Noord-Brabant. (Foto: Emma van den Dool)

geval, maar bij nadere beschouwing valt wel op dat in bijna elke natte heide wel *Veenmycena* (*Mycena megaspora*) en *Sterspoorsatijnzwam* (*Entoloma conferendum*) te vinden zijn, en als er veenmos is, ook *Veenmosgrauwkop* (*Lyophyllum palustre*). In Tabel 2 worden wel maar liefst 66 Rode lijst-soorten gemeld voor de ‘natte’ lijsten. Dat betreft voor een deel soorten die ook op drogere bodems kunnen voorkomen en voor een deel ‘droge’ soorten die op de ‘natte’ lijst zijn gekomen omdat ook drogere terreindelen zijn meegenomen. Met name het hoge aandeel graslandpaddenstoelen valt op, vrijwel allemaal zuurgevoelige soorten die wellicht profiteren van de minder sterke uitspoeling van calcium en magnesium op relatief natte bodems.

Voor de zuurgraad valt vooral op dat het aantal soorten toeneemt naarmate de bodem minder zuur oftewel basenrijker is. Het totaal aantal soorten op de ‘basenrijke’ lijsten is dubbel zo hoog als dat op de ‘zure’ lijsten, ondanks dat er meer zure lijsten zijn dan basenrijke (Tabel 2). Nog duidelijker is het verschil in aantal Rode lijst-soorten, zeker als alleen de ‘droge’ lijsten worden vergeleken. Slechts vier waargenomen soorten komen vrijwel alleen op de zure lijsten voor, en nog eens tien soorten op zowel de zure als de zwak zure lijsten. Hier staat tegenover dat maar liefst 30 soorten vrijwel alleen op de basenrijke lijsten staan. Hierbij moet nog worden bedacht dat er heel veel ruis in de data zit, waarbij de vervuiling van de zure lijsten met basenrijke soorten veel groter is dan andersom. Strikt beschouwd zijn er eigenlijk maar vier bedreigde soorten die waargenomen zijn op de zure heide, waarvan één soort er min of meer toe beperkt is (Oranje mosklokje, *Galerina calyptrata*), één soort ook op minder zure bodem is waargenomen (Kleine bloedsteelmycena) en 2 soorten op door mest of urine beïnvloede plekken voorkomen (Kleine grauwkop & Klein oranje zandschijfje,



Figuur 11. Wit heidetrechtertje (*Omphalina mutila*). (Foto: Nico Dam)

Byssonectria aggregata). Twijfelgevallen zijn nog Heidekleefsteelmycena (*Mycena pelliculosa*) en Heideknotszwam (*Clavaria argillacea*). Deze staan wel veel op de zure lijsten, maar mijden de meest verzuurde bodems. Aangezien het grootste oppervlak van de heide droog en zuur is, is het aannemelijk dat hier het beeld van veel mycologen vandaan komt dat er op de heide ‘niets te vinden is’.

De soortenlijsten van basenrijke bodems komen onder meer van heide op leem, experimenteel bekalkte proefvlakken en uit de duinen. Op deze lijsten staat een grote hoeveelheid graslandsoorten. Het is niet duidelijk wat de afzonderlijke betekenis is van de minder zure bodem, en het contrast tussen het moeilijk afbreekbare heidestrooisel en de beter afbreekbare grasresten. Het gaat enerzijds om enkele algemene graslandsoorten zoals Paarse schijnridder (*Lepista nuda*) en allerlei buikzwammen. En anderzijds om een flink aantal klassieke pad-

Tabel 2: Statistieken van 4 typen soortenlijsten met 10 of meer soorten, die zijn onderscheiden op basis van de milieuvoorkeuren uit de standaardlijst (Arnolds & van den Berg, 2013). Zuur: minstens 2x zo veel soorten van zure bodem (codes 1.7, 2.2, 3.1, 3.5, 4.9, 5.1 t/m 5.3, 5.5, 6.1, 6.2) dan van basenrijke bodem (codes 1.2, 1.4, 1.5, 1.6, 2.3, 2.6 en 3.3., 5.6, 5.7, 6.0, 6.3, 6.4, 6.7, 6.8, 7.2 t/m 7.6, 7.9, 8.1, 8.2, 8.4). Basenrijk: meer soorten van basenrijke bodem dan van zure bodem. Zwak zuur: alle tussenliggende lijsten. Nat: zie paragraaf 3.2. Getallen tussen haakjes: kenmerkend voor zowel het betreffende type als het aangrenzende type. De aantallen zijn de totalen voor alle soortenlijsten van dat type. Kenmerkende soort = soort met duidelijk optimum in dit type soortenlijst.

	Zuur	Zwak zuur	Basenrijk	Nat
Aantal lijsten	25	14	20	19
Aantal soorten	109	124	217	165
Aantal kenmerkende soorten	4 (+10)	0 (10+16)	30 (+16)	11
Aantal Rode Lijstsoorten	33	40	75	66

Bodemtype	Kenmerkende soorten
Zuur	<i>Galerina calytrata</i> <i>Rhodocollybia butyracea</i> <i>Clitocybe vibecina</i> <i>Clitocybe metachroa</i>
Zwak zuur	<i>Mycena cinerella</i> <i>Clitocybe clavipes</i> <i>Panaeolus acuminatus</i> <i>Hygrocybe insipida</i>
Basenrijk	<i>Agrocybe pediades</i> <i>Bovista nigrescens</i> <i>Hygrocybe conica</i> <i>Entoloma serrulatum</i>
Nat	<i>Mycena megaspora</i> <i>Hypholoma elongatum</i> <i>Entoloma elodes</i> <i>Entoloma conferendum</i>
Pionier	<i>Geoglossum arenarium</i> <i>Sarcoleotia platypus</i> <i>Aleuria congrex</i> <i>Lichenomphalina umbellifera</i>

Tabel 3: Enkele soorten die duidelijk meer voorkwamen in lijsten van heide van zure, zwak zure of basenrijke heide, of van natte bodems. Ook zijn voorbeelden van waargenomen pioniersoorten toegevoegd.

denstoelen van schrale graslanden, met name wasplaten, satijnzwammen, knotszwammen, koraalzwammen en aardtongen. In deze laatste groep zitten verreweg de meeste rode lijst soorten (zie Figuur 1 aan het begin van dit artikel).

Een groep soorten die nog apart aandacht verdient, zijn de pioniersoorten. Ook hier geldt dat op zure bodems de diversiteit gering is. Maar een aantal soorten profiteert van de nog weinig verzuurde bodem die vrijkomt na het afgraven van de nutriëntenrijke bovenlaag van landbouwgrond. Hierdoor zijn nieuwe kansen ontstaan voor zeldzaamheden als Gewoon veentrechttertje (*Lichenomphalina umbellifera* oftewel *Phytoconis ericetorum*), Wit heidetrechttertje (*Omphalina mutila*, Figuur 11), Blauwgroen trechttertje (*O. chlorocyanea*), Honingkleurig trechttertje (*Rickenella mellea*), Kamsporige oranje bekerwam (*Aleuria congrex*), Roodbruin kleikussentje (*Boudiera areolata*, met dank aan Eduard Osieck voor de determinatie) en Gesteeld veenknoopje (*Sarcoleotia platypus*). Vooral de combinatie van voedselarme, vochtige en niet verzuurde bodem is voor deze soorten zeer gunstig, en het loont de moeite dergelijke plekken extra goed af te speuren. Temeer daar de ervaring waarschijnlijk tijdelijk is en weer afneemt zodra het omzetten van landbouwgrond naar heide is voltooid.

4. Paddenstoelen & heidebeheer

Samengevat is het heidelandschap soortenrijker dan uit het aantal kenmerkende soorten kan worden afgeleid, en bevindt het grootste deel van de meer bijzondere soorten zich in de vochtige en/of minder zure delen van het landschap. De voorkeur voor vochtige terreinen kan versterkt zijn door de droge weersomstandigheden, maar duidelijk is wel dat natte heide soortenrijker is dan droge heide. Opvallend is dat meer dan 90% van de gevonden Rode lijst-soorten op zwak zure tot basenrijke bodem voorkomt (duidelijk kalkhoudende bodems komen in het heidelandschap nauwelijks voor). Niet of minder verzuurde bodems met veel bijzondere paddenstoelen zijn vooral gevonden op de volgende plekken:

- Veelal ontkalkte, maar nog niet verzuurde duinen (Schoorl, Bergen aan Zee, Zwanenwater)
- Natte leem (Staverden)
- Droge, lemige bodems (Grote heide Venlo)
- Bekalkte pijpenstrovelden (Hoge Veluwe, Strabrecht, Kampina)
- Afgegraven landbouwbodem (Banisveld, Ellersinghuizerveld)
- Randen van paden, m.n. schelpenpaden (Hoge Veluwe, Regte heide)

Het is duidelijk dat we niet alleen voor de laatste restjes kruidenrijke heide, maar ook voor de paddenstoelen zuinig moeten zijn op de schaarse bodems in het heidelandschap die nog niet compleet verzuurd zijn. Paddenstoelen kunnen hierbij ook als gids fungeren; met name de satijnzwammen, knotszwammen, wasplaten en aardtongen kunnen plekken in de heide aan-geven die geschikt kunnen zijn voor heide die uit meer bestaat dan alleen Struikhei, Dophei of Pijpenstrootje.

Onder de onderzochte terreinen zitten ook delen waar de effecten van beheermaatregelen konden worden bekeken. Andermaal werd duidelijk dat plaggen op korte termijn sterk negatief werkt voor paddenstoelen. Dit komt vooral doordat de voorraad organisch materiaal sterk wordt gereduceerd en mogelijk ook doordat calcium en magnesium worden afgevoerd en zo de verzuring verder wordt bevorderd. Het effect van toevoegen van tegen verzuring bufferende stoffen (steenmeel, kalk) lijkt afhankelijk van de humusopbouw. Op geplagde bodem lijken de positieve effecten van buffering te overheersen, waardoor bijvoorbeeld Strogel knotszwam (*Clavaria straminea*) op diverse proefvlakken is waargenomen. Op oude heidebodem lijkt vooral de afbraak van het heidestrooisel te worden gestimuleerd, waardoor stuifzwammen, Paarse schijnridder en trechterzwammen zich snel uitbreiden. Weer anders is het effect in velden die gedomineerd worden door Pijpenstrootje; hier nemen zowel de graslandpaddenstoelen (wasplaten, knotszwammen, aardtongen, satijnzwammen) als de hiervoor genoemde strooiselafbrekers toe. De experimenten met bufferstoffen laten zien dat behoud en eventueel herstel van de buffering ook voor paddenstoelen van groot belang is, maar dat er tevens een groot risico is op schadelijke neveneffecten.

We sluiten dit deel af met twee positieve ontwikkelingen. Allereerst wordt nog maar eens bevestigd dat de terugkeer van grote grazers op de heide de negatieve trend van veel



Figuur 12. Heide Breeveen. (Foto: Bart van den Berg)

mestpaddenstoelen ten dele heeft gekeerd. En als tweede kunnen we concluderen dat het herstellen van heide door het afgraven van de fosfaatrijke toplaag vaak voor paddenstoelen spectaculaire resultaten oplevert. De verse grond bevat nog nauwelijks stikstof en is niet verzuurd, waardoor een reeks bijzonderheden hier is teruggekeerd, zeker als er ook vochtige terreindelen zijn. Dat geldt ook voor mycorrhiza-paddenstoelen bij jonge boomopslag op afgegraven bodem en voor de zich hieruit ontwikkelende bossen. En wellicht kunnen op deze terreinen in de toekomst ook weer paddenstoel-rijke jeneverbesstruwelen ontstaan.

Literatuur

Arnolds, E. & A. van den Berg, 2013. Beknopte Standaardlijst van Nederlandse Paddenstoelen. Nederlandse Mycologische Vereniging.

Arnolds, E., R. Chrispijn & R. Enzlin, 2015. Ecologische Atlas van Paddenstoelen van Drenthe. Deel 2: Graslanden, heiden, moerassen en cultuurland. Paddestoelen Werkgroep Drenthe.

Arnolds E. & E.M. Noordeloos, 1979. New taxa of *Entoloma* from grasslands in Drenthe, The Netherlands. *Persoonia* 10(2): 283–300.

Arnolds, E. & M. Veerkamp, 2008. Basisrapport Rode Lijst Paddenstoelen. NMV, Utrecht.

Eriksson, O.E., 2009. The non-lichenized ascomycetes of Sweden. Depart. of Ecology and Environmental Science Umea University.

Larsson, K-H. & L. Ryvarden, 2021. Corticoid fungi of Europe 1. *Acanthobasidium-Gyrodontium*.

Morgado, L.N., M. E. Noordeloos , Y Lamoureux , J Geml, 2013. Multi-gene phylogenetic analyses reveal species limits, phylogeographic patterns, and evolutionary histories of key morphological traits in *Entoloma* (Agaricales, Basidiomycota). *Persoonia* 31: 159–178.

Noordeloos, M.E. et al., 2022. Molecular and morphological diversity in the /rhombisporum clade of the genus *Entoloma* with a note on *E. cocles*. *Micol. Progress* 22 (in druk).

Ozinga, W.A., E. Arnolds, P.J. Keizer & Th.W. Kuyper, 2013. Paddenstoelen in het natuurbeheer. OBN preadvies paddenstoelen. Deel 2: Mycoflora per natuurtipe.

Roobeek, C.F., 2020. Ascomyceten op schapenmest in de duinen bij Bergen NH en Schoorl 2014 t/m 2019. Ro-rapo 2020/7 Bergen NH.

Ter Braak C.J.F. & P. Šmilauer (2018) Canoco reference manual and user’s guide: software for ordination, version 5.10. Microcomputer Power, Ithaca, USA, 536 pp.

Veerkamp, M., E. Brouwer & W. Ozinga, 2018. Heidevegetaties, biotoop van het jaar in 2018 en 2019. *Coolia* 61 (3): 119–130.

Wouda, H. 2018. H. Wouda, De Leemputten bij Staveren; Parel van de Veluwe. Anoda Publishing, z.p.

Bijlage 1: Overzicht van de betekenis van de afkortingen in Figuur 9. Vanwege ruimtegebrek worden alleen de wetenschappelijke namen genoemd, de Nederlandse namen zijn te vinden op www.verspreidingsatlas.nl.

Code	Wetenschappelijke naam	
AgarCamp	– <i>Agaricus campestris</i>	AgroPedi – <i>Agrocybe pediades</i>
AmanCitr	– <i>Amanita citrina</i>	AmanFulv – <i>Amanita fulva</i>
AmanMusc	– <i>Amanita muscaria</i>	BoviAest – <i>Bovista aestivalis</i>
BoviNigr	– <i>Bovista nigrescens</i>	BoviPlum – <i>Bovista plumbea</i>
BoviPusi	– <i>Bovista pusilla</i>	CaloCarn – <i>Calocybe carnea</i>
CalvExci	– <i>Calvatia excipuliformis</i>	CalvUtri – <i>Calvatia utriformis</i>
ClavFalc	– <i>Clavaria falcata</i>	ClavFrag – <i>Clavaria fragilis</i>

ClavHelv – Clavulinopsis helvola	ClavLaet – Clavulinopsis laeticolor
ClavLute – Clavulinopsis lutealba	ClavMicr – Claviceps microcephala
ClitAlbo – Clitocybe albofragans	ClitCael – Clitopilus caelatus
ClitClav – Clitocybe clavipes	ClitFrag – Clitocybe fragans
ClitMarg – Clitocybe marginella	ClitMeta – Clitocybe metachroa
ClitRivu – Clitocybe rivulosa	CortAnom – Cortinarius anomalus
CrinScab – Crinipellis scabella	EntoChal – Entoloma chalybaeum
EntoConf – Entoloma conferendum	EntoCorv – Entoloma corvinum
EntoElod – Entoloma elodes	EntoSeri – Entoloma sericeum
EntoSerr – Entoloma serrulatum	GaleGram – Galerina graminea
GaleHypn – Galerina hypnorum	GaleMnio – Galerina mniophila
GalePumi – Galerina pumila	GaleUnci – Galerina uncialis
GeogAren – Geoglossum arenarium	GeogCook – Geoglossum cookeianum
GompRose – Gomphidius roseus	GymnAndr – Gymnopus androsaceus
GymnDryo – Gymnopus dryophilus	GymnFulg – Gymnopilus fulgens
HebeBirr – Hebeloma birrus	HebeMeso – Hebeloma mesophaeum
HygrAcut – Hygrocybe acutoconica	HygrAura – Hygrophoropsis aurantiaca
HygrConi – Hygrocybe conica	HygrMini – Hygrocybe miniata
HygrPrat – Hygrocybe pratensis	HygrPsit – Hygrocybe psittacina
HygrRuss – Hygrocybe russocoriacea	HygrVirg – Hygrocybe virginea
HyphElon – Hypholoma elongatum	HyphUdum – Hypholoma udum
ImleBadi – Imleria badia	LaccAmet – Laccaria amethystina
LaccBico – Laccaria bicolor	LaccProx – Laccaria proxima
LachVirg – Lachnum virgineum	LactHelv – Lactarius helvus
LactPube – Lactarius pubescens	LeccCyan – Leccinum cyaneobasileucum
LepiErm – Lepiota erminea	LycgLivi – Lycoperdon lividum
LycGMoll – Lycoperdon molle	LycGPerl – Lycoperdon perlatum
LyopPalu – Lyophyllum palustre	MacrProc – Macrolepiota procera
MaraOrea – Marasmius oreades	MelaRasi – Melanoleuca rasilis
MyceAeti – Mycena aetites	MyceChlo – Mycena chlorantha
MyceEpip – Mycena epipterygioides	MyceFlav – Mycena flavoalba
MyceGalo – Mycena galopus v galopus	MyceGalo – Mycena galopus v nigra
MyceMega – Mycena megaspora	MyceMeta – Mycena metata
MyceOliv – Mycena olivaceomarginata	MycePura – Mycena pura
MyceSepi – Mycena sepia	NeotRuti – Neotiella rutilans
OmphGale – Omphalina galericolor	OmphPyxi – Omphalina pyxidata
PanaAcum – Panaeolus acuminatus	ParaPlic – Parasola plicatilis
PseuFibr – Pseudoaleuria fibrillosa	PseuPach – Pseudoomphalina pachyphylla
RickSwar – Rickenella swartzii	RoriRori – Roridomyces roridus
RoseForm – Roseodiscus formosus	RussFrag – Russula fragilis
RussOchr – Russula ochroleuca	RussPers – Russula persicina
ScleCitr – Scleroderma citrinum	TricCing – Tricholoma cingulatum
TuloBrum – Tulostoma brumale	VascPrat – Vascellum pratense