



Inleiding

Hoofdstuk 1

Eef Arnolds

In de laatste decennia is een schat aan kennis over de natuur in Nederland vastgelegd in tal van mooie boeken. Daaronder nemen atlassen met verspreidingskaarten van planten en dieren, vaak met uitgebreide begeleidende teksten, een speciale plaats in. Fraai vormgegeven zijn bijvoorbeeld de monumentale delen van de Fauna van Nederland (o.a. Noordijk et al., 2010). Bij de weergave van de verspreiding op landelijke schaal wordt vrijwel steeds gekozen voor een weergave van vindplaatsen op een schaal van hokken van 5 x 5 kilometer, de zogenaamde atlasblokken of uurhokken. Van paddenstoelen werd een eerste landelijke verspreidingsatlas in 1995 gepubliceerd, waarin de 375 geselecteerde soorten uitvoerig werden behandeld (Nauta & Vellinga, 1995). Wat later verscheen een publicatie met uitsluitend 'kale' verspreidingskaarten van alle toen bekende soorten paddenstoelen als bijlage bij het Overzicht van paddenstoelen in Nederland (Nederlandse Mycologische Vereniging, 2000). Tegenwoordig kunnen landelijke verspreidingskaarten van vele groepen organismen online worden geraadpleegd, ook voor paddenstoelen via de website van de Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV, 2013). Deze werkwijze heeft als groot voordeel dat de kaarten voortdurend kunnen worden geactualiseerd. Toch blijft ook de behoefte aan papieren atlassen bestaan, omdat een boek zich bij uitstek leent om de situatie voor een groep organismen op een bepaald moment vast te leggen, te vergelijken met gegevens uit het verleden en te voorzien van een uitgebreide toelichting. Zulke boeken zijn bakens in de steeds uitdijende zee van informatie en voor de – letterlijke – natuurlijke historie van groot belang. Ook op provinciaal en regionaal niveau zijn de laatste tijd tal van atlassen over allerlei organismen verschenen. Daarin kan de verspreiding van soorten gedetailleerder worden weergegeven en doorgaans gebeurt dat op een schaal van kilometerhokken, zoals ook in deze paddenstoelenatlas. In Drenthe kunnen we onder andere refereren aan reeds verschenen atlassen van broedvogels (Van den Brink et al., 1996), dagvlinders (Dijkstra et al., 2003), amfibieën en reptielen (Van Ugchelen, 2010), libellen (Manger et al., 2014) en vaatplanten (Werkgroep Florakartering Drenthe, 1999). Dit laatste boek heeft qua opzet min of meer model gestaan voor deze paddenstoelenatlas. Deze paddenstoelenatlas van Drenthe is in Nederland de eerste provinciale atlas die aan paddenstoelen is gewijd. Er zijn eerder al wel twee publicaties met kaarten verschenen over de paddenstoelen van stedelijke gebieden, namelijk van Groot-Amsterdam (Chrispijn, 1999) en van Leiden (Adema, 2008). Daarnaast zijn er in België verspreidingsatlassen verschenen van de provincies Limburg (Lenaerts, 2004) en Vlaams-Brabant, inclusief Brussel (Steeman et al., 2011) en de regio Leuven (Steeman et al., 2006). Deze Drentse atlas wijkt af van de eerder genoemde nationale en regionale atlassen doordat de provincie volgens een planmatige aanpak in zijn geheel is onderzocht. Alle 2844 kilometerhokken zijn ten minste één maal bezocht. Op grond van landschapsecologische criteria moest in ieder kilometerhok bovendien een van te voren vastgesteld minimum aantal soorten worden waargenomen (Arnolds & Enzlin, 2006). Op deze methode wordt uitgebreid ingegaan in hoofdstuk 3. Hierdoor zijn de vastgestelde verspreidingspatronen betrouwbaarder dan in eerdere publicaties en kan ook een meer verantwoorde ecologische interpretatie daarvan worden gegeven. In deze atlas wordt veel aandacht geschonken aan

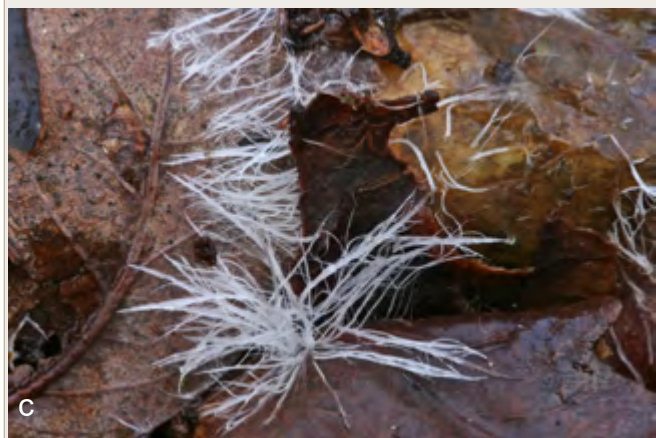
de standplaatsen van de aangetroffen paddenstoelen, reden waarom hij wordt gepresenteerd als een ecologische atlas.

In deze inleiding geven we enige achtergrondinformatie over de eigenschappen van de door ons bestudeerde organismen. Paddenstoelen wijken in veel opzichten af van planten en dieren en voor de interpretatie van de gegevens in deze atlas is enige kennis over hun systematiek, diversiteit, biologie en ecologie onmisbaar. Voor een overzicht van de inhoud en een leeswijzer verwijzen we naar hoofdstuk 4.

Paddenstoelen, schimmels, zwammen en mycelia

Voor organismen als vaatplanten, libellen en vogels is het niet nodig om de bestudeerde groep nader te definiëren of af te grenzen. Dat is voor iedereen met een basale kennis van biologie wel duidelijk. Voor paddenstoelen ligt dat iets anders. De plaats in de stamboom

van het leven is geleidelijk veranderd en ook de begrenzing van de groep is aan wijzigingen onderhevig. Vroeger werden paddenstoelen beschouwd als 'lagere planten'. Ze worden nu algemeen als een eigen rijk beschouwd, dat van de schimmels of Fungi. Het staat al geruime tijd vast dat paddenstoelen op grond van het DNA zelfs meer



Verschillende typen mycelia: a. Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*) met wit mycelium op uitgebleekte bladeren. -- b. Idem, detail bij steelbasis, -- c. Detail mycelium van de Botercollybia (*Rhodocollybia butyracea*) op blad van Zomereik. -- d. Concentrisch uitgegroeid mycelium van onbekende soort op bewerkt hout. -- e. Breedplaatstreephoed (*Megacollybia platyphylla*) met witte myceliumstrengen aan de steelbasis. -- f. Zwarte myceliumstrengen van een Honingzwam (*Armillaria spec*) op boomstronk.

Omvang en levensduur van mycelia

De omvang en ouderdom van mycelia kunnen in het veld niet rechtstreeks worden bepaald, maar soms wel worden afgeleid uit de levensduur van substraten of de rangschikking van vruchtlichamen. Het is evident dat een mycelium nooit groter kan zijn of langer kan leven dan het substraat waarop het groeit. Voor kleine substraateenheden als een dood blad, een twijg of een konijnenkeutel ligt de omvang in de grootteorde van enkele millimeters tot centimeters en de levensduur in de grootteorde van weken tot een paar maanden. Binnen die tijdspanne moet de levenscyclus van de schimmel dus zijn voltooid. Grote takken en boomstammen vormen vaak meerdere tientallen jaren een geschikt substraat. Daarop produceren sommige soorten dan ook overblijvende vruchtlichamen die meer dan dertig jaar oud kunnen worden, zoals de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*) en de Roodgerande houtzwam (*Fomitopsis pinicola*).

In grootschalige, min of meer continu aangevulde substraten, zoals strooisel- en humuslagen in bossen, hebben mycelia van saprotrofe soorten in principe het eeuwige leven, maar in de praktijk zijn er vaak allerlei belemmeringen voor een ongebreidelde expansie, zoals heterogeniteit van het substraat, waardoor het plaatselijk ongeschikt is voor een soort, en een enorme competitie met andere soorten die hetzelfde voedsel lusten. Soms kan de leeftijd van mycelia worden geschat aan de hand van de groepering van vruchtlichamen. Dat is met name het geval bij de formatie van heksenkringen, een fenomeen dat slechts bij een klein deel van de strooiselverteeders optreedt. Bij heksenkringen groeit een mycelium concentrisch uit vanaf het punt van vestiging, waarbij het in het midden weer afsterft doordat het geschikte substraat daar is opgebruikt. In het fructificatieseizoen markeren de vruchtlichamen de zone met myceliumactiviteit. Gemiddeld groeit een heksenkring per jaar 20-30 cm naar buiten, zodat een heksenkring met een doorsnede van 10 meter ongeveer 20 jaar oud zal zijn. Sommige soorten vormen veel vaker zulke patronen dan andere. Bekend zijn de heksenkringen van de Weidekringzwam (*Marasmius oreades*) in graslanden. Vanuit vliegtuigen zijn heksenkringen in graslanden waargenomen van honderden meters diameter en in Noord-Amerika worden sommige heksenkringen op een leeftijd van ten minste 750 jaar geschat (Shantz & Piemeisel, 1917). Hoe vergankelijk paddenstoelen ook mogen zijn; dat geldt dus beslist niet in alle gevallen ook voor hun zwamvlok!

Een interessant fenomeen is dat individuele mycelia van fungi op het raakvlak van andere mycelia in het substraat vaak een soort verdedigingslinie vormen om het gebruik van hun deel van het substraat te monopoliseren, ook indien het andere mycelium tot dezelfde soort behoort. De wetenschappelijke kreet daarvoor is een 'somatische incompatibiliteitsreactie'. Daarbij worden in hout zogenaamde demarcatielijnen gevormd, donkere lijnen van weinig verteerd materiaal die de domeinen van verschillende mycelia begrenzen. Die zijn met het blote oog goed waarneembaar, met name in berkenhout, zoals ook op bijgaande foto te zien is. Vaak blijkt dat zelfs een dun stammetje toch nog door tien of meer mycelia is gekoloniseerd, soms allemaal van dezelfde soort. In die gevallen kunnen alleen de mycelia met de grootste domeinen vruchtlichamen produceren. Het kan dus best zijn dat een dichte groep elfenbankjes op een boomstronk verschillende mycelia vertegenwoordigt. Demarcatielijnen zijn niet alleen in hout waarneembaar, maar bij nauwkeurig kijken vaak ook in bladeren. Zelfs op één boomblad kunnen dus verschillende mycelia van één of meerdere soorten hun eigen gebiedje claimen en daar vaak voldoende voedsel uithalen om een paddenstoeltje tevoorschijn te toveren. Dat is vaak heel duidelijk zichtbaar bij de Witte paardenhaartaailing (*Gymnopus quercophilus*) op bladeren van Amerikaanse eik, zoals op bijgaande foto te zien is.

Het fenomeen van demarcatielijnen kan ook worden gebruikt voor het bepalen van de omvang van mycelia van mycorrhizapaddenstoelen door uit vruchtlichamen van een bepaalde soort reinkultures te maken en die paarsgewijs met elkaar in contact te brengen. Als de vruchtlichamen van één mycelium afkomstig zijn, versmelten ze met elkaar; als ze bij verschillende mycelia behoren vormt zich op de grens van de cultures een demarcatielijn. Op deze manier hebben Zweedse onderzoekers ontdekt dat er in een jong denbos van de Koeienboleet (*Suillus bovinus*) 800 mycelia per hectare kunnen voorkomen met een omvang van 1-3 meter. In oude dennenbossen daalt het aantal mycelia tot 25-130 per ha, met een veel grotere omvang, tot 30 meter doorsnee (Dahlberg & Stenlid, 1990). Op grond van metingen in een honderdjarig Zweeds sparrenbos werd het totale aantal mycelia van mycorrhizapaddenstoelen geschat op 2000-3000 per ha, behorend tot 114 soorten, die per jaar tezamen 7500-28000 vruchtlichamen voortbrengen (Dahlberg, 1991).

Op grond van soortgelijk onderzoek wordt geclaimd dat individuele mycelia van honingzwammen in ongestoorde bossen in Noord-Amerika meerdere hectares groot kunnen worden en eeuwen oud zijn. Het is echter zeer onwaarschijnlijk dat zulke reusachtige mycelia in zijn geheel samenhangen. Ze zijn in dit geval waarschijnlijk beter te vergelijken met klonen bij planten, die zich vegetatief uitbreiden via wortelstokken en op den duur uiteenvallen in verschillende delen die genetisch identiek zijn. De grootste bekende kloon is gerapporteerd uit Oregon met een oppervlakte van 8,8 km² en een geschatte leeftijd van duizenden jaren (Ingraham, 2010).

verwant zijn aan dieren dan aan planten. Fungi worden onder meer gekenmerkt door een opbouw uit lange, draadvormige cellen, de schimmeldraden of hyfen; door een celwand bestaande uit chitine; door voortplanting via microscopisch kleine sporen en door het ontbreken van bladgroen, zodat ze niet in hun eigen energiebehoefte kunnen voorzien en afhankelijk zijn van andere organismen. Fungi hebben dus, evenals dieren, een heterotrofe leefwijze. In bovengaande zinnen zijn de woorden paddenstoelen, schimmels en

fungi door elkaar gebruikt en dat kan aanleiding geven tot verwarring. Welbeschouwd zijn paddenstoelen slechts de voortplantingsorganen, ook vruchtlichamen genoemd, van fungi; het zijn de structuren die vaak met het blote oog zichtbaar zijn. Het belangrijkste, vegetatieve deel van het organisme wordt gevormd door een netwerk van schimmeldraden, de zwamvlok of het mycelium, dat in de bodem, hout of een ander substraat leeft. Vergeleken met planten is dus een paddenstoel niet meer dan een bloem of vrucht; het mycelium



Donkere demarcatielijnen geven de omtrek van individuele mycelia aan: a. Van onbekende paddenstoelen op het zaagvlak van een boomstam. – b. Van de Witte paardenhaartaailing (*Gymnopus quercophilus*) in een afgefallen blad van Amerikaanse eik.

de eigenlijke plant. De zwamvlok bestaat meestal uit dunne hyfen met een diameter van minder dan 0,01 mm en is dan voor het blote oog onzichtbaar. Onder de microscoop blijkt echter dat bijna alle organische bestanddelen in de grond, zoals verterend blad en dood hout doorweven zijn met schimmeldraden. Bij sommige soorten vormen de hyfen dikkere bundeltjes, die met het blote oog als witte draadjes in het substraat zichtbaar zijn, bijvoorbeeld bij de Botercollybia (*Rhodocollybia butyracea*) en de Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*). Zonder de aanwezigheid van de bijbehorende vruchtlichamen zijn mycelia hoogstzelden in het veld te herkennen. Enkele soorten vormen opvallende myceliumstrengen van soms meer dan 1 mm dik, zoals de witte, ronde myceliumstrengen van de Grote stinkzwam (*Phallus impudicus*) en de Breedplaatstreephoed (*Megacollybia platyphylla*) en de zwarte 'veters' van diverse honingzwammen (*Armillaria* spp.). Zulke grove structuren worden ook wel rhizomorfen genoemd. De aanwezigheid van rhizomorfen aan de voet van vruchtlichamen vormt in sommige groepen paddenstoelen een belangrijk onderscheidend kenmerk voor de herkenning van soorten, bijvoorbeeld bij champignons (*Agaricus* spp.) en koraalzwammen (*Ramaria* spp.). Ook de kleur en structuur van rhizomorfen kunnen daarbij van belang zijn. Op bijgaande foto's zijn diverse typen mycelia afgebeeld die met het blote oog zichtbaar zijn en in een apart kader wordt nader ingegaan op enkele eigenschappen van mycelia.

De term paddenstoelen wordt in de praktijk niet alleen gebruikt voor vruchtlichamen, maar is ook ingeburgerd voor de aanduiding van het gehele organisme, inclusief het mycelium. Ook soorten worden kort door de bocht aangeduid als paddenstoelen: 'De Vliegenzwam is

een paddenstoel'. In deze atlas wordt de term in deze betekenissen door elkaar gebruikt, overeenkomstig de gewoonte. Tot de spellingswijzigingen in 1995 werd het woord paddenstoel gespeld als paddestoel. Deze laatste, inmiddels verouderde spelling wordt in dit boek alleen gebruikt voor eigennamen, zoals de Paddestoelen Werkgroep Drenthe en de vaak geciteerde publicatie 'Overzicht van de paddestoelen in Nederland'.

Een paddenstoel is dus een schimmel, maar een schimmel is nog geen paddenstoel. Het woord 'schimmel' wordt in de praktijk alleen gebruikt voor draderige of wattige, vegetatieve structuren van paddenstoelenmycelia en voor soorten die nooit vruchtlichamen vormen, zoals de groene en witte, pluizige schimmels op levensmiddelen. Daarnaast wordt het gebruikt als alternatief voor fungi, de officiële naam van het rijk dat zowel schimmels als paddenstoelen omvat. Dan is er ook nog het ouderwets aandoende woord zwammen dat eveneens met het rijk van de fungi samenvalt. Het woord is in onbruik geraakt, behalve in het woord zwamvlok en in Bommelverhalen. Het is nog wel verreweg het meest voorkomende onderdeel van Nederlandse paddenstoelennamen, bijvoorbeeld in Vliegenzwam, Ridderzwam, Koraalzwam en Bekerzwam. Het woord 'zwam' is wat dat betreft min of meer vergelijkbaar met het gebruik van de wat archaïsche uitgang 'kruid' in veel plantennamen.

Verspreiding en vestiging van paddenstoelen

Fungi verspreiden zich via microscopisch kleine sporen die de vruchtlichamen in enorme aantallen produceren. Door hun geringe gewicht kunnen de sporen met luchtstromingen gemakkelijk over grote



Heksenkringen ontstaan door het concentrisch uitgroeien van een mycelium vanuit het vestigingspunt: a. Jonge heksenkring van circa 1 m doorsnede van de Valse hanenkam (*Hygrophoropsis aurantiaca*) in een mosrijk sparrenbos. – b. Oude heksenkring van circa 20 m doorsnede van de Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*) in grasland in Wales.

afstanden worden verspreid. Voor de vestiging van een mycelium moeten ze wel in een geschikt milieu op een geschikt substraat terechtkomen, bijvoorbeeld voor het Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*) een stuk dood hout. Essentieel is ook dat die niche nog niet bezet is, want tegenover een reeds gevestigd mycelium heeft een kiemende spore in het algemeen geen kans.

Het bereiken van een geschikt substraat door sporen is voor het merendeel van de paddenstoelen echter niet voldoende voor de ontwikkeling van een volgroeid mycelium dat zelf ook weer vruchtlichamen met geslachtelijke sporen kan produceren. In de meeste gevallen ontwikkelt zich uit een spore een klein en kortlevend primair mycelium met eenkernige cellen dat met een primair mycelium van een ander genotype moet versmelten tot een tweekernig mycelium, alvorens uit te kunnen groeien. Op deze gecompliceerde gang van zaken gaan we hier verder niet op in, maar het verklaart wel waarom de bouw van paddenstoelen er op gericht is om zoveel mogelijk sporen te produceren, want ondanks de gemakkelijke verbreiding van sporen via luchtstromingen is de kans op nieuwe vestigingen gering.

Dat paddenstoelen toch succesvol kunnen zijn in het koloniseren van geschikte substraten blijkt bijvoorbeeld uit de snelle bezetting van speciale substraten die slechts lokaal en tijdelijk in het landschap aanwezig zijn, bijvoorbeeld brandplekken (zie inleiding hoofdstuk 29). In het algemeen lijken verspreiding en vestiging van paddenstoelen over afstanden tot tientallen kilometers niet beperkt te worden door een onvermogen van sporen om geschikte plekken te bereiken. In sommige habitats, zoals oerbossen met veel dood hout, lijken echter niet alle soorten zich even goed te vestigen in nieuwe geschikte gebieden en kan de verspreidingscapaciteit wel beperkend zijn (Ozinga et al., 2013).

Vruchtlichamen als bakens in het veld

Voor het waarnemen van fungi in het veld zijn we in de praktijk vrijwel geheel afhankelijk van het optreden van vruchtlichamen. De aanwezigheid van één of meer vruchtlichamen bewijst dat desbetreffende soort ter plekke als zwamvlok aanwezig. Het mycelium is dan blijkbaar ook voldoende vitaal om zich geslachtelijk voort te planten. Zoals we gezien hebben geldt het omgekeerde niet: Het ontbreken van vruchtlichamen, zelfs in het goede seizoen, bewijst niet dat de soort daar als mycelium afwezig is. Dat kan komen doordat er op het moment van waarnemen geen vruchtlichamen aanwezig zijn, maar ook doordat eventueel aanwezige mycelia niet voldoende ontwikkeld zijn om tot fructificatie te komen.

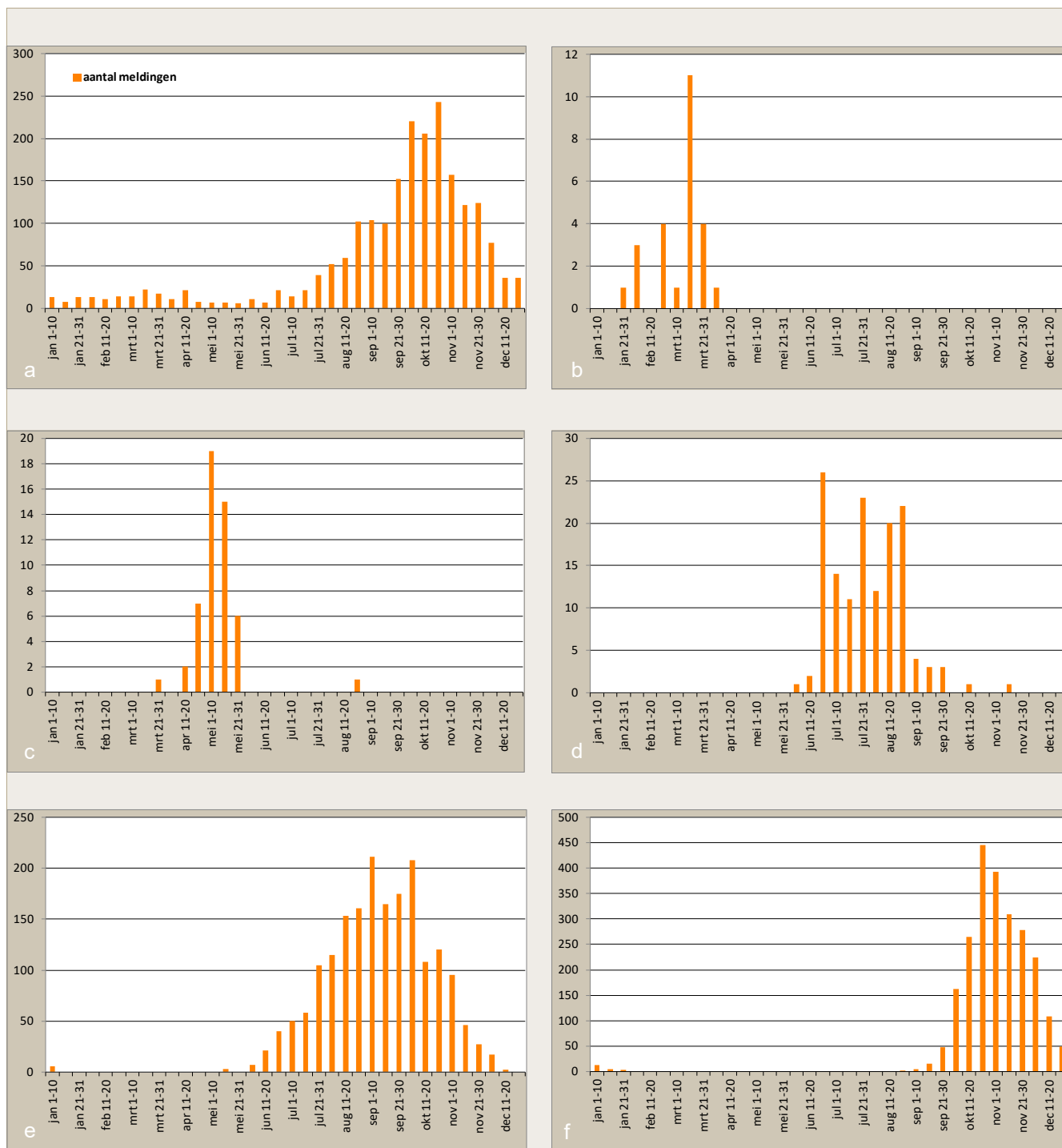
Sinds kort is het mogelijk om uit bodemonsters af te leiden van welke soorten fungi DNA op een bepaalde plek aanwezig is. Het is echter nog onduidelijk hoe deze gegevens moeten worden geïnterpreteerd. Vaak zijn er in kleine grondmonsters veel hogere aantallen soorten aangetoond dan er biologisch actief kunnen zijn. Vooralsnog is dit dus geen werkzaam alternatief.

Het registreren van fungi aan de hand van vruchtlichamen brengt specifieke problemen mee bij de interpretatie van de gegevens. Daarom gaan wij hier puntsgewijs in op verschillende aspecten van het verschijnen van vruchtlichamen.

- **Levensduur van vruchtlichamen.** De levensduur van vruchtlichamen loopt bij verschillende soorten sterk uiteen. Veruit de meeste soorten produceren vergankelijke, vlezige vruchtlichamen die hoogstens enkele dagen tot weken oud kunnen worden (Leusink, 1995). Sommige vruchtlichamen, bijvoorbeeld van kleine inktzwammen, leven zelfs minder dan een dag. Andere soorten met taai of hard vlees kunnen enkele maanden oud worden of althans als soort herkenbaar blijven,

zoals taailingen (*Marasmius* spp.), elfenbankjes (*Trametes* spp.) en het Gewoon geweizwammetje (*Xylaria hypoxylon*). Sommige vruchtlichamen zijn zo weersbestendig dat na de verspreiding van de sporen in de herfst de resten van de vruchtlichamen tot in de volgende zomer als 'lijken' te vinden zijn, bijvoorbeeld van de Grofplaatrussula (*Russula nigricans*), stekelzwammen (*Hydnellum* spp.) en sommige stuifzwammen, zoals de Ruitjesbovist (*Calvatia utriformis*) en aardsterren (*Geastrum* spp.). Meerjarige vruchtlichamen komen zelden voor en zijn beperkt tot de houtbewonende buisjeszwammen, bijvoorbeeld de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*) die tientallen jaren oud kan worden. Bij overjarige vruchtlichamen wordt jaarlijks een nieuwe laag buisjes over de oude lagen gevormd, waardoor ze ieder jaar groter worden. Van niet meer dan 1% van de inlandse soorten zijn de vruchtlichamen het grootste deel van het jaar zichtbaar. De levensduur van vlezige vruchtlichamen wordt overigens in de praktijk vaak beperkt door externe factoren, zoals uitdroging, bevroering of predatie door talloze organismen, waaronder slakken, insecten, muizen, eekhoorns, geiten en reeën.

- **Periodiciteit van vruchtlichamen.** Soorten met kortlevende vruchtlichamen fructificeren doorgaans slechts gedurende een bepaalde periode in het jaar, vergelijkbaar met de bloeitijd van planten. Sommige fungi kunnen vrijwel het hele jaar door vruchtlichamen vormen, zolang het tenminste niet vriest. Zoals algemeen bekend is, vormt voor de meeste paddenstoelen het najaar de hoofdperiode van fructificatie, waarbinnen nog vroege en late herfstsoorten kunnen worden onderscheiden. Het paddenstoelenseizoen eindigt gewoonlijk met de eerste serieuze nachtvorsten, maar sommige vorstresistente soorten beginnen dan juist met de productie van vruchtlichamen, zoals de Dennenslijmkop (*Hygrophorus hypothecus*) en het Gewoon fluweelpootje (*Flammulina velutipes*). Andere soorten vormen uitsluitend vruchtlichamen in het voorjaar of de zomer, bijvoorbeeld de Harde voorjaarssatijnzwam (*Entoloma clypeatum*) en Voorjaarskluiszwam (*Gyromitra esculenta*). De periodiciteit is soortspecifiek en onafhankelijk van de weersomstandigheden. In deze atlas is de periodiciteit in Drenthe voor alle behandelde soorten schematisch weergegeven in een tijdsbalk met het aantal waarnemingen in de verschillende maanden (zie ook hoofdstuk 4). Ter illustratie worden hier diagrammen gepresenteerd met het aantal waarnemingen per decade van soorten met een verschillende periodiciteit (Fig. 1.1.). Overjarige paddenstoelen kunnen in principe het hele jaar door in gelijke mate worden aangetroffen. Een voorbeeld daarvan is de Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*), die inderdaad in alle maanden van het jaar is geregistreerd (Figuur 1.1.a). Dat de soort toch een duidelijk maximum heeft in de herfst is een waarnemerseffect, uitsluitend veroorzaakt doordat in dat jaargetijde de meeste paddenstoelenexcursies gehouden worden en de soort dus het meest genoteerd wordt. De Krulhaarkelkzwam (*Sarcoscypha austriaca*) is een van de weinige soorten met een optimum in de winter en het vroege voorjaar (Figuur 1.1.b), terwijl de Bokaaikluiszwam (*Helvella acetabulum*) later in de lente verschijnt (Figuur 1.1.c). Ook paddenstoelen met een maximale fructificatie in de zomermaanden zijn er niet veel. De Oranje grastaailing (*Marasmius curreyi*) is een van de voorbeelden (Figuur 1.1.d). De Hanenkam (*Cantharellus cibarius*) is een van de vele soorten die bij vochtig weer al in de zomer tevoorschijn komt en tot in de late herfst te vinden is (Figuur 1.1.e). Daarentegen is de Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*) een echte herfstpaddenstoel die zelden voor oktober te zien is en die bij zacht weer vruchtlichamen vormt tot in het begin van de winter (Figuur 1.1.f).



Figuur 1.1 a-f. Verschillende typen van periodiciteit van paddenstoelen in Drenthe.

Weergegeven is het aantal meldingen van een soort per decade (periode van circa tien dagen) voor: a. Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*). – b. Krulhaarkelkzwam (*Sarcoscypha austriaca*). – c. Bokalkuifzwam (*Helvella acetabulum*). – d. Oranje grastaailing (*Marasmius curreyi*). – e. Hanenkam (*Cantharellus cibarius*). – f. Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*).

- **Fluctuaties van vruchtlichamen.** Behalve een bepaalde periodiciteit kennen paddenstoelen grote fluctuaties in aantallen vruchtlichamen per jaar. Deze fluctuaties zijn te vergelijken met jaarlijkse verschillen in de vruchtzetting van bomen. Bij eiken bijvoorbeeld spreekt men van mastjaren als de productie van eikels veel groter is dan gemiddeld; bij fruitbomen over beurtjaren waarbij in sommige jaren veel vruchten worden gevormd, in andere jaren vrijwel geen. We kunnen onderscheid maken tussen kwantitatieve en kwalitatieve fluctuaties. Bij kwantitatieve fluctuaties produceert een soort op een bepaalde plek alle jaren vruchtlichamen, maar in wisselende aantallen. Bij kwalitatieve fluctuaties zijn vruchtlichamen in sommige jaren geheel afwezig

(Arnolds, 1985). Kwalitatieve vegetaties komen bij paddenstoelen veel voor en soms laten bepaalde mycelia het jarenlang afweten om dan toch weer tot fructificatie te komen. Bij het verschijnen van vruchtlichamen met een tussenpoos van meerdere jaren is het veelal onduidelijk of het gaat om sporadisch fructificeren van een lang levend mycelium of om hernieuwde vestiging door middel van sporen. Indien op een bepaalde plek een paddenstoel verschijnt die er niet eerder was waargenomen gaat het mogelijk om een recente vestiging, maar het mycelium kan ook al lange tijd ter plekke aanwezig zijn. Een nieuwe vestiging is alleen aantoonbaar als die optreedt in een nieuwe (micro)habitat of op een nieuw substraat dat voorheen afwezig was, bijvoorbeeld bij



Figuur 1.2 a, b. Verspreidingspatronen in Nederland op basis van atlasblokken (5x5 km) van (a) Hanenkam (*Cantharellus cibarius*) en (b) Groensporig stromabesje (*Berlesia nigrissima*) naar de digitale verspreidingsatlas (NMV, 2013). Meldingen van vóór 1990 zijn aangegeven als zwartgerande blokjes, van na 1990 als rode stippen.

het verschijnen van mestpaddenstoelen na het introduceren van vee in een terrein of bij de komst van typische soorten van verkoold hout na het verbranden van takken.

Uit de systematische kartering van een bepaald gebied, zoals in Drenthe is gebeurd, kunnen fluctuaties van paddenstoelen op landschapsschaal worden afgeleid, mits de onderzoekinspanning door de jaren heen vergelijkbaar is. Bij onze kartering is dat niet het geval, zoals blijkt uit figuur 2.5 in het volgende hoofdstuk. Nauwkeuriger gegevens over fluctuaties bij fungi kunnen worden afgeleid uit periodieke tellingen in vaste proefvlakken in het kader van mycosociologisch onderzoek (Arnolds, 1981, 1988) en van het paddenstoelenmeetnet (Arnolds et al., 2011; zie ook hoofdstuk 2 en Fig. 6.3).

Fluctuaties worden vooral veroorzaakt door de weersomstandigheden tijdens de fructificatieperiode, waarbij een grote hoeveelheid neerslag positief is, grote droogte negatief. Ook de weersomstandigheden voorafgaande aan die periode zijn echter van belang. Zo is een droog voorjaar ongunstig voor een rijke productie van vruchtlichamen in de daaropvolgende herfst en ook strenge vorst met weinig sneeuw lijkt negatief (Ohenoja, 1993). Bij paddenstoelen heeft men het vaak over goede en slechte paddenstoelenjaren, maar een dergelijke kwalificatie is vrijwel nooit van toepassing op alle soorten en alle habitats. Gemiddeld kent slechts één op de tien jaar een overvloedige paddenstoelenproductie gedurende een groot deel van het seizoen (bijvoorbeeld het jaar 2000; zie Chrispijn, 2001; Arnolds, 2001) en is één jaar uitgesproken armoedig (bijvoorbeeld 2003; zie Keizer, 2004).

- **Successie.** Tijdens de natuurlijke vegetatie ontwikkeling op een bepaalde plek treden geleidelijke verschuivingen op in soortensamenstelling. Deze opeenvolging van verschillende plantengemeenschappen wordt een successiereeks genoemd. Een voorbeeld is de successie van kaal stuifzand via korstmossenvegetaties en droge heide naar droog berken-eikenbos. Tegelijk met de plantengroei veranderen de bodem door de vorming van strooisel en humus en het microklimaat door schaduwvorming. De plantengemeenschap aan het einde van de successie, de climaxvegetatie, heeft nauwelijks

een soort gemeenschappelijk met het eerste pionierstadium. Het spreekt voor zich dat de paddenstoelenflora gelijktijdig volledig verandert. In het eiken-berkenbos spelen bijvoorbeeld mycorrhizapaddenstoelen en houtpaddenstoelen een belangrijke rol die in eerdere stadia geheel ontbreken. Het probleem bij de interpretatie van paddenstoelengegevens is dat veranderingen door successie tegelijk optreden met fluctuaties, waardoor het lang niet altijd duidelijk is met welk type veranderingen we van doen hebben.

Behalve op het niveau van levensgemeenschappen hebben successies van paddenstoelengemeenschappen ook plaats op specifieke substraten, zoals mest (Harper & Webster, 1964; zie ook hoofdstuk 17), brandplekken (Petersen, 1970; Geesink, 1972; zie ook hoofdstuk 29) en dode stammen en stronken van bomen (Runge, 1975, 1978). Daar voltrekken zich opmerkelijke veranderingen in de samenstelling van de mycoflora in een tijdsbestek van respectievelijk een paar maanden, drie jaar en dertig jaar.

Paddenstoelen groot en klein: Macro- en microfungi

De vruchtlichamen van fungi, paddenstoelen dus, zijn enorm variabel in vorm en afmetingen, van microscopisch klein tot decimeters groot. In de praktijk worden binnen de fungi op grond van de grootte van de vruchtlichamen vaak twee groepen onderscheiden, de macrofungi en microfungi. Dat is ook in de mycologische literatuur het geval, getuige bijvoorbeeld de titels 'Standaardlijst van Nederlandse macrofungi' (in Arnolds et al., 1995) en 'Microfungi on land plants' van Ellis & Ellis (1997). In de volksmond staan alleen de macrofungi bekend als paddenstoelen en daarmee houdt deze atlas zich op de eerste plaats bezig. De criteria voor het onderscheid tussen beide groepen zijn echter arbitrair. Tot de macrofungi worden vaak de fungi gerekend met vruchtlichamen van minstens 1 mm groot, tot de microfungi soorten met kleinere vruchtlichamen (Arnolds et al., 1995). De grens tussen die groepen loopt dwars door alle systematische indelingen heen. Soms worden zelfs binnen één geslacht macro- en microfungi aangetroffen, zoals bij de trilzwammen van het genus *Tremella*, die als parasieten op en in andere paddenstoelen leven. De bekende Gele trilzwam (*Tremella mesenterica*) is overduidelijk een 'macro' die op boomtakken

opvallende, oranje tot gele gelatineuze klodders produceert van 2-10 cm breed; de Schorszwamtrilzwam (*Tremella versicolor*) produceert rode schijfjes van 1-2 mm op korstzwammen en zou tot de macro- of microfungi kunnen worden gerekend; de Verborgen trilzwam (*Tremella obscura*) is een 'micro' die geen echte vruchtlichamen vormt en zelfs met het blote oog onzichtbaar is. Die soort leeft parasitair binnenin de vruchtlichamen van de algemene Oranje druppelzwam (*Dacrymyces stillatus*) en kan alleen worden ontdekt bij microscopisch onderzoek van de laatste soort aan de aanwezigheid van sterk afwijkende microscopische structuren. In de praktijk worden alle soorten van een geslacht tot de macrofungi gerekend indien er één soort met grote vruchtlichamen deel van uitmaakt.

Tot voor kort werd de studie van macro- en microfungi groten-deels gescheiden beoefend. Amateurs hielden zich voornamelijk bezig met de studie van macrofungi (de 'echte' paddenstoelen), terwijl de bestudering van microfungi vooral het domein was van gespecialiseerde beroepsmycologen. Handboeken hadden meestal betrekking op een van beide groepen. Sinds het verschijnen van populariserende, gemakkelijk toegankelijke overzichtswerken over microfungi (o.a. Ellis & Ellis, 1997, 1998) is de belangstelling voor microfungi bij amateurmycologen in ons land enorm toegenomen en er wordt ook steeds vaker over gepubliceerd (bijvoorbeeld Lammers et al., 2012). In de nieuwe Standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen (Arnolds & Van den Berg, 2013) is het aantal opgenomen soorten met 40% toegenomen ten opzichte van de vorige (Arnolds et al., 1995), voornamelijk dankzij de toegenomen aandacht voor heel kleine ascomyceten. Het verschil tussen micro- en macrofungi vervaagt daardoor steeds meer. Het blijft gevoelsmatig overigens merkwaardig om een minuscuul zwart puntje op een bladsteel als een paddenstoel aan te duiden.

De situatie bij de fungi is tot op zekere hoogte vergelijkbaar met die bij de vlinders. Daar wordt ook een kunstmatig, maar praktisch onderscheid gemaakt tussen grote vlinders (macrolepidoptera) en kleine vlinders (microlepidoptera), dat niet samenvalt met de systematische classificatie. Bovendien zijn sommige microlepidoptera aanmerkelijk groter dan de kleinste macrolepidoptera. Beide groepen hebben hun eigen specialisten die georganiseerd zijn in afzonderlijke secties van de Nederlandse Entomologische Vereniging met hun eigen websites. Wat dat betreft is de paddenstoelenstudie in het voordeel, want binnen de Nederlandse Mycologische Vereniging wordt geen onderscheid gemaakt tussen beoefenaars van de studie van macro- en microfungi, hetgeen de integratie van beide subdisciplines bevordert.

Toch is het onderscheid tussen macro- en microfungi nog steeds van praktisch belang. Omdat de vruchtlichamen van de eerste groep doorgaans opvallender en gemakkelijker te herkennen zijn, is de verspreiding ervan in het algemeen beter bekend dan van microfungi en zijn de gesignaleerde verspreidingspatronen realistischer. Bij microfungi is er vaak sprake van sterke waarnemerseffecten doordat slechts in sommige streken mycologen actief zijn die een bepaalde soort goed kennen en in het veld weten te vinden. Het verschil in waarnemingsintensiteit tussen macro- en microfungi impliceert dat vooral de eerste groep van belang is als indicatororganismen en voor het natuurbeleid en natuurbeheer (zie hoofdstuk 8).

Hierbij zijn ter illustratie de landelijke verspreidingskaarten afgedrukt van de Hanenkam (*Cantharellus cibarius*) een opvallende en algemeen bekende macrofungus met dooiergele, tot 10 cm brede vruchtlichamen, en van het Groensporig stromabesje (*Berlesia nigerima*), een microfungus met zwarte, tot 1 mm brede vruchtlichamen die op miniatuurbramen lijken (Figuur 1.2; NMV, 2013). Ook de laatste soort is in principe wel in het veld herkenbaar, maar dan moet het zoekbeeld bekend zijn en er gericht naar worden uitgekeken. De Hanenkam is algemeen op het pleistoceen en in de duinen, met

een kleinere dichtheid in het zuiden van het land; een patroon dat de reële verspreiding weergeeft. Het Groensporig stromabesje is voornamelijk bekend van Flevoland, Zuid-Holland en Noord-Brabant. Dat zijn streken waar specialisten in kleine ascomyceten actief zijn en het patroon is sterk beïnvloed door een waarnemerseffect. Er is op grond van de ecologie geen enkele reden om aan te nemen dat deze soort niet ook in de rest van ons land vrij algemeen zou zijn. In Drenthe zijn tot op heden slechts twee vondsten bekend.

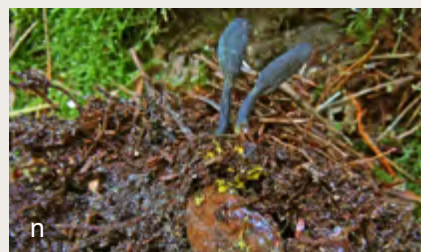
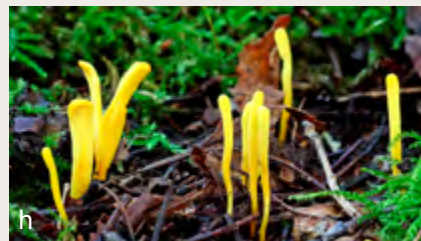
Sommige fungi onttrekken zich aan de discussie over macro of micro doordat ze helemaal geen vruchtlichamen vormen. Deze fungi planten zich alleen ongeslachtelijk voort door het afsnoeren van ongeslachtelijke sporen (conidiën) aan de top van de hyfen. Ze zijn vaak alleen met behulp van een microscoop te determineren of na het kweken ervan in reïncultures. Ze werden vroeger verenigd in de kunstmatige groep van de Fungi imperfecti. Tegenwoordig worden ze aangeduid als Deuteromyceten of mitosporische fungi. In de volgende sectie wordt wat uitgebreider op deze groep ingegaan.

De veelvormigheid van paddenstoelen: Taxonomische en morfologische groepen

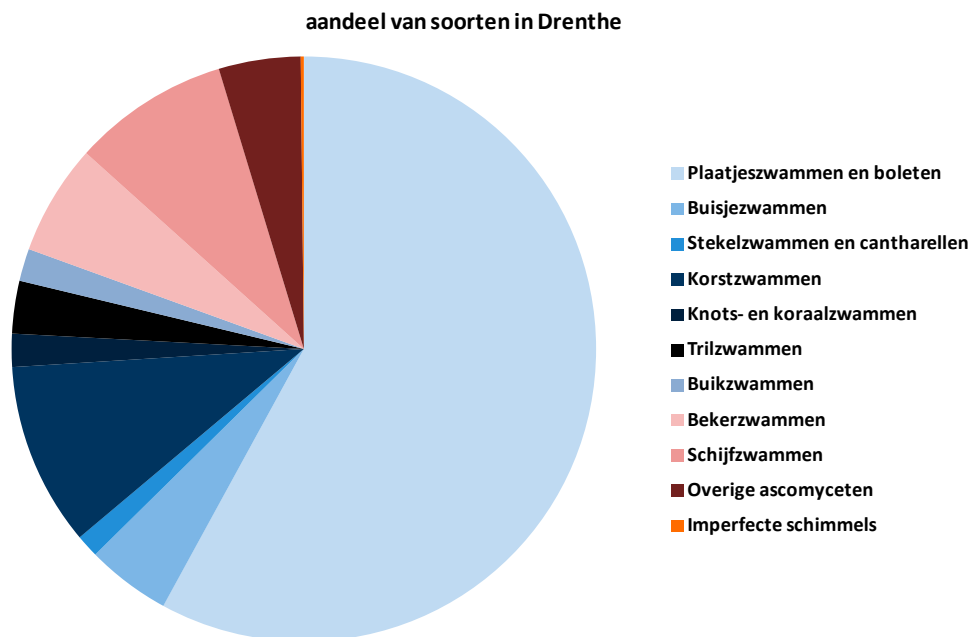
In het begin van de 19e eeuw, de oertijd van de systematische mycologie, werden paddenstoelen uitsluitend op grond van uiterlijke kenmerken geclassificeerd, waardoor soms soorten die niet verwant waren, toch in hetzelfde geslacht terecht kwamen. Zo werd het Brandnetelklokje (*Calypella capula*) vanwege zijn diep bekervormige vruchtlichamen aanvankelijk bij de bekerzwammen van het geslacht *Peziza* ingedeeld. De uitgebreide studie van microscopische kenmerken vanaf het midden van de 19e eeuw bracht een revolutie in de classificatie van de fungi teweeg. Daaruit bleek bijvoorbeeld dat het Brandnetelklokje sporen vormt op basidiën en dus tot de basidiomyceten behoort, terwijl de meeste andere bekerzwammen sporen vormen in asci en dus bij de ascomyceten thuishoren. De genoemde groepen worden tegenwoordig onderscheiden op het niveau van fyllum (voorheen divisie), het hoogste niveau onder het rijk van de fungi. Vergelijkenderwijs wil dat in het dierenrijk zeggen dat aanvankelijk zulke verschillende organismen als een regenworm en een koe in één en hetzelfde geslacht waren ondergebracht!

Binnen de basidiomyceten en ascomyceten werden de soorten lange tijd geordend op basis van een combinatie van macroscopische en microscopische kenmerken; een in de praktijk bevredigend systeem, al was het wel duidelijk dat het niet altijd de natuurlijke verwantschappen weerspiegelde. In het Overzicht van Nederlandse paddenstoelen werden op grond van de morfologie zeven hoofdgroepen onderscheiden: de zakjeszwammen (*Ascomycotina*), imperfecte schimmels (*Deuteromycetes*) en Slijmzwammen (*Myxomycotina*) en binnen de steeltjeszwammen (*Basidiomycotina*) de plaatjeszwammen en boleten (*Agaricales*), plaatloze vlieszwammen (*Aphylllophorales*), buikzwammen (*Gasteromycetes*) en trilzwammen (*Phragmobasidiomycetidae*) (Arnolds et al., 1995).

Vandaag de dag zijn we getuige van een derde revolutie in de systematische mycologie. Met moleculaire technieken kunnen genetische verwantschappen min of meer objectief direct uit het DNA van organismen worden afgeleid. Dit betekent opnieuw een grootscheepse herordening van het systeem, waarbij in veel gevallen wederom blijkt dat morfologische kenmerken niet gecorreleerd zijn met de genetische verwantschap. Zo zijn de in ons land voorkomende meniezwammetjes, in 1995 nog verenigd in één geslacht *Nectria* (Arnolds et al., 1995), tegenwoordig verdeeld over 14 geslachten (Arnolds & Van den Berg, 2013). Anderzijds worden vooral op het niveau van families en hogere systematische eenheden nu soms geslachten met elkaar verenigd die qua vorm en bouw van de vruchtlichamen nauwelijks overeenkomsten vertonen. Een goed voorbeeld vormt



Vertegenwoordigers van de verschillende taxonomisch-morfologische groepen die in deze atlas worden behandeld: a. Plaatjeszwammen (agaricoïd), bijvoorbeeld Blauwgroen trechtertje (*Omphalina chlorocyanea*). – b. Cyphella's (cyphelloïd), bijvoorbeeld Brandnetelklokje (*Calyptrata capula*). – c. Boleten (boletoid), bijvoorbeeld Holsteelboleet (*Suillus cavipes*). – d. Buisjeszwammen (polyporoid), bijvoorbeeld Wijdporiekurkzwam (*Datronia mollis*), links en Grijze buisjeszwam (*Bjerkandera adusta*), rechts. – e. Stekelzwammen (hydnoïd), bijvoorbeeld Oorlepelzwam (*Auriscalpium vulgare*). – f. Cantharellen (cantharelloïd), bijvoorbeeld Hanenkam (*Cantharellus cibarius*). – g. Korstzwammen (corticoid), bijvoorbeeld Dennenbloedzwam (*Stereum sanguinolentum*). – h. Knots- en koraalzwammen (clavarioïd), bijvoorbeeld Gele knotszwam (*Clavulinopsis helvola*). – i. Trilzwammen (tremelloïd), bijvoorbeeld Gele trilzwam (*Tremella mesenterica*). – j. Buikzwammen (gasteromycetoïd), bijvoorbeeld Gele aardappelbovist (*Scleroderma citrinum*). – k. Bekerzwammen (pezizoïd) bijvoorbeeld, Grote oranje bekerzwam (*Aleuria aurantia*). – l. Schijfzwammen (helotioïd), bijvoorbeeld Eikelbekertje (*Ciboria pseudotuberosa*). – m. Overige ascomyceten, o.a. Kernzwammen (pyrenomycetoïd, orde Xylariales), bijvoorbeeld de Roestbruine kogelzwam (*Hypoxylon fragiforme*). – n. Andere voorbeelden van overige ascomyceten: de Korrelige Hertentruffel (*Elaphomyces granulatus*), behorend tot de orde van de Hertentruffels (*Elaphomycetales*), en daarop parasiterend de Zwarte truffelknotzwam (*Elaphocordyceps ophioglossoides*), behorend tot de orde van de Kussentjeszwammen (*Hypocreales*) – o. Imperfecte schimmels (deuteromyceten), bijvoorbeeld Bepoederde rupsdoder (*Isaria farinosa*).



Figuur 1.3. Het aandeel van verschillende taxonomisch-morfologische groepen in de paddenstoelenflora van Drenthe ($n = 2302$). Groepen steeltjeszwammen (basidiomyceten) zijn met diverse tinten blauw aangegeven; groepen zakjeszwammen (ascomyceten) met tinten roze; imperfecte schimmels (deuteromyceten) met oranje.

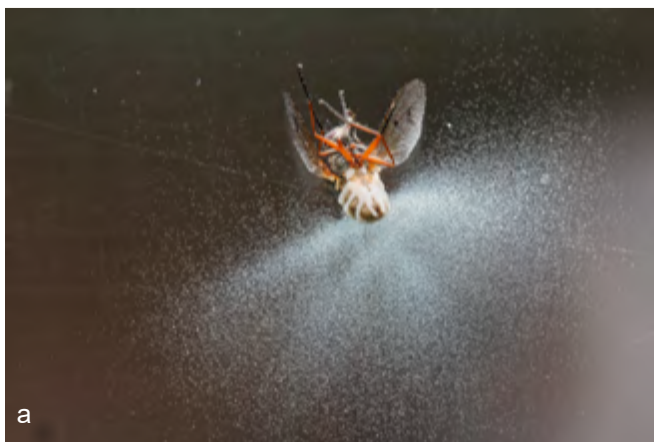
de orde van de borstelzwammen (*Hymenochaetales*) volgens het recente standaardwerk van Knudsen & Vesterholt (2012). Deze orde omvat in dat boek diverse korstzwammen, zoals de borstelzwammen (*Hymenochaete*) en de Mammoetboomkorst (*Globulicium hiemale*); plaatjeszwammen van het geslacht Mostrechttertje (*Rickenella*); en een knotszwam (*Alloclavaria purpurea*, voorheen *Clavaria purpurea*) en het geslacht Korstrechttertje (*Cotylidia*) die voorheen beide tot de plaatloze vlieszwammen (*Aphylophorales*) gerekend werden.

In de praktijk is het een probleem om zulke heterogene groepen nog morfologisch te karakteriseren en helemaal om ze in het veld te herkennen, zeker voor mensen die de studie van paddenstoelen als liefhebberij beoefenen. Het is psychologisch te vergelijken met het verenigen van olifanten, vissen en libellen in één taxonomische groep. Bovendien zijn de veranderingen in de paddenstoelensystematiek nog lang niet uitgekristalliseerd omdat niet alle groepen fungi moleculair voldoende zijn bestudeerd en omdat mycologen soms van inzicht verschillen over de beste indeling. Daarom is in de recente Standaardlijst de oude indeling op grond van zichtbare morfologische kenmerken grotendeels gehandhaafd (Arnolds & Van den Berg, 2013). Bij wijze van compromis wordt er gesproken over morfologisch-taxonische groepen. Die indeling wordt ook in dit boek gebruikt (Tabel 1.1). Voorbeelden van de verschillende groepen worden hier met foto's voorgesteld.

De verdeling van de in Drenthe aangetroffen soorten paddenstoelen over deze morfologisch-taxonische groepen wordt weergegeven in figuur 1.3. Het aantal aangetroffen basidiomyceten is vier keer zo groot als het aantal ascomyceten. Alleen de plaatjeszwammen en boleten maken al bijna 60% van het totale aantal soorten uit. Dat heeft veel te maken met de aard van ons veldwerk dat sterk gericht was op het karteren van macrofungi. Indien evenveel aandacht zou worden geschonken aan microfungi, zou het aantal ascomyceten dat van basidiomyceten waarschijnlijk evenaren of overtreffen. Ook in de hoofdstukken over paddenstoelen in verschillende habitats wordt telkens een diagram gegeven van de verdeling van de kenmerkende soorten over deze groepen. Het aandeel van de verschillende groepen kan sterk verschillen.

In deze atlas worden niet alle morfologisch-taxonische groepen behandeld. De Roesten, een belangrijke groep van plantenparasieten, werden tot voor kort in Nederland nauwelijks door mycologen bestudeerd. Onlangs is een handboek over deze groep verschenen (Termorshuizen & Swertz, 2011), maar dit kwam uit na afsluiting van het Atlasbestand. De laatste jaren zijn inmiddels enkele waarnemingen van deze taxonomische groep aan het bestand toegevoegd. Ook de slijmzwammen of myxomyceten worden hier niet behandeld. Deze groep wordt wel traditioneel door mycologen bestudeerd, maar behoort niet tot het rijk van de fungi, maar tot het rijk van de eencellige amoeben (*Amoebozoa*) (Noordijk et al., 2010). Bovendien hebben we binnen de Paddenstoelen Werkgroep Drenthe geen specialisten in slijmzwammen en daardoor is er binnen de provincie weinig over bekend.

De situatie van de omvangrijke groep van de imperfecte schimmels (Deuteromyceten) is gecompliceerd. In principe zijn in Drenthe geen fungi gekarteerd waarvan alleen het imperfecte stadium bekend is. Een uitzondering is echter gemaakt voor enkele goed herkenbare parasitaire schimmels op insecten, mede dankzij de vroege beschikbaarheid van populaire literatuur over dit groepje (Samson, 1974). Wat de zaak gecompliceerd maakt is dat veel fungi, vooral ascomyceten, naast de 'normale' geslachtelijke voortplanting door middel van vruchtlichamen ook een vorm van ongeslachtelijke voortplanting hebben, zoals bij imperfecte schimmels altijd het geval is. Het geslachtelijke stadium van deze tweeslachtige fungi heet de teleomorf; het ongeslachtelijke de anamorf. Beide stadia kunnen op elkaar lijken, zoals bijvoorbeeld bij het Gewoon meniezwammetje (*Nectria cinnabarina*) het geval is, maar meestal verschillen ze sterk van elkaar. De anamorfe stadia van dergelijke soorten zijn bij de Drentse kartering wél genoteerd, tenminste als ze werden herkend. Sommige fungi produceren hoofdzakelijk ongeslachtelijke sporen, terwijl de teleomorf een zeldzaamheid is, bijvoorbeeld bij de hout-bewonende buisjeszwammen de Berkenweerschijnzwam (*Inonotus obliquus*) en de Boompui (*Postia ptychogaster*). In beide gevallen zijn de anamorfen zeer opvallend en karakteristiek, en in het veld beter te herkennen dan de teleomorf. Bij sommige ascomyceten is het



a



b



c



d

Vertegenwoordigers van enkele taxonomisch-morfologische groepen die in deze atlas niet aan de orde komen: a. Vrijwel alle Deuteromyceten (imperfecte schimmels), bijvoorbeeld de insectenschimmel *Enteromorphophthora muscae*. – b. Roesten (Pucciniomycotina), bijvoorbeeld Kroonroest (*Puccinia coronata*) op Vuilboom. – c, d. Slijmzwammen (Myxomycota), bijvoorbeeld (c) Heksenboter (*Fuligo septica*) en (d) Zilveren schijnpluimpje (*Stemonitopsis typhina*).

geslachtelijke stadium zelfs zo schaars dat het nog nooit in ons land is waargenomen of alleen in cultuur ontstaan is. Voorbeelden zijn diverse Rotkelkjes (*Monilinia* spp.), die als bleke schimmelhoopjes op rot fruit zeer algemeen zijn, maar waarvan de kelkvormige vruchtlichamen nog nooit gesignaleerd zijn.

Met de komst van moleculaire technieken is de kunstmatige groep van de Deuteromyceten in feite overbodig geworden, want aan het DNA van een imperfecte schimmel kan gemakkelijk worden afgeleid of hij tot de basidiomyceten of tot de ascomyceten behoort. De benodigde analyses zijn echter nog lang niet voor alle soorten Deuteromyceten uitgevoerd.



Het Gewoon meniezwammetje (*Nectria cinnabarina*) is een van de vele ascomyceten met twee stadia. De gladde, oranjerode kussentjes zijn de anamorfe (het imperfecte stadium) waarin ongeslachtelijke sporen (conidiën) worden gevormd; de samengestelde, rode bolletjes de teleomorfe (het perfecte stadium), waarin geslachtelijke sporen (ascosporen) worden gevormd.

Taxonomische opvattingen en naamgeving van paddenstoelen in deze atlas

In deze atlas behandelen we alle soorten die in Drenthe ooit zijn waargenomen. Wat betreft soortopvattingen en naamgeving conformeren we ons aan de recent verschenen Standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen (Arnolds & Van den Berg, 2013). Sommige soorten hebben verschillende variëteiten of vormen (forma's). In voorkomende gevallen worden die in de soortbeschrijvingen genoemd, maar ze worden niet afzonderlijk behandeld en er zijn geen verspreidingskaarten van afgedrukt.

In een aantal gevallen worden in deze atlas twee of meer verwante soorten samengenomen tot soortcomplexen en als zodanig behandeld. Ze worden aangeduid als soorten in wijde zin of wetenschappelijk als *sensu lato* soorten. Er is gekozen voor de beschrijving van zulke soortcomplexen indien van de afzonderlijke soorten onvoldoende betrouwbare gegevens voorhanden zijn. Dat kan bijvoorbeeld worden veroorzaakt doordat verwante soorten alleen microscopisch kunnen worden onderscheiden, terwijl slechts een beperkt aantal vondsten microscopisch is gecontroleerd (bijvoorbeeld Ronde truffelknotszwam in wijde zin, *Elaphocordyceps capitata sensu lato*); doordat de verschillen tussen verwante soorten lange tijd onduidelijk waren (bijvoorbeeld Roodsteelfluweelboleet in wijde zin, *Xerocomus chrysenteron sensu lato*), of doordat soorten pas recent gesplitst zijn, zodat de meeste waarnemingen op de voorheen ongesplitste soort betrekking hebben (bijvoorbeeld Braakrussula in wijde zin, *Russula emetica sensu lato*).

Hierbij moet opnieuw worden aangetekend dat de taxonomie en naamgeving van paddenstoelen nog sterk in beweging zijn, vooral dankzij de introductie van moleculaire technieken. Die zijn nog lang

Tabel 1.1. Taxonomisch-morfologische groepen binnen de fungi (naar Arnolds & Van den Berg, 2013) met het aantal bekende soorten (n) in Nederland en Drenthe.

Nederlandse naam taxonomisch-morfologische groep	Wetenschappelijke aanduiding taxonomisch-morfologische groep	n Nederland	n Drenthe	% Drenthe
STEELTJESZWAMMEN	BASIDIOMYCETEN (= Fylum BASIDIOMYCOTA)	3181	1853	58
Plaatjeszwammen en boleten	Agaricoïd (incl. boletoïd en cyphelloïd)	2142	1334	62
Plaatjesloze vlieszwammen, verdeeld in vier groepen:	Aphyllaphoraloïd, verdeeld in vier sub groepen:	655	411	63
- Buisjeszwammen	- Polyporoïd	164	107	65
- Stekelzwammen en cantharellen	- Hydnoïd, cantharelloïd	35	29	83
- Korstzwammen	- Corticioïd	367	233	63
- Knots- en koraalzwammen	- Clavarioïd	89	42	47
Trilzwammen en verwanten	Tremelloïd	125	67	54
Buikzwammen	Gasteromycetoïd	95	41	42
Roesten	Puccinioïd	164	nvt	nvt
Zakjeszwammen	ASCOMYCETEN (=Fylum ASCOMYCOTA)	1819	444	24
Bekerszwammen (incl. truffels)	Pezizoïd (incl. Tuber e.d.)	348	141	41
Schijfzwammen	Helotioïd	590	199	34
Overige ascomyceten	Overige Ascomycota (incl. pyrenomycetoïd)	881	104	12
Imperfekte schimmels	DEUTEROMYCETEN	10	4	40
Slijmzwammen	MYXOMYCETEN (= Fylum MYCETOZOA)	305	nvt	nvt

niet op alle geslachten en soorten toegepast. Het blijkt steeds vaker dat morfologisch variabele soorten meerdere soorten omvatten, maar het omgekeerde komt ook voor, namelijk dat op grond van uiterlijke kenmerken onderscheiden soorten genetisch identiek zijn en dus tot één soort behoren. Veranderingen in wetenschappelijke namen komen vooral voort uit verschuivingen in de omgrenzing van geslachten, waardoor veel soorten recent in een ander geslacht zijn geplaatst. Als voorbeeld noemen we hier drie bekende soorten die in 1995 nog als soorten van het geslacht *Collybia* werden beschouwd: de Dwergcollybia (*Collybia amanitae*), het Eikenbladzwammetje (*Collybia dryophila*) en de Botercollybia (*Collybia butyracea*) (Arnolds et al., 1995). In de nieuwe Standaardlijst is de Dwergcollybia in het geslacht *Collybia* gebleven, maar nu met een andere soortnaam: *Collybia cirrata*. Het Gewoon eikenbladzwammetje heet nu *Gymnopus dryophilus*; de Botercollybia *Rhodocollybia butyracea*. Al die veranderingen zorgen onder veldmycologen voor enig onbehagen en het is ook voor ingewijden beslist even wennen. Gelukkig zijn de Nederlandse namen gelijk gebleven. Ze vormen feitelijk bakens van stabiliteit te midden van de huidige dynamiek van wetenschappelijke namen.

Soortdiversiteit van paddenstoelen in Nederland en Drenthe

Mycologen, ook de amateurs onder hen, lijden collectief aan een vorm van hoogmoed. De meeste natuurliefhebbers houden zich doorgaans bezig met tamelijk bescheiden taxonomische groepen als broedvogels, amfibieën en reptielen, dagvlinders, libellen of, wat minder bescheiden, vaatplanten. Het aantal soorten in Drenthe ligt volgens de gepubliceerde atlassen tussen de 20 en 180, met als uitschieter vaatplanten met 968 soorten (Werkgroep Florakartering Drenthe, 1999). Mycologen ontfermen zich echter in principe over het hele rijk van de fungi, waarvan in Nederland ruim 10.300 soorten zijn vastgesteld (Arnolds et al. in Noordijk et al., 2010). Hiervan zijn er in de nieuwe Standaardlijst van paddenstoelen 'slechts' 5315 opgenomen (Arnolds & Van den Berg, 2013). Sommige groepen microfungi worden door amateurmycologen nauwelijks bestudeerd en ontbreken daardoor (vrijwel) geheel in de Standaardlijst, zoals

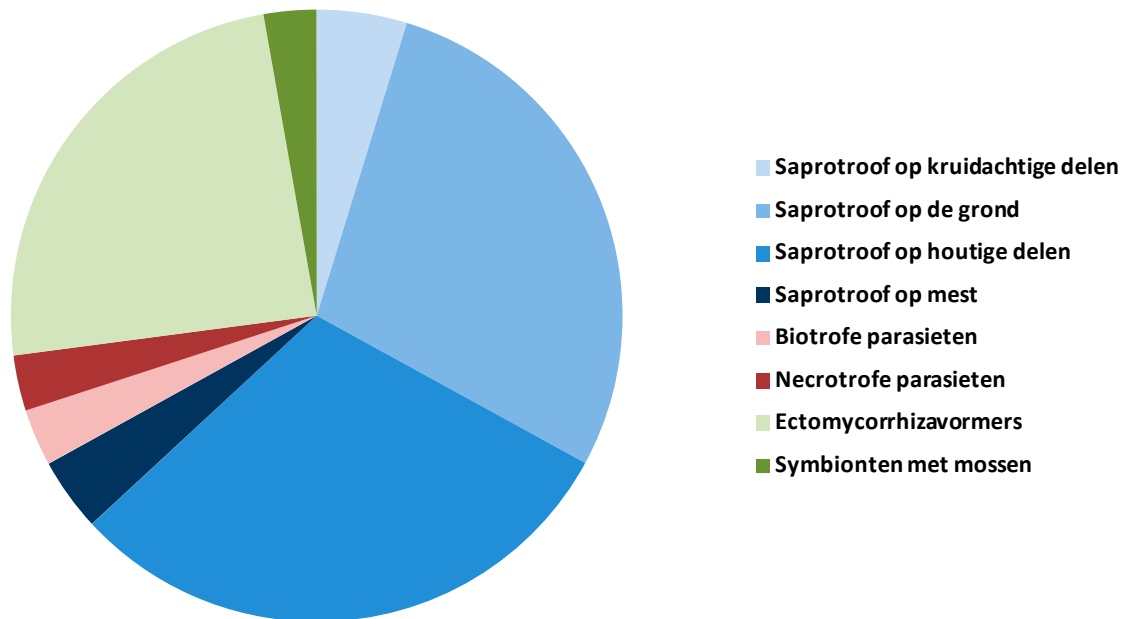
de chytridiomyceten, zygomyceten en de kunstmatige groep van de deuteromyceten (fungi zonder geslachtelijke voortplanting). Van de inlandse paddenstoelen zijn er 2302 (43%) in Drenthe vastgesteld en deze worden allemaal in deze atlas behandeld. Daarom is deze atlas zo omvangrijk, terwijl de teksten per soort beknopter zijn dan in genoemde atlassen van andere groepen dieren en planten. Het totale aantal soorten planten (vaatplanten, mossen, algen) in ons land ligt met bijna 3900 soorten duidelijk lager dan van de fungi; het aantal soorten dieren is met bijna 28.000 soorten echter veel groter. Er zijn alleen al 20.000 soorten insecten uit ons land bekend (Noordijk et al., 2010).

In tabel 1.1 worden de aantallen soorten aangegeven voor de verschillende taxonomisch-morfologische groepen van paddenstoelen, zowel in Nederland (naar Arnolds & Van den Berg, 2013) als in Drenthe.

Waar zijn paddenstoelen goed voor?

Veel natuurliefhebbers genieten in het najaar van de vormenrijkdom en kleurenpracht van paddenstoelen. Ze worden niet voor niets vaak de sieraden van het herfstbos genoemd. Minder bekend is dat ze ook essentiële functies in de natuur vervullen. Dat betreft dan niet zozeer de opvallende vruchtlichamen, maar de mycelia die in het verborgene hun arbeid verrichten. Zoals eerder is aangegeven hebben schimmels een heterotrofe leefwijze, dat wil zeggen dat ze voor hun eigen energiebehoefte en organische bouwstenen afhankelijk zijn van andere organismen. Dit kan echter op geheel verschillende manieren gestalte krijgen. Wij onderscheiden hier drie hoofdgroepen: saprotrofe soorten, die zich voeden met dood organisch materiaal; parasitaire soorten die zich voeden met levende organismen en symbiotische soorten die samen leven met andere organismen tot wederzijds voordeel. De verdeling van de in Drenthe aangetroffen soorten over deze functionele groepen is weergegeven in Figuur 1.4. De meest omvangrijke groepen zijn saprotrofe soorten op de grond, saprotrofe soorten op hout en ectomycorrhizavormers. Ze ontlopen elkaar niet veel in grootte en nemen samen ruim 80% van de soorten voor hun rekening. Bovengenoemde indeling is schematisch. Sommige soorten kunnen, afhankelijk van de omstandigheden, verschillende strategieën hanteren en van een aantal paddenstoelen is de leefwijze nog niet

aandeel van soorten in Drenthe



Figuur 1.4. Het aandeel van verschillende functionele groepen in de paddenstoelenflora van Drenthe (n= 2302). Groepen saprotrofe paddenstoelen zijn met diverse tinten blauw aangegeven; groepen parasieten met tinten roze; groepen symbionten met tinten groen.

goed bekend. Hieronder wordt kort op deze groepen ingegaan. Voor een uitgebreidere behandeling van dit onderwerp verwijzen we naar het recent verschenen rapport 'Paddenstoelen in het natuurbeheer' (Ozinga et al., 2013).

Opruimers van dood materiaal

De meeste paddenstoelen leven van dood organisch materiaal en zijn dus, samen met talloze bacteriën en veel grotere en kleinere dieren, de afvalopruimers in de natuur. Van de Drentse paddenstoelen behoort tweederde van de soorten tot deze groep van saprotrofe fungi. Het belang van deze groep voor het functioneren van ecosystemen is enorm. Alle organisch materiaal dat door planten wordt gevormd, moet vroeger of later weer worden afgebroken om de cycli van koolstof en nutriënten duurzaam in stand te houden. Indien dit proces van decompositie tot stilstand zou komen, zouden zich binnen enkele jaren overal enorme hoeveelheden dood plantaardig en dierlijk materiaal ophopen en na korte tijd zou hiermee alle leven tot stilstand komen. Bovendien zou de koolzuurconcentratie in de lucht al spoedig (10-20 jaar) dalen tot niveaus waarbij planten niet meer kunnen fotosynthetiseren. Saprotrone paddenstoelen kunnen op allerlei substraten leven, voornamelijk van plantaardige oorsprong. Hier worden vier subgroepen onderscheiden; dode, nog duidelijk herkenbare plantendelen, zoals bladeren en stengels; halfverteerd strooisel en humus; groot en klein dood hout en mest (Fig. 1.4). De meeste soorten kunnen slechts één van deze substraten benutten en daarbinnen bestaan er nog talloze specialisaties op bepaalde plantensoorten of specifieke delen daarvan.

Schimmels zijn als een van de weinige organismen in staat om complexe organische bouwstenen van planten af te breken, met name cellulose, hemicellulose en lignine. Lignine is een belangrijk bestanddeel van hout dat vrijwel uitsluitend door schimmels wordt afgebroken. Dit is een langdurig proces, dat voor een flinke boomstamtientallen jaren kan duren. Daarbij zijn twee hoofdtypen houtrot in het veld gemakkelijk te herkennen: witrot en bruinrot. Het type rot is specifiek voor bepaalde paddenstoelen en hangt af van de enzymen waarover een soort beschikt. Witrot komt het meest voor. Door witrot aangetast hout kleurt bleek of witachtig en krijgt een zachte vezelige

structuur. Het ontstaat als de donker gekleurde lignine wordt afgebroken samen met cellulose en hemicellulose. Witrotschimmels zijn de enige organismen waarvan bekend is dat ze lignine volledig kunnen afbreken tot CO₂. Voorbeelden zijn houtbewonende plaatjeszwammen zoals *Helmmycena* (*Mycena galericulata*), buisjeszwammen als Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*), korstzwammen en het Geweizwammetje (*Xylaria hypoxylon*).

Door bruinrot aangetast hout kleurt donkerbruin, krimpt en valt daardoor uiteen in min of meer kubusvormige brokjes van omstreeks 1 cm. Bruinrot ontstaat als alleen de licht gekleurde cellulose en hemicellulose worden aangetast en afgebroken. De vezelige structuur van het hout verdwijnt en de donker gekleurde lignine blijft over. Voorbeelden van bruinrotters zijn de Zwavelzwam (*Laetiporus sulphureus*), Berkenzwam (*Piptoporus betulinus*), Roodgerande houtzwam (*Fomitopsis pinicola*) en Dennenvoetzwam (*Phaeolus schweinitzii*).

In het algemeen treden saprotrofe paddenstoelen het meest op de voorgrond onder voedselarme omstandigheden met een lage beschikbaarheid van stikstof en op substraten die rijk zijn aan lignine. Ze zijn daarom het beste vertegenwoordigd in bossen, het minst in vruchtbare akkers en zwaar bemeste graslanden. Tot de bekendste afbrekers van strooisel en humus behoren de Nevelzwam (*Clitocybe nebularis*), Melksteelmecena (*Mycena galopus*) en Grote parasolzwam (*Macrolepiota procera*). Zeer algemene houtafbrekers zijn bijvoorbeeld de Gewone zwavelkop (*Hypholoma fasciculare*), het Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*) en de Geweizwam (*Xylaria hypoxylon*). Tot de bekende mestpaddenstoelen behoren de Kleefsteelstropharia (*Stropharia semiglobata*), Franjevlekplaat (*Panaeolus papilionaceus*) en het Oranje mestzwammetje (*Cheilymenia granulata*). Aan deze groep is in deze atlas een apart hoofdstuk gewijd (hoofdstuk 17), omdat mest door grote en kleine grazers in allerlei verschillende habitats kan worden gedeponeerd. Bovendien vormt mest een speciaal en goed afgegrensd substraat voor paddenstoelen. Het is lang niet altijd mogelijk om een saprotrofe leefwijze van paddenstoelen direct vast te stellen. Bij bodembewonende paddenstoelen is het doorgaans onmogelijk om in het veld met zekerheid te constateren of het om strooiselafbrekers of om ectomycorrhizapaddenstoelen gaat,

tenzij mycorrhizavormende planten ontbreken. Dit probleem wordt verderop bij de laatste groep wat uitgebreider besproken. Saprotrone soorten op hout zijn in het veld doorgaans goed te herkennen aan de groei van vruchtlichamen op dode houtige substraten: twijgen, takken, spaanders, stronken en stammen, maar ook dennenkegels. Sommige houtpaddenstoelen zijn hun leven echter begonnen als parasieten op levende bomen. Men moet er bovendien op verdacht zijn dat sommige soorten bij voorkeur groeien op ondergrondse houtresten, bijvoorbeeld de Breedplaatstreefhoed (*Megacollybia platyphylla*) en de Beukwortelzwam (*Xerula radicata*). Op sterk verteerd hout kunnen soms ook vruchtlichamen van mycorrhizapaddenstoelen verschijnen, bijvoorbeeld van de Gele aardappelbovist (*Scleroderma citrinum*).

Parasieten

Parasieten onttrekken suikers en andere nutriënten aan levende organismen, in het geval van paddenstoelen meestal aan planten, zonder daar een tegenprestatie tegenover te stellen. Er worden twee subgroepen onderscheiden: biotrofe parasieten die uitsluitend op levende organismen kunnen groeien en dus na korte tijd afsterven als de gastheer dood gaat, en necrotrofe parasieten die na de dood van de gastheer nog een tijd saprotroof kunnen voortleven op de restanten daarvan (Fig. 1.4). Tot de eerste groep behoren bijvoorbeeld de soorten van het geslacht Moederkoren (*Claviceps*) die in bloemen en op zaden van grasachtige planten leven, en de bekende Rupsendoder (*Cordyceps militaris*) die rupsen en poppen van vlinders parasiteert. Ook alle roesten behoren tot de biotrofe parasieten op planten, maar deze groep wordt in deze atlas niet behandeld. Onder de grotere paddenstoelen zijn weinig biotrofe parasieten.

Een deel van de opvallende plaatjeszwammen en buisjeszwammen behoort tot de necrotrofe paddenstoelen, bijvoorbeeld de Oesterzwam (*Pleurotus ostreatus*), Dennenmoorder (*Heterobasidion annosum*) en Zwavelzwam (*Laetiporus sulphureus*). De meeste soorten uit deze groep groeien op bomen of struiken. Het gros is niet in staat om gezonde, vitale bomen aan te tasten, maar wel bomen die om een of andere reden verzwakt zijn. Dat kan bijvoorbeeld doordat bomen in een bos te weinig licht krijgen, waardoor deze niet verder groeien en gaan kwijnen. We zien dat heel vaak bij berken die vervolgens aangetast worden door de Berkenzwam (*Piptoporus betulinus*) of Echte tonderzwam (*Fomes fomentarius*). Andere oorzaken zijn bijvoorbeeld het verlies van de top of een grote tak, beschadiging van de bast door zonnebrand of beschadiging van het wortelstelsel. Vaak is menselijke activiteit de (indirecte) oorzaak van een schimmelaantasting in bomen, zoals bij grote snoeiwonden, verlies van plakkatens schors bij aanrijdingen, beschadiging van de boomvoet door maaaimachines en

van de wortels door graafwerkzaamheden.

Symbionten met andere organismen

De twee meest verbreide vormen van symbiose bij paddenstoelen zijn lichenen en mycorrhiza's. Lichenen of korstmossen bestaan uit schimmels, vrijwel steeds zakjeszwammen (ascomyceten), die obligaat samen leven met algen en in een bepaalde combinatie een karakteristiek uiterlijk aannemen. Hoewel korstmossen in taxonomisch opzicht tegenwoordig tot het rijk van de schimmels (fungi) worden gerekend, waarbinnen ze bij verschillende taxonomische groepen behoren, wordt de studie van korstmossen traditioneel als een aparte tak van wetenschap beschouwd met zijn eigen specialisten, lichenologen. Mycologen houden zich met deze groep meestal niet bezig en lichenen blijven in deze atlas dan ook buiten beschouwing. Een uitzondering vormen twee basidiomyceten, het Gewoon veentrechttertje (*Lichenomphalia umbellifera*) en de Lenteknotszwam (*Multiclavula vernalis*). De vruchtlichamen van deze basidiolichenen zijn aan de voet steeds voorzien van klompjes algen waarmee het mycelium een symbiose vormt (Redhead & Kuyper, 1987). Je moet er wel op verdacht zijn, want overigens lijken de vruchtlichamen sprekend op die van niet gelicheniseerde trechtertjes, respectievelijk knotszwammen.

Veel paddenstoelensoorten leven in symbiose met levende wortels van vaatplanten. Deze mutualistische relatie wordt mycorrhiza genoemd, gevormd uit de woorden schimmel en wortel. De schimmel ontvangt via de wortels van de vaatplant suikers voor zijn energievoorziening en levert hiervoor in ruil nutriënten aan de plant. Schimmeldraden hebben een veel kleinere diameter dan plantenwortels en daardoor zijn ze veel efficiënter in de opname van nutriënten, vooral van weinig mobiele en goed gebufferde nutriënten zoals fosfor, zink en koper, maar soms ook van stikstof (ammonium, organisch stikstof), kalium en zwavel. Ruim 90% van de soorten vaatplanten leeft nauw samen met mycorrhizavormende schimmels, maar daarvan is bovengronds doorgaans niets te merken.

Er zijn diverse typen mycorrhiza die verschillen in de betrokken groepen schimmels en planten, alsmede in hun morfologie, fysiologie en ecologie. Meestal worden vier hoofdtypen onderscheiden: ectomycorrhiza, arbusculaire mycorrhiza, ericoïde mycorrhiza en orchideeënmycorrhiza. Alleen door de vormers van ectomycorrhiza worden met het oog zichtbare vruchtlichamen gevormd. In Drenthe behoren 547 soorten tot deze functionele groep, ruim een kwart van het totaal, waaronder veel bekende paddenstoelen, zoals de Vliegenzwam (*Amanita muscaria*), Hanenkam (*Cantharellus cibarius*) en het Eekhoortjesbrood (*Boletus edulis*). Als we in deze



Paddenstoelen veroorzaken in bomen en dood hout verschillende typen houtrot. De meest verbreide typen zijn: a. Bruinrot in berkenstam, veroorzaakt door de Berkenzwam (*Piptoporus betulinus*). – b. Witrot in wilgenstam, veroorzaakt door de Waaierkorstzwam (*Stereum subtomentosum*).



*Fungi leven op verschillende manieren samen met groene planten. Voorbeelden van dergelijke symbioses zijn: a-b. Symbiose tussen schimmels en boomwortels in ectomycorrhiza, bijvoorbeeld (a) Geurige wilgenrussula (*Russula laccata*) met wilg en (b) Gele aardappelbovist (*Scleroderma citrinum*) met Zomereik. – c-d. Symbiose tussen schimmels en algen in lichenen, bijvoorbeeld (c) een basidioliceen, Gewoon veentrechtertje (*Lichenomphalia umbellifera*) en (d) een ascoliceen Groot leermos (*Peltigera canina*). – e-f. Symbiose tussen schimmels en mossen, bijvoorbeeld (e) Groot oranje mosschijfje (*Octospora humosa*) met Haarmos (*Polytrichum*) en (f) Oranje mosklokje (*Galerina calyptrata*) met diverse mossen, o.a. Gewoon gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*).*

atlas spreken over mycorrhiza's of over mycorrhizapaddenstoelen gaat het dus steeds om ectomycorrhiza, tenzij anders vermeld. Bij deze vorm van mycorrhiza wordt om de worteltopjes een mantel van schimmelweefsel gevormd waar de uitwisseling van nutriënten plaatsvindt. Doordat meestal meer dan 90% van de worteltopjes van een boom gemycorrhizeerd is en doordat de worteltop als een soort sok afgeschermd wordt van de bodem, verloopt het contact tussen plant en bodem vrijwel volledig via de mycorrhizavormende schimmel. Ectomycorrhiza mag dan niet erg opvallen of bekend zijn; het is een heel intense vorm van samenleven.

Ectomycorrhizapaddenstoelen leven samen met houtige planten, waaronder de belangrijkste bomen in Drenthe, zoals Berk, Beuk,

Den en Eik (Tabel 1.2). Als we de fijne wortels van deze bomen voorzichtig uitgraven en met een loep bekijken, kunnen we de mantel rond de worteltopjes vaak duidelijk zien. Doorgaans zijn die op vrijwel alle wortels aanwezig, hetgeen wel aantoont hoe belangrijk deze samenlevingsvorm voor desbetreffende bomen is. Sommige mycorrhiza's zijn bruin en glad, andere wit en behaard, weer andere zwart met daarvandaan lopende donkere hyfen. Zulke verschillende mycorrhiza's horen bij verschillende groepen paddenstoelen, maar ze zijn doorgaans zonder geavanceerde microscopische technieken of moleculaire studie van genetisch materiaal niet tot een bepaalde soort te herleiden.

De meest verbreide vorm van mycorrhiza is wereldwijd de arbusculaire

mycorrhiza, die bij meer dan 80% van de vaatplanten voorkomt. Hierbij worden de fijne wortels niet omgeven door een compacte mantel, maar door een ijl netwerk van dunne schimmeldraden die plaatselijk levende cellen binnendringen en daar dan sterk boomvormig vertakken (het arbusculum), de plek waar uitwisseling van voedingsstoffen plaatsvindt. De uitwendige hyfen en de structuren van deze schimmels in plantenwortels zijn met bepaalde kleuringen onder de microscoop zichtbaar te maken. De sporendragers zijn zeer klein en in de bodem verborgen. Studie van deze mycorrhiza's is specialistenwerk dat in Nederland weinig plaatsvindt. Het is dan ook slecht bekend welke schimmels die arbusculaire mycorrhiza vormen in ons land voorkomen. Uit Drenthe is nog geen enkele soort vermeld, hoewel dit type mycorrhiza ook hier zeer algemeen moet voorkomen.

Bomen en struiken kunnen op grond van het mycorrhizatype aan de wortels verdeeld worden in twee groepen: die met ectomycorrhiza, en dus met daardoor geproduceerde paddenstoelen, en een groep met arbusculaire mycorrhiza, die niet vergezeld worden door mycorrhizapaddenstoelen. Ectomycorrhizavormende bomen hebben vaak ook arbusculaire mycorrhiza in zeer lage dichtheden, soms wat meer. Het omgekeerde komt niet voor; op wortels van bomen met standaard arbusculaire mycorrhiza worden hoogstzelden of nooit ectomycorrhiza's aangetroffen. De belangrijkste bomen en struiken zijn in tabel 1.2 gerangschikt naar mycorrhizatype. Een praktische consequentie hiervan is dat het planten van bomen met ectomycorrhiza een veel grotere diversiteit aan paddenstoelen oplevert dan bomen met arbusculaire mycorrhiza.

Zoals de naam suggereert, komt het derde type, de ericoïde mycorrhiza, alleen voor op dwergstruiken van de Heidefamilie (*Ericaceae*), zoals Struikhei, Bosbes en Dophei. De mycorrhiza is voor die planten obligaat en wordt, voor zo ver bekend, hoofdzakelijk gevormd door ascomyceten die zelden of nooit vruchtlichamen vormen. In Drenthe zijn de schimmelcomponenten in deze samenlevingsvorm niet onderzocht en onbekend.

Orchideeënmycorrhiza komt bij alle orchideeën voor en wijkt sterk af van de eerder besproken typen doordat desbetreffende fungi niet noodzakelijkerwijs de wortels van orchideeën koloniseren, maar meestal vrij in de grond of op hout groeien. De schimmelpartners zijn meestal korstvormige trilzwammen, zoals waaszwammen (*Tulasnella* spp.) en waskorstjes (*Sebacina* spp.), waarvan diverse soorten in Drenthe op de grond of op hout gevonden zijn. Ze zijn hier nooit bij orchideeën waargenomen en dat schijnt ook bijna nooit voor te komen. Het lijkt erop dat orchideeënmycorrhiza geen gelijkwaardige mutualistische relatie is, omdat de plant veel meer schijnt te profiteren van de aanwezigheid van de schimmel, dan andersom. Beide laatste typen mycorrhiza worden uitgebreider besproken in Ozinga et al. (2013).

Symbiose van paddenstoelen met mossen en kruiden

Sommige vormen van symbiose tussen fungi en planten zijn nog niet afdoende opgehelderd. Zo zijn er tientallen soorten paddenstoelen die samen leven met mossen. Sommige soorten groeien op of tussen

Tabel 1.2. De belangrijkste bomen en struiken, gerangschikt naar het dominante mycorrhizatype. Bij enkele bomen met ectomycorrhiza worden soms ook redelijke aantallen arbusculaire mycorrhiza's gevonden, met name bij Wilg, Populier, Els, Linde en Walnoot.

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

allerlei mossen, zoals het Oranjegeel trechtertje (*Rickenella fibula*), andere alleen met bepaalde mossen, zoals het Oranje en Wratsporig mosbekertje (*Neottiella rutilans* en *Neottiella vivida*) met haarmossen (*Polytrichum*) of de Veenmosgrauwkap (*Lyophyllum palustre*) uitsluitend met veenmossen (*Sphagnum*). Voor diverse soorten is aangetoond dat schimmeldraden de cellen van mossen of hun rhizoïden binnendringen en daar sterk vertakte structuren ontwikkelen. Op grond daarvan wordt een parasitaire leefwijze verondersteld (Döbbeler, 1979; Redhead, 1981). Daarbij is het evenwel opvallend dat maar bij enkele soorten paddenstoelen duidelijke schade aan mossen is vastgesteld, zoals bij de Veenmosgrauwkap die witte, afgestorven plekken in veenmosdekens veroorzaakt. Bij de meeste soorten zien mossen met en zonder vruchtlichamen van paddenstoelen er echter even vitaal uit, bijvoorbeeld bij het Oranjegeel trechtertje. Zou hier mogelijk toch ook een vorm van mycorrhiza in het geding zijn?

Zeer recent is ontdekt dat het mycelium van een aantal grasland-paddenstoelen, zoals wasplaten, behalve in de bodem ook binnen levende planten groeien en zelfs in de zaden worden aangetroffen (endofytisch). Tot voor kort werd meestal verondersteld dat deze paddenstoelen saprotoef op humus zouden groeien. Hoe deze samenleving tussen paddenstoelen en kruidachtige planten in elkaar zit, is nog onbekend. Ook in dit geval lijkt parasitisme onwaarschijnlijk omdat er geen negatieve effecten op de planten worden geconstateerd. Op deze vorm van symbiose wordt uitgebreider ingegaan in het kader 'Waarvan leven wasplaten eigenlijk?' in hoofdstuk 16a.