



NIEUWE INZICHTEN IN DE LEVENSWIJZE VAN WASPLATEN¹

Thomas W. Kuyper

Sectie Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Kuyper, T.W. (2015). Novel insights into the ecology of waxcaps. *Coolia* 58(1): 10–18.

Waxcaps are colourful mushrooms, mainly occurring in nutrient-poor grasslands that are characterized by stable management during decades or even centuries. In such grasslands many species of waxcaps, and also of some other fungal groups, can be found. Such grasslands are not always characterized by rare plant species. Many of these waxcaps can be incidentally found in forests in Europe, and more commonly in North America, raising questions about their original habitat. Their life style has remained enigmatic. While they have often been considered as saprotrophs, several recent research outcomes have suggested that a biotrophic life style is more likely. Such results refer to phylogenetic analyses of waxcaps and their allies, molecular studies that identified hyphae of waxcap species in roots and shoots of several plants, and stable isotope data. Despite these separate lines of evidence, several questions regarding their life style remain, and both the nature of associations with living plants and their sources of nitrogen remain currently unknown.

Wasplaten zijn zeer kleurrijke plaatsjeszwammen die karakteristiek zijn voor stabiel beheerde (tientallen tot honderden jaren), voedselarme graslanden. In zulke graslanden komen naast wasplaten ook verschillende andere karakteristieke paddenstoelen voor (o.a. satijnzwammen, knotszwammen, aardtongen). Wasplatengraslanden zijn lang niet altijd gekenmerkt door het voorkomen van bijzondere plantensoorten. Veel van de karakteristieke soorten worden soms in bossen in Europa aangetroffen; in Noord-Amerika komen deze soorten veel regelmatig voor in bossen. De levenswijze van wasplaten is altijd een raadsel gebleven. Vaak worden ze als strooiselafbrekers beschouwd. Recent onderzoek heeft echter aangegeven dat een biotrofe levenswijze, en dus een verbinding met levende planten, veel waarschijnlijker is. Aanwijzingen voor een saprotrofe levenswijze komen uit onderzoek naar verwantschappen tussen wasplaten en andere geslachten van die familie, uit moleculair onderzoek dat hyphen van wasplaten in wortels en bovengrondse delen van levende planten aantoonde, en uit gegevens van stabiele isotopen. Ondanks het feit dat deze drie methoden onafhankelijk in dezelfde richting van een biotrofe levenswijze wijzen, blijven belangrijke vragen over hun levenswijze nog onbeantwoord. De aard van de verbinding met groene planten (inclusief mossen en algen) en de stikstofbron zijn nog steeds onbekend.

In het rapport Paddenstoelen en natuurbeheer (Ozinga et al., 2014, p.190) vergelijkt Eef Arnolds wasplaten met orchideeën: spectaculair van kleur en verschijning, gevoelig voor verstoring zoals bemesting met stikstof en fosfaat, verzuring en verwaarlozing van beheer, en uiterst kieskeurig waar het hun standplaatsvoorkeur betreft. Maar die vergelijking doet eigenlijk onvoldoende recht aan wasplaten. Hun kieskeurigheid is namelijk veel groter dan die van orchideeën. Waar geschikte standplaatsen binnen een klein aantal jaren al bijzondere orchideeën herbergen, duurt het tientallen jaren voordat in een geschikt grasland de eerste wasplaatsoorten zich vestigen. En soortenrijke wasplaatgraslanden met tientallen bijzondere soorten zijn vaak nog ouder. Uit het oogpunt van natuurbeheer verdienen wasplaten ook daarom bijzondere aandacht. Dit geldt te meer omdat lang niet alle wasplaatweiden ook voor

1. Deel 17 in de serie over ecologisch onderzoek aan paddenstoelen. Voor deel 16 zie *Coolia* 55(1): 1–6.





Figuur 1. *Camarophylloopsis atropuncta*, Zwartgespikkelde wasplaat. (Foto: Henk Huijser)

hogere planten bijzonder zijn. Uit onderzoek van Öster (2008) is gebleken dat het verband tussen soortenrijkdom aan karakteristieke graslandpaddenstoelen en soortenrijkdom aan hogere planten zwak is. Ook voor Nederlandse wasplatengraslanden geldt dat er geen verband bestaat tussen aantallen bijzondere soorten paddenstoelen en bijzondere soorten van hogere planten (Arnolds, 2014). Bijzondere wasplaatgraslanden hoeven lang niet altijd bijzondere plantensoorten te herbergen en omgekeerd. En terwijl we van de bijzondere plantensoorten in zulke vegetaties hun standplaatsen wel vaak goed kennen, zijn de eisen die wasplaten en een aantal andere soorten zoals satijnzwammen, knots- en koraalzwammen en aardtongen, aan hun omgeving stellen nauwelijks bekend. Waardoor het zo lang duurt dat zulke graslanden goed ontwikkeld zijn en waardoor verschillende graslandsoorten ook in bepaalde bossen voorkomen (zoals bijvoorbeeld het Coovelsbos bij Helmond met 4 soorten wasplaten en 20 andere graslandbewoners, zie Lammers et al., 2012) weten we niet.

Halbwachs en anderen (2013a) spreken dan ook van een raadselachtige levenswijze van wasplaten die van het tropisch regenbos tot in de poolstreken gevonden kunnen worden. Een eerste raadsel is de vraag wat de oorspronkelijke habitat van wasplaten is: bossen of graslanden. Het feit dat het grootste deel van de graslanden in noordwest Europa door toedoen van de mens ontstaan zijn, doet vermoeden dat bos hun oorspronkelijke standplaats vormde. Het algemene voorkomen van wasplaten in bossen in de tropen en in Noord Amerika is met die hypothese in overeenstemming. Graslanden zouden in die visie eerst recent, na de toegenomen invloed van de mens, graslanden hebben gekoloniseerd. Aan de andere kant dienen we wel te bedenken dat sommige ecologen van mening zijn dat er in de oertijd meer open bossen met uitgebreide grazige open standplaatsen voorkwamen, zodat niet uit te sluiten valt dat ze toch niet zomaar bospaddenstoelen zijn. Hun beperkte voorkomen in bossen laat zien dat ze ook daar hoge eisen aan hun standplaats stellen. Deze onbekendheid met de oorspronkelijke habitat van wasplaten heeft gevolgen voor een tweede raadsel, namelijk dat van hun levenswijze.





Figuur 2. *Hygrocybe punicea*, Granaatbloemwasplaat. (Foto: Henk Huijser)

We weten namelijk niet eens wat de levenswijze van wasplaten is. In de nieuwe Standaardlijst (Arnolds & Van den Berg, 2013) worden ze als saprotroof beschouwd. Er zijn recent verschillende onderzoeken gepubliceerd die twijfel oproepen of wasplaten wel saprotroof zijn. In deze bijdrage wil ik dat recent onderzoek samenvatten en kritisch beoordelen. Ik zal het daarbij hebben over drie lijnen van onderzoek die tot nieuwe inzichten hebben geleid: moleculair taxonomisch onderzoek, moleculair ecologisch onderzoek, en onderzoek aan stabiele isotopen van vruchtlichamen.

De wasplaten (*Hygrocybe* sensu lato en *Camarophyllopsis*) behoorden (vroeger) samen met de slijmkoppen tot de wasplatenfamilie Hygrophoraceae. Het onderscheid tussen de twee belangrijkste genera van die familie was ecologisch eenvoudig: slijmkoppen groeien in bossen en vormen ectomycorrhiza, wasplaten groeien in open terrein, soms ook in bossen, en hebben een saprotrofe levenswijze, waarbij het niet duidelijk is welk organisch materiaal wordt afgebroken. Op grond van het voorkomen in oude graslanden werd verondersteld dat ze afhankelijk zijn van oude, stabiele humus.

De moleculaire revolutie heeft ook bij de wasplaten huisgehouden. *Camarophyllopsis* is uit de wasplatenfamilie gezet en naar de knots- en koraalzwammen (Clavariaceae) verhuisd (Birkebak et al., 2013). Tegelijk is de wasplatenfamilie belangrijk uitgebreid, eerst met enkele genera (Seitzman et al., 2011), later met nog veel meer genera (Lodge et al., 2014). Uit dat laatste onderzoek blijkt een veel bredere omschrijving van de wasplatenfamilie. Tot de familie worden de volgende in Nederland voorkomende geslachten gerekend: *Hygrocybe*, *Neohygrocybe*, *Porpolomopsis*, *Gliophorus*, *Chromosera*, *Gloioxanthomyces* en *Cuphophyllus* (alle nog in *Hygrocybe* in onze nieuwste Standaardlijst); en daarnaast *Hygrophorus*, *Chrysomphalina*, *Haasiella*, *Arrhenia* (in de Standaardlijst nog samen genomen met *Omphalina*), *Lichenomphalia*, *Cantharellula* en *Ampulloclitocybe* (in de Standaardlijst is de Knotsvoettrechterzwam nog als deel van *Clitocybe* beschouwd). De familie is als gevolg van deze nieuwe inzichten ook zeer heterogeen van levenswijze geworden: we treffen nu niet



alleen ectomycorrhizavormers aan (*Hygrophorus*), maar ook korstmossen (*Lichenomphalia*), mosparasieten (*Arrhenia*; *Cantharellula*), houtbewoners (*Chrysomphalina*, *Haasiella*) en strooiselafbrekers (*Ampulloclitocybe*). De graslandbewoners nemen nog steeds een prominente plaats in.

Opvallend is dat in deze nieuwe phylogenie het oude geslacht *Hygrocybe* niet meer monophyletisch is: het geslacht *Cuphophyllus* is niet zeer nauw met *Hygrocybe* verwant. Dit betekent dat hun overeenkomstige levenswijze niet berust op gemeenschappelijke afstamming, maar op onafhankelijk verworven fysiologische en ecologische eigenschappen. Dat laatste is niet zo vreemd, als we bedenken dat ook aardtongen, knots- en koraalzwammen, en sommige satijnzwammen eenzelfde levenswijze en ecologie lijken te hebben. Maar de vraag naar de evolutie van de levenswijze van de graslandbewonende wasplaten wordt er niet door beantwoord.

De phylogenetische benadering kunnen we ook toepassen voor andere paddenstoelen die karakteristiek zijn voor wasplaatgraslanden. Voor de knots- en koraalzwammen is recent een nieuwe analyse gepubliceerd door Birkebak et al. (2013). In hun onderzoek worden de wasplaten van het geslacht *Camarophylloopsis* in de familie van de Clavariaceae geplaatst. De familie bevat daarnaast saprotrofe soorten op hout (*Mucronella*, *Hyphodontiella*), een saprotrofe soort van strooisel (*Clavicornia*), naast de graslandbewoners (*Clavaria*, *Clavariopsis*, *Ramariopsis*, *Camarophylloopsis*). De auteurs hebben niet geprobeerd te komen tot een reconstructie van levenswijze als evolutionair belangrijk kenmerk, maar hun beste stamboom laat zien dat een biotrofe levenswijze tenminste twee keer ontstaan zou moeten zijn. Van het geslacht *Entoloma* zijn zowel saprotrofe als biotrofe soorten bekend. Deze laatste soorten behoren tot twee zuster groepen, de groep van de waarschijnlijk parasitair levende voorjaars-satijnzwammen bij iepen en roosachtigen en de ectomycorrhizavormende bossatijnzwammen rond *E. rhodopolium*. Voor de soorten van het ondergeslacht *Leptonia* is er geen duidelijke aanwijzing voor een biotrofe levenswijze. Dus voor elk van deze groepen geldt dat

Figuur 3. *Camarophylloopsis* foetens, Stinkende wasplaat. (Foto: Henk Huijser)





Figuur 4. *Hygrocybe quieta*. (Foto: Henk Huijser)

moleculaire methoden in de taxonomie geen duidelijk antwoord geven op de vraag naar de levenswijze van deze graslandpaddenstoelen, aangezien zowel een saprotrofe als een biotrofe levenswijze mogelijk is.

Het gebruik van moleculaire methoden is niet alleen algemeen in het taxonomisch onderzoek. Ook ecologen maken daar in toenemende mate gebruik van. Het recept voor zulk onderzoek is relatief eenvoudig (hoewel technisch soms lastig uitvoerbaar); neem een grondmonster of een plantenmonster, haal daar het DNA uit, scheidt specifiek het DNA van de groep waarin je geïnteresseerd bent en bepaal vervolgens welke soorten in je bodem- of plantenmonster voorkomen. Recent onderzoek leverde daarbij spectaculaire resultaten op: uit levende planten werd DNA van wasplaten aangetoond! Halbwachs en mede-auteurs (2013b) beschreven het voorkomen van hyphen van zes verschillende soorten wasplaten in de wortels van verschillende plantensoorten. De hyphen kwamen niet alleen bij levende wortels voor, maar ook bij dode wortels en mosresten. In een vervolgartikel beschreven Tello en anderen (2014) het voorkomen van het Sneeuwzwammetje (*H. virginea*) niet alleen in de wortels, maar ook in de bovengrondse delen van smalbladige weegbree. Daarbij bleek mycelium van het Sneeuwzwammetje zelfs in weegbreezaad voor te komen, zodat daarmee ook die kiemplanten al vanaf hun start door wasplaten gekoloniseerd zijn.

Deze waarnemingen lijken te bevestigen dat wasplaten biotroof leven. Ze verklaren waardoor het zo lastig, zo niet onmogelijk is, wasplaten in het lab te kweken. Tegelijkertijd roept deze waarneming nieuwe vragen op. Want smalbladige weegbree is zeker niet karakteristiek voor oude graslanden, en komt zeker lang niet altijd voor waar wasplaten staan, bijvoorbeeld wanneer wasplaten in bossen groeien. Een bredere gastheerkeuze moet dan ook worden aangenomen.





Een andere waarneming lijkt slechts gedeeltelijk in overeenstemming met een biotrofe levenswijze. Het gebruik van herbiciden (glyfosaat; Roundup) leidde tot een onmiddellijke achteruitgang van vruchtlichamen van wasplaten. Een middel dat specifiek grassen en grasachtigen doodt had eveneens een negatief effect, terwijl een middel dat juist kruidachtige planten doodt geen effect had. Ook een middel dat mossen doodt (FeSO_4) had geen effect op wasplaten (Griffith et al., 2014). Merkwaardig is dan echter wel dat uit dit onderzoek grassen eerder als mogelijke gastheer tevoorschijn komen dan kruidachtige planten, hoewel het moleculaire onderzoek de wasplaten juist bij weegbree aantoonde (en Seitzman et al. (2011) een associatie met mossen voor aannemelijk houden). De mogelijkheid dat wasplaten met mossen geassocieerd zijn, lijkt evenmin waarschijnlijk, al moet er bij vermeld worden dat in dit onderzoek het gebruik van ijzersulfaat ook geen effect had op *Galerina vittiformis*, ondanks het afsterven van het mos. De auteurs noemen ook de mogelijkheid dat deze bestrijdingsmiddelen zelf rechtstreeks giftig zijn voor wasplaten; maar verwerpen deze verklaring doordat de effecten meer dan een jaar aanhielden, terwijl de bestrijdingsmiddelen zelf relatief snel afgebroken worden. Op grond daarvan veronderstellen de auteurs dat het afsterven van de vegetatie (specifiek de grassen) is die voor de achteruitgang verantwoordelijk is.

Tot slot de stabiele isotopen. Van sommige elementen komen meer vormen voor; chemisch gedragen zich die niet verschillend. Maar doordat ze een klein beetje verschillen in hun atoomgewicht, zijn ze in verschillende mate betrokken bij biologische reacties. Bij de fotosynthese is de zwaardere variant van koolstof (^{13}C genaamd) minder vaak betrokken dan de lichtere variant; het gevolg is dat planten (en dus ook schimmels die met of van levende of dode planten leven) vaak verarmd zijn waar het het zwaardere isotoop betreft. Dat betekent een negatieve waarde van het signaal van ^{13}C . Bij stikstof geldt iets vergelijkbaars – maar doordat stikstof vaak beperkend is, is de mate van scheiding van de lichtere en zwaardere

Figuur 5. *Hygrocybe aurantiosplendens*, *Prachtwasplaat*. (Foto: Henk Huijser)





variant minder uitgesproken. Daardoor is het signaal van stabiele isotopen een aanwijzing voor de bron van koolstof of stikstof. Maar het signaal kan verder veranderd worden door biochemische omzettingen. Met name voor stikstof wordt daardoor de interpretatie van het signaal lastig.

Uit onderzoek is gebleken dat ectomycorrhizavormende en saprotrofe paddenstoelen verschillen in hun koolstof- en stikstofsignaal. Dat verschil tussen beide groepen is statistisch hoog-significant. Uit onderzoek van Henn & Chapela (2001) en van Mayor et al. (2009) blijkt dat het koolstofsignaal van ectomycorrhizapaddenstoelen meestal varieert tussen -24‰ en -28‰, en dat van saprotrofe soorten tussen -20‰ en -25‰. Biotrofe parasieten hebben een koolstofsignaal dat overeenkomt met dat van de ectomycorrhizapaddenstoelen. Ook voor het stikstofsignaal zijn er significante verschillen, maar is de variatie binnen beide groepen veel groter. Gemiddeld waren saprotrofe paddenstoelen minder rijk aan het zwaardere stikstof-isotoop (een gemiddeld signaal van 0‰) dan ectomycorrhizapaddenstoelen (een gemiddeld signaal van 5‰). Het is nog onduidelijk of deze verschillen voortkomen uit het feit dat beide groepen toegang hebben tot verschillende stikstofbronnen of dat ze verschillen in hun omzettingsprocessen. De grote variatie in het stikstofsignaal doet vermoeden dat er in de natuur verschillende stikstofbronnen voorkomen met een afwijkend signaal, maar helaas zijn deze bijzondere stikstofbronnen nog niet gekarakteriseerd.

Hoe zit het met de isotopensignatuur van de wasplaten? Griffith en mede-auteurs (2002) hebben een aantal graslandsoorten onderzocht. Voor wasplaten vonden ze een koolstofsignaal van -28‰ tot -31‰; dit wijst op een biotrofe, en beslist niet op een saprotrofe levenswijze, al moet worden aangetekend dat het koolstofsignaal sterker negatief is dan bij de meeste ectomycorrhizapaddenstoelen. Het stikstofsignaal was echter sterk afwijkend met waarden van 10‰ tot 20‰, veel hoger dan voor ectomycorrhizapaddenstoelen was gerapporteerd. Ook later onderzoek (Seitzman et al., 2011) wijst op hun afwijkende isotopensignatuur: hun koolstofsignaal past noch op dat van saprotrofe, noch van ectomycorrhizapaddenstoelen; het stikstofsignaal paste wel op ectomycorrhizapaddenstoelen, waarbij aangetekend moet worden dat in hun onderzoek het stikstofsignaal wat lager was (tussen 5‰ en 10‰) dan in het werk van Griffith en mede-auteurs. Seitzman et al. (2011) concluderen dan ook dat wasplaten een nog onbekende levenswijze hebben die vrijwel zeker niet saprotroof is, maar eerder biotroof, waarbij mossen en kruidachtige planten in aanmerking komen. De uitkomst van de simpele proef van Griffith et al. (2014) met bestrijdingsmiddelen laat zich dan echter niet gemakkelijk verklaren.

Opmerkelijk (of juist niet) in het onderzoek van Griffith was dat niet alleen wasplaten maar ook koraalzwammen en aardtongen een vergelijkbaar koolstof- en stikstofsignaal hadden. De koraalzwammen en aardtongen hadden zelfs een nog wat sterker negatief koolstofsignaal dan de wasplaten. Ook in het latere onderzoek van Birkebak et al. (2013) werden enkele soorten onderzocht op hun koolstof- en stikstofsignaal. De auteurs concluderen dat *Mucronella* en *Clavicornia* saprotroof leven, en dat de graslandbewoners biotroof zijn. Het lijkt erop dat bij hun conclusie het stikstofsignaal een overheersende rol heeft gespeeld. Of dat ook voor satijnzwammen geldt is de vraag. In de publicatie van Griffith et al. (2002) komt alleen de sterspoorsatijnzwam (*Entoloma conferendum*) voor, en die heeft een koolstof- en stikstofsignaal dat bij 'gewone' saprotrofe paddenstoelen van bossen en graslanden past. Maar deze soort is ook minder karakteristiek voor wasplaatgraslanden, zoals soorten van het ondergeslacht *Leptonia* dat juist wel zijn.

We zitten dus eigenlijk nog steeds met een raadsel. Sommige waarnemingen wijzen op een biotrofe levenswijze voor wasplaten (en ook voor andere paddenstoelen die typisch zijn





Figuur 6. *Hygrocybe radiata*, Bruingestreepte wasplaat. (Foto: Henk Huijser)

voor wasplaatgraslanden). Het afwijkende koolstofsignaal zou kunnen betekenen dat hun koolstofbron heel dicht bij de bodem ligt (omdat daar de CO_2 die vrijkomt nog niet goed gemengd is met de CO_2 uit de lucht). Daardoor vallen bomen af als koolstofbron (als wasplaten in bossen voorkomen), maar vallen eigenlijk ook de kruidachtige planten en grassen in graslanden af, en lijken mossen of algen een wat meer plausibele hypothese. Hoewel er op dit moment geen bewijs is voor een eventuele associatie met algen, is het wel opmerkelijk dat zowel in de Hygrophoraceae (o.a. *Lichenomphalia*) als in Clavariaceae (*Multiclavula*) als mogelijk ook in de Geoglossaceae (*Peltula*; Wang et al., 2011) soorten voorkomen die een biotrofe relatie met algen aangaan en dus tot de korstmossen gerekend (moeten) worden. Maar het stikstofsignaal lijkt te wijzen op een exclusieve toegang tot een bijzondere en tot nu toe onbekende stikstofbron. Die (onbekende) stikstofbron kan hun voorkomen in uitsluitend oude graslanden verklaren. Maar als wasplaten hun stikstof uit zo'n onbekende bron verwerven, blijft het de vraag waar hun koolstof vandaan komt. Die stikstof kunnen ze alleen vrijmaken door dat organische materiaal af te breken, en daarmee zou er ook koolstof ter beschikking komen. Maar het koolstofsignaal laat zich daarmee niet verklaren. Een laatste probleem mag niet onvermeld blijven: als we kijken naar de aantallen vruchtlichamen van wasplaten in graslanden, dan is het duidelijk dat voor het maken van zoveel biomassa aanzienlijke hoeveelheden koolstof en stikstof gemoeid moeten zijn. Dat laat zich evenmin makkelijk verklaren via een associatie met algen of mossen of door een onbekende stikstofbron aan te nemen die in de loop van de tijd ontstaat en daardoor alleen in oude graslanden wordt aangetroffen.

Kortom: het raadsel van de levenswijze van wasplaten is ook na dit recente onderzoek niet opgehelderd. Ook de nieuwste moleculaire methoden lossen niet alle mycologische raadsels op. Veldwerk (het speuren onder vruchtlichamen van wasplaten) blijft belangrijk. Ook isotoopanalyses lijken me in de toekomst belangrijk; zo weten we bijvoorbeeld niet of algemene en zeldzame wasplaten, of wasplaten in jonge en oude graslanden in hun signaal verschillen (en dus informatie geven hoe kieskeurig ze zijn voor hun bronnen van stikstof





en koolstof). Ook andere variaties in isotoopsignatuur bij wasplaten kunnen in de toekomst interessant zijn, met name van soorten die een wat afwijkende ecologie lijken te hebben zoals het vuurzwammetje (*H. miniata*). En zolang we nog zo weinig weten van hun levenswijze en dus niet in staat zijn hun habitats opnieuw te maken, moeten we zeer voorzichtig zijn met onze wasplaatgraslanden.

Literatuur

- Arnolds, E. 2014. Wasplatengraslanden in Nederland. Stratiotes (in druk).
- Arnolds, E. & Van den Berg, A. 2013. Beknopte Standaardlijst van Nederlandse Paddenstoelen. NMV.
- Birkebak, J.M., J.R. Mayor, K.M. Ryberg & P.B. Matheny, 2013. A systematic, morphological and ecological overview of the Clavariaceae (Agaricales). *Mycologia* 105: 896–911.
- Griffith, G.W., A. Graham, R.G. Woods, G.L. Easton & H. Halbwachs, 2014. Effect of biocides on the fruiting of waxcap fungi. *Fung. Ecol.* 7: 67–69.
- Griffith, G.W., G.L. Easton & A.W. Jones, 2002. Ecology and diversity of waxcap (*Hygrocybe* spp.) fungi. *Bot. J. Scotl.* 54: 7–22.
- Halbwachs, H., B.T.M. Dentinger, A.P. Detheridge, P. Karasch & G.W. Griffith, 2013b. Hyphae of waxcap fungi colonise plant roots. *Fung. Ecol.* 6: 487–492.
- Halbwachs, H., P. Karasch & G.W. Griffith, 2013a. The diverse habitats of *Hygrocybe* — peeking into an enigmatic lifestyle. *Mycosphere* 4: 773–792.
- Henn, M.R. & I.H. Chapela, 2001. Ecophysiology of ^{13}C and ^{15}N isotopic fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhiza divide. *Oecologia* 128: 480–487.
- Lammers, H., H. van Hooff, L. Raaijmakers, J. van Kuik & T. Boudewijns, 2012. Niet zomaar een bos....!! Natuuronderzoek op de cm^2 in het Coovels Bos.
- Lodge, D.J., M. Padamsee, P.B. Matheny, M.C. Aime, S.A. Cantrell, D. Boertmann, A. Kovalenko, A. Vizzini et al. 2014. Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in Hygrophoraceae (Agaricales). *Fung. Div.* 64: 1–99.
- Mayor, J.R., E.A.G. Schuur & T.W. Henkel, 2009. Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes. *Ecol. Lett.* 12: 171–183.
- Öster, M. 2008. Low congruence between the diversity of waxcap (*Hygrocybe* spp.) and vascular plants in semi-natural grasslands. *Bas. Appl. Ecol.* 9: 514–522.
- Ozinga, W.A., E. Arnolds, P.J. Keizer & T.W. Kuyper, 2014. Paddenstoelen in het natuurbeheer. OBN-Preadvies Paddenstoelen.
- Seitzman, B.H., A. Ouimette, R.L. Mixon, E.A. Hobbie & D.S. Hibbett, 2011. Conservation of biotrophy in Hygrophoraceae inferred from combine dtsbale isotope and phylogenetic analyses. *Mycologia* 103: 280–290.
- Tello, S.A., P. Silva-Flores, R. Agerer, H. Halbwachs, A. Beck & D. Persöb, 2014. *Hygrocybe virginea* is a systematic endophyte of *Plantago lanceolata* *Micol. Progr.* 13: 471–475.
- Wang, Z., R.H. Nilsson, F. Lopez-Giraldez, W. Zhuang, Y. Dai, P.R. Johnston & J.P. Townsend, 2011. Tasting soil fungal diversity with earth tongues: phylogenetic tets of SATé alignments for environmental ITS data. *PLoS One*: 6: e19039.

RECTIFICATIE

In het artikel ‘Verstekeling steekt na bijna 2 jaar de kop(pen) op’ in *Coolia* 57 (3), p. 150, is bij foto 1e de naam van de fotograaf onjuist vermeld. Het moet zijn: ‘Foto: Jan Hengstmengel’.

