



De Rimpelige gordijnzwam (*Cortinarius lividoochraceus*) vormt mycorrhiza met oudere bomen op stikstofarme bodems. In de twintigste eeuw is ze in Nederland sterk achteruitgegaan.

Functionele diversiteit mycorrhizaschimmels onder druk door stikstofdepositie

— Wim A. Ozinga (Alterra, Wageningen UR / Radboud Universiteit Nijmegen) en Thomas W. Kuyper (Wageningen UR)

Deel 3 in de serie over bosbodems. Hoe zit het met de ecologie van bosbodems? We zien dat goed functionerende bosbodems onafhankelijk van de ondergrond een zeer rijk en vitaal bosecosysteem in stand kunnen houden. Het is bekend dat de biodiversiteit in de bosbodems hierbij cruciaal is, het is niet goed bekend hoe deze biodiversiteit bij exploitatie kan worden behouden of hersteld. Het is een feit dat we de laatste jaren meer (tak- en tophout) oogsten en dat het met de vitaliteit van belangrijke bosbomen als iep en ook eik en es al langere tijd niet goed gaat. Niet alleen productiebos, maar ook natuurbos heeft problemen, waarbij verzuring, verdroging en vermessing een rol spelen. Onderzoek gaat zich de komende jaren hierop richten. Daarom besteden we in deze serie (in de komende nummers) aandacht aan praktische kanten van het complexe onderwerp bosbodemecologie.

Bosbodems kunnen veel verschillende ectomycorrhiza-vormende schimmels herbergen. In de herfst is een glimp van deze ondergrondse rijkdom te zien via de vorming van vruchtlichamen ('paddenstoelen'). De ectomycorrhizaschimmels spelen een belangrijke rol bij onder andere de nutriëntenkringloop, de vastlegging van koolstof en de natuurlijke regeneratie van bomen. Hoge stikstofgehalten in de bodem leiden echter tot een sterke afname van de abundantie en diversiteit aan mycorrhizaschimmels en dit kan doorwerken in het hele ecosysteem.

> Ruim negentig procent van de vaatplanten leeft nauw samen met mycorrhiza-vormende schimmels. Plant en schimmel hebben daar baat bij: De schimmel tapt via de wortels van de vaatplant

suikers (koolhydraten) af voor zijn energievoorziening en levert hiervoor in ruil nutriënten aan de plant.

Er zijn verschillende typen mycorrhiza met duidelijke verschillen in uiterlijk, fysiologie en ecologie. Dit artikel richt zich op schimmels die ectomycorrhiza vormen. Dit is het dominante type in veel bossen, vooral op armere bodems. Het is een gespecialiseerd mycorrhiza-type dat om de worteltopjes van bomen een mantel van schimmelweefsel vormt. Doordat deze mantel de worteltop als een soort sok afschermt van de bodem, verloopt het contact tussen plant en bodem vrijwel volledig via de schimmel. In tegenstelling tot andere mycorrhiza-typen, planten de meeste ectomycorrhizaschimmels zich voort via zichtbare vruchtlichamen (paddenstoelen). In Nederland komen ruim 900 soorten ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen voor. Bekende voorbeelden zijn: vliegenschwam, cantharel, eekhoortjesbrood en truffels. Ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen leven samen met boomsoorten als eik, beuk, linde, berk, den en fijnspar (zie tabel).

Andere boomsoorten hebben een minder gespecialiseerd mycorrhiza-type dat geen vruchtlichamen vormt: arbusculaire mycorrhiza. Het gaat hierbij vooral om bomen die voorkomen op voedselrijke bodems (zoals esdoorn en iep) en dit type blijft verder buiten beschouwing.

Sleutelrol in bossen

Vanuit de mantel van schimmelweefsel rondom de boomwortel groeit een fijn vertakt en uitgebreid netwerk van schimmeldraden de bodem in. In totaal kan een gram grond tot wel een kilometer aan schimmeldraden bevatten. Deze schimmeldraden hebben een veel kleinere diameter (ca. 3 µm) dan boomwortels en zijn daardoor veel efficiënter in de opname van nutriënten. Ectomycorrhizaschimmels spelen vooral een rol bij de opname van weinig mobiele nutriënten. Sommige soorten hebben het vermogen om nutriënten voor de plant beschikbaar te maken via de afbraak van organische verbindingen of door de verwerking van mineralen. Daarnaast bieden sommige soorten de boom bescherming tegen stressfactoren zoals droogte, ziekteverwekkers en zware metalen. Verder kunnen mycorrhizaschimmels ondergrondse netwerken van schimmeldraden vormen waarmee individuen van dezelfde plantensoort of verschillende plantensoorten verbonden worden en waarmee voedingsstoffen en suikers getransporteerd worden. Dit kan vooral belangrijk zijn in de kiemingsfase doordat de plant dan nog een zeer klein wortelstelsel heeft. Vooral in beschaduwde milieus vergroot het de overlevingskans van kiemplanten als ze snel deel uitmaken van dergelijke netwerken. Individuele bomen kunnen met tot meer dan honderd soorten mycorrhizaschimmels samenleven. De soorten verschillen in de mate waarin ze de bovengenoemde functies voor de plant vervullen onder verschillende milieucondities. Een hoge functionele diversiteit van mycorrhizaschimmels draagt daardoor bij aan de veerkracht van het ecosysteem.

Stikstofdepositie als knelpunt

De meeste ectomycorrhizaschimmels hebben een voorkeur voor stikstofarme bodems en slechts een heel klein aantal soorten is tolerant voor een hogere stikstofbeschikbaarheid. De hoge N-depositie heeft bovengronds geleid tot een sterke afname (tot wel negentig procent) van de hoeveelheid ondergrondse schimmeldraden en vruchtlichamen en van de diversiteit aan soorten. In buitenlands onderzoek komt naar voren dat de diversiteit aan vruchtlichamen licht afneemt na de kroonsluiting maar de in Nederland waargenomen achteruitgang is veel sterker. Veel soorten die in Nederland grotendeels uit middeloude bossen zijn verdwenen, komen in gebieden met een lagere stikstofbelasting in het buitenland nog wel voor in oudere bossen. In Nederland komen veel bedreigde soorten nu alleen nog maar voor in de schrale randen langs oude bospaden, lanen en wegbermen met oudere bomen. De overeenkomst tussen deze standplaatsen is de geringe ophoping van strooisel en de vaak hogere basenverzadiging van de bodem.

In Europa zijn diverse bemestingsexperimenten uitgevoerd waarin gekeken is naar de veranderingen in de bodem na stikstofbemesting. Het blijkt dat het percentage van de worteltopjes dat door mycorrhizaschimmels is gekoloniseerd, nauwelijks verandert. Wel nemen de soortendiversiteit en de mycorrhiza-biomassa flink af onder invloed van bemesting. Het meest in het oog springend is een sterke afname van soorten met een uitgebreid netwerk van schimmeldraden zoals stekelzwammen, gordijnzwammen en ridderzwammen. Een paar soorten met een compacte mantel en een minder uitgebreid netwerk van schimmeldraden, zoals rimpelende melkzwam, wordt juist gestimuleerd door een hoge N-beschikbaarheid. Doordat bovengrondse verandering in de productie van vruchtlichamen eerder optreden dan ondergrondse veranderingen, zijn de veranderingen (in aantallen soorten en aantallen vruchtlichamen) een waardevolle 'early warning' voor ingrijpende veranderingen in het bodemecosysteem.

Het negatieve effect van een hoge stikstofdepositie op mycorrhizaschimmels is via twee routes te verklaren: via de bodem en via de boom (zie figuur 1, pagina 20). De effecten via de bodem zijn daarbij het belangrijkste. Door de N-depositie neemt de beschikbaarheid van anorganische stikstof in de bodem toe (rode pijl) en dit heeft een remmend effect op de groei van de meeste mycorrhizaschimmels. Dit remmende effect kan zowel via ammonium als via nitraat plaatsvinden, maar in het algemeen heeft ammonium een duidelijk negatiever effect. Daarnaast vinden er veranderingen plaats van de chemische samenstelling van het strooisel van bomen en grassen (groene pijl). De hoge stikstofbeschikbaarheid leidt in plantensoorten met ligninerijk strooisel (den, eik, beuk en bochtige smele) tot de vorming van polyfenolstikstofcomplexen. Zodra deze stoffen in de bodem vrijkomen uit het strooisel hebben ze een sterk remmende werking op de groei van veel mycorrhizaschimmels. Strooiselextracten van bochtige smele uit Nederland bleken een sterker remmend effect te hebben dan strooiselextracten afkomstig uit gebieden met een lage stikstofdepositie in Zweden. Dit impliceert dat het niet zozeer het strooisel zelf is dat het negatieve effect veroorzaakt, maar vooral de interactie met stikstof. De effecten via de boom werkt als volgt. Planten investeren bij hogere stikstofbeschikbaarheid minder suikers in de wortel (blauwe pijl) zodat er minder energie beschikbaar is voor de vorming van een netwerk van schimmeldraden en vruchtlichamen.

Gevolgen voor het functioneren van bosccosystemen

De afname van de biomassa en de functionele diversiteit aan mycorrhizaschimmels na vermesting heeft waarschijnlijk belangrijke gevolgen voor het functioneren van bosccosystemen:

- Toename van de circulatiesnelheid van stikstof. Bij een sterke afname van de biomassa van ectomycorrhizaschimmels wordt er minder N geïmmobiliseerd in het schimmelweefsel zodat het aanbod aan minerale stikstof in de bodem verder toeneemt. Als de opslagcapa-

citeit van N in de bodem overschreden wordt, dan kan de overmaat, samen met basische kationen, uitspoelen naar de ondergrond en bijdragen aan bodemverzuring.

- Een afname van mycorrhiza-biomassa kan bij bomen leiden tot een verminderde opnamecapaciteit voor weinig mobiele nutriënten (zoals fosfaat) en basische kationen. Dit kan bij de boom leiden tot een onbalans in nutriënten met groeiverstoringen en een grotere gevoeligheid voor insectenvraat als gevolg. Uiteindelijk kan dit leiden tot nutriëntentekorten voor bodemfauna. Ook de bijdrage van de vruchtlichamen van schimmels als bron van sporenelementen voor dieren neemt op vermeste en verzuurde bodems sterk af. Tekorten aan basische kationen, zoals waargenomen in sommige Nederlandse bossen, worden waarschijnlijk niet alleen veroorzaakt door uitspoeling na verzuring (mede onder invloed van stikstofdepositie), maar ook door de afname van mycorrhizaschimmels.
- Afname van de vastlegging van koolstof in de bosbodem, waardoor het humusprofiel veranderd en bijvoorbeeld minder vocht kan vasthouden.
- Afname van de opnamecapaciteit voor water en daardoor een grotere gevoeligheid van bomen voor extreme droogte.
- Na N-bemesting neemt de afbraaksnelheid van strooisel in de beginfase vaak toe, maar de afbraak van ouder en/of ligninerijk strooisel wordt juist geremd. Deze stagnatie komt mede doordat de katalyserende bijdrage van ectomycorrhizaschimmels grotendeels wegvalt.
- Afname van schimmelende bodemfauna (mijten en springstaarten) en dit kan in het bodemvoedselweb doorwerken.

De beschreven effecten zijn sterker in bossen op zure, nutriëntenarme bodems met een mormoder- of moder-humusprofiel dan op rijkere bodems met een mull-humusprofiel. Maar hoe de relatie tussen mycorrhiza, strooiselafbraak, vermesting en veranderingen in het humusprofiel op de verschillende bodems werkt, is nog niet duidelijk.

Na-ijlingseffecten

Het vermestende effect van stikstofrijk strooisel kan via de veranderde eigenschappen van het humusprofiel nog lang na-ijlen. Na een vermindering van de stikstofinput komt de uitspoeling van stikstof weliswaar tot stilstand, maar de circulatiesnelheid van stikstof in de dikke strooisellaag (L- en F-laag) blijft nog steeds hoog. De hoge N-beschikbaarheid houdt de dikke N-rijke strooisellaag in stand waardoor ectomycorrhizapaddenstoelen niet of nauwelijks vruchtlichamen vormen en de ondergrondse mycorrhiza-biomassa sterk gereduceerd is. Hierdoor wordt minder stikstof in de biomassa van mycorrhizaschimmels vastgelegd zodat de circulatiesnelheid van stikstof hoog blijft. Deze vicieuze cirkel is moeilijk te doorbreken en herstel van de diversiteit aan mycorrhizaschimmels verloopt dan ook vaak heel moeizaam.

Vanaf het eind van de jaren negentig neemt de stikstofdepositie af. Parallel hieraan lijkt er sprake

van herstel van diverse paddenstoelensoorten van stikstofarme milieu's. Het herstel van kritische soorten zoals stekelzwammen treedt echter vooral op in lanen en wegbermen (waar circulatiesnelheid van stikstof langzamer en strooiselophoping gering is) en veel minder in de bossen zelf. Dit is in overeenstemming met de aanname dat het de combinatie is van stikstofdepositie, in interactie met geremde strooiselafbraak, die geleid heeft tot de achteruitgang.

Mogelijkheden voor beheer

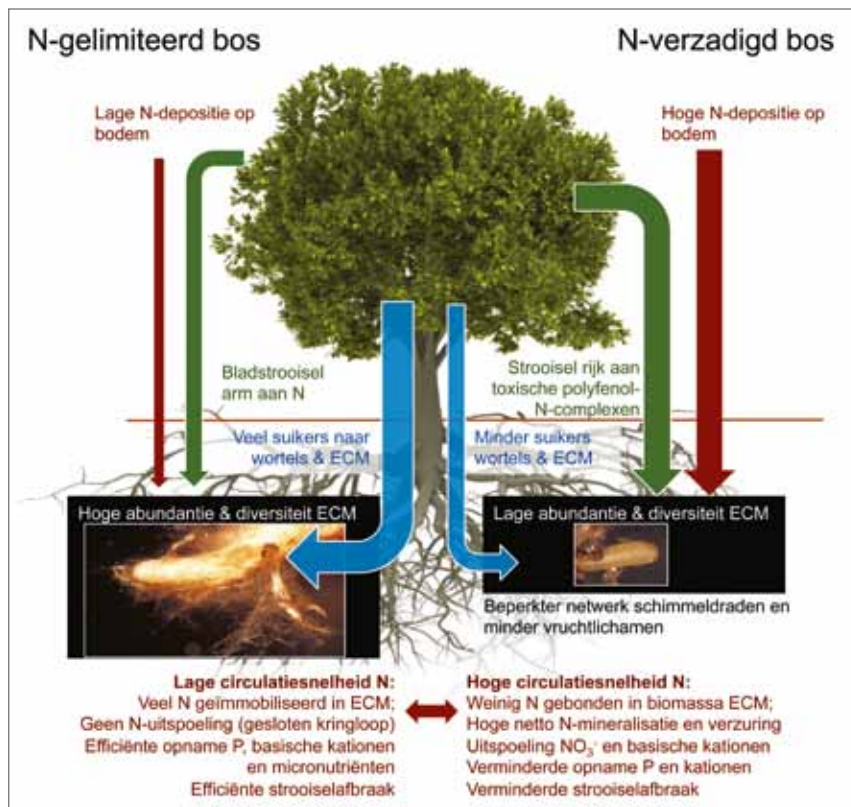
De grote uitdaging voor het beheer van vermeste en verzuurde boscsystemen is het doorbreken van de vicieuze cirkel. In het OBN rapport 'Paddenstoelen in het natuurbeheer' staan per natuurtype handvatten. Hieronder enkele algemene

vuistregels:

- In veel gebieden komen op kleine schaal nog locaties voor met een hoge diversiteit aan ectomycorrhiza-vormende paddenstoelen. Onder het motto "voorkomen is beter dan genezen" is hier terughoudendheid met ingrepen gewenst.
- De meeste mycorrhizaschimmels kunnen hooguit enkele maanden overleven zonder boompartner. Kaalkap of sterke dunning is daardoor zeer ongunstig voor mycorrhizaschimmels. Door bij houtoogst voldoende (>20/ha) oude schermbomen te sparen ontstaan refugia voor mycorrhizaschimmels van oudere bossen ('oud-bossoorten'). Bij de verjonging van lanen verdient het de voorkeur om bomen geleidelijk te vervangen.
- Behoud of herstel de factoren die de ophoping

- van stikstofrijk strooisel verminderen zoals reliëf (dekzandruggen, oude stuifduinen, boswallen, greppels), windwerking (door een open boomlaag en/of geëxponeerde ligging), of een goed gebufferde bodem.
- Behoud schrale bospaden, lanen en wegbermen met oude bomen. Zolang de stikstofbeschikbaarheid nog te hoog is, fungeren ze in veel landschappen als een refugium.
- Kies bij aanplant van bomen voor een hoog aandeel aan boomsoorten die ectomycorrhiza vormen (zie tabel).
- Zorg bij de aanplant van nieuwe bossen voor een stikstofarme uitgangssituatie: voorkom sterke mineralisatie van organisch materiaal (niet klepelen). Bij sterk vermeste bodems (zoals op voormalige landbouwgrond) is het afvoeren of diep ploegen van de verrijkte bovenlaag te overwegen.

Figuur 1: Overzicht van het effect van stikstofdepositie op ectomycorrhizaschimmels in bossen (uit Ozinga et al. 2013).



Monitoring van indicatieve paddenstoelen

Er zijn er nog veel kennislacunes over de effecten van beheersmaatregelen op de mycoflora. Door paddenstoelen te betrekken bij monitoring kan tijdig bijgestuurd worden indien wenselijk. Vooral bij maatregelen waarvoor nog onvoldoende praktijkervaring is opgedaan kan zo de kans op succes vergroot worden. Dit is bijzonder actueel in het kader van de Programmatische Aanpak Stikstof.

In bossen op voedselarme bodems hebben paddenstoelen een toegevoegde waarde als procesindicator doordat:

- ze in vergelijking met vaatplanten sneller reageren op veranderingen in milieucondities omdat ze dankzij hun kleine sporen nieuwe plekken veel sneller bereiken,
- ze aanvullende informatie kunnen geven over bodemprocessen,
- de potentiële soortenrijkdom veel hoger is dan die van vaatplanten.

In het OBN rapport 'Paddenstoelen in het natuurbeheer' staan voor veel Natura 2000-habitattypen soorten die gebruikt kunnen worden als kwaliteitsindicator. Voor de monitoring zijn de ervaringen bruikbaar van het meetnet bospaddenstoelen van het Netwerk Ecologische Monitoring. Het op naam brengen van paddenstoelen is vaak specialistenwerk, maar er zijn ook voldoende soorten die met enige oefening in het veld herkenbaar zijn. Goede plaatjesgidsen die hierbij kunnen helpen zijn 'De grote paddenstoelengids voor onderweg' van E. Gerhardt en de 'Veldgids paddenstoelen' van N. Dam & T.W. Kuyper. Mensen die hun paddenstoelenkennis willen vergroten kunnen terecht bij de Nederlandse Mycologische Vereniging (<http://www.mycologen.nl/>).

wim.ozinga@wur.nl

Uitgebreide informatie over mogelijkheden voor behoud en herstel van diversiteit aan mycorrhizaschimmels is te vinden in: Ozinga, W.A., E. Arnolds, P.J. Keizer & T.W. Kuyper (2013). Paddenstoelen in het natuurbeheer. OBN preadvies paddenstoelen. Ministerie van Economische Zaken. De twee delen zijn te downloaden op www.natuurkennis.nl.

Tabel 1: Veel voorkomende bomen en struiken gerangschikt naar hun mycorrhiza-type.

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>)
Douglasspar (<i>Pseudotsuga</i>)	Hulst (<i>Ilex</i>)
Eik (<i>Quercus</i>)	Iep (<i>Ulmus</i>)
Els (<i>Alnus</i>)	Jeneverbes (<i>Juniperus</i>)
Fijnspar (<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>)	Peer (<i>Pyrus</i>)
Linde (<i>Tilia</i>)	Plataan (<i>Platanus</i>)
Populier (<i>Populus</i>)	Robinia (<i>Robinia</i>)
Tamme kastanje (<i>Castanea</i>)	Taxus (<i>Taxus</i>)
Wilg (<i>Salix</i>)	Vlier (<i>Sambucus</i>)
Zilverspar (<i>Abies</i>)	Vuilboom, Wegedoorn (<i>Rhamnus</i>)