



Hanenkam *Cantharellus cibarius* is een van de ectomycorrhizasoorten die in het meetnet bospaddenstoelen worden gemonitord. De soort is gevoelig voor vermisting en verzuring en indicatief voor droge, zure voedselarme zand- of leembodem met een dunne strooisellaag.

foto: Henk Huijser

Onlosmakelijk verbonden: paddenstoelen in het boscysteem

Paddenstoelen hebben een sleutelrol in het functioneren van het boscysteem en vormen een groot deel van de biodiversiteit in bossen. Milieu- en klimaatverandering hebben invloed op hun voorkomen en functioneren, en daarmee ook op de samenstelling en vitaliteit van onze bossen. Omdat paddenstoelen snel reageren op veranderende omstandigheden, zijn zij goede indicatoren voor de ecosysteemkwaliteit.

tekst Inge Somhorst (Paddenstoelenonderzoek Nederland) & Richard Verweij (Centraal Bureau voor de Statistiek)

> In Nederland vinden 1600 soorten paddenstoelen in bossen hun meest geschikte biotoop. Net als andere soortgroepen hebben ze daarin ieder hun eigen habitat en eigen ecologische niche. Grondsoort en zuurtegraad zijn voor veel soorten belangrijke factoren. Verschillende soorten vervullen verschillende ecologische functies: 1) afbraak van dood organisch materiaal, 2) parasiteren ten koste van een levende boom en 3) symbiose waarbij zowel de paddenstoel als de

boom profiteert. Vaak hebben soorten binnen een geslacht eenzelfde levenswijze. Sommige paddenstoelen zijn kieskeuriger dan andere en in elk van deze drie functionele groepen zijn er specialisten en generalisten.

Afbrekers

Het grootste deel van het organische materiaal dat levende organismen opbouwen, wordt ooit ook weer afgebroken. Hierdoor komen voedingsstoffen opnieuw beschikbaar voor andere organismen en volgende generaties. Schimmels vervullen daar een grote rol in. De meeste in bossen voorkomende soorten zijn saprotroof, dat wil zeggen dat ze leven van dood organisch materiaal, veelal afkomstig van planten. Dat kan hout zijn, bladstrooisel of andere plantenresten. Celwanden van planten zijn opgebouwd uit de suikerverbindingen cellulose en hemicellulose, en bevatten vaak ook lignine (houtstof), een groep van complexe chemische verbindingen. Hout is grotendeels opgebouwd uit deze verbindingen en is een van de moeilijkst afbreekbare producten in de natuur. Schimmels zijn bij uitstek gespecialiseerd in het afbreken ervan en kunnen als enige groep organismen lignine volledig afbreken. Lignine zit overigens niet alleen in hout, maar ook in andere plantendelen, bijvoorbeeld blad. Tijdens het afbraakproces volgen verschillende soorten schimmels elkaar op, in verschillende verteringsstadia van het substraat. Zonder schimmels zouden resten van bomen en andere planten zich in een mum van tijd ophopen.

Schimmels en paddenstoelen

Schimmels vormen een eigen rijk, net zoals planten en dieren. Een deel van de schimmels vormt paddenstoelen ten behoeve van geslachtelijke voortplanting. Hoewel vaak gebruikt als aanduiding voor de gehele schimmel, betreft de term paddenstoel feitelijk alleen het vruchtlichaam. Schimmels zijn net als dieren heterotroof; ze zijn afhankelijk van andere organismen voor hun energie en bouwstoffen.

Paddenstoelen komen voort uit een netwerk van hyfen: lange dunne myceliumdraden die we met het blote oog niet kunnen zien. Waar hyfen bundels vormen kunnen deze wel zichtbaar zijn als myceliumstrengen. Het mycelium groeit in de grond of in een ander organisch substraat zoals hout. Hyfen scheiden verteringsenzymen uit in het substraat waarmee de schimmel voedingsstoffen afbreekt.

Parasieten

Parasitaire schimmels spelen een rol bij het afsterven van bomen en andere planten. Zij leven ten koste van de boom. Biotrofe parasieten leven alleen op levende bomen of planten. Denk bijvoorbeeld aan vals essenvlieskelkje (*Hymenoscypha pseudoalbida*) dat essentaksterfte veroorzaakt. Als de waardplant sterft, sterft ook de schimmel. Een andere groep parasieten vergiftigt een deel van de boom en leeft vervolgens van het afgestorven hout, waarbij voedingsstoffen weer beschikbaar komen voor de kringloop. Deze necrotrofe parasieten krijgen vaak pas een kans als de boom door andere oorzaken verzwakt is. De meeste grote houtzwammen, zoals de echte tonderzwam, behoren tot deze groep. Het proces van aftakeling verloopt bij veel soorten heel langzaam. Paddenstoelen die parasitisch leven, zijn bepalend in een bos omdat zij de leeftijd van de bomen begrenzen. Als een boom uiteindelijk sterft, is er weer ruimte voor verjonging.

Symbionten

De derde belangrijke functionele groep bestaat uit symbionten die samen met bomen mycorrhiza's vormen. Het woord mycorrhiza is een samen-trekking van het Griekse mukês (zwam) en rhiza (wortel). Door mycorrhiza's staan schimmeldraden in direct contact met de fijne wortels van de bomen en worden er onderling voedingsstoffen uitgewisseld. Bomen maken door middel van fotosynthese suikers aan waarvan een substantieel deel geïnvesteerd wordt in de schimmelpartner. In ruil daarvoor geven schimmels voedingsstoffen en water aan de bomen. Schimmels kunnen door hun fijne schimmeldraden een veel groter bodemvolume exploiteren en veel efficiënter water en voedingsstoffen opnemen dan bomen ooit zouden kunnen.

Symbiose heeft zoveel voordeel voor plant en schimmel dat meer dan 90 procent van alle plantensoorten op aarde een vorm van mycorrhiza heeft. Mycorrhiza's hebben daarnaast een

beschermende functie tegen ziekteverwekkers in de bodem, zware metalen en droogte. Met hun invloed op de groei van bomen en planten zijn ze essentieel voor het functioneren van terrestrische ecosystemen.

Ectomycorrhiza

Er bestaan verschillende typen mycorrhiza, maar alleen ectomycorrhizasoorten kunnen paddenstoelen vormen. Bij ectomycorrhiza wordt een kousje van hyfen om de worteltopjes gevormd. Hyfen groeien tussen de wortelcellen, waar de uitwisseling van voedingsstoffen plaatsvindt. Bij arbusculaire mycorrhiza dringen de hyfen door tot in de wortelcellen. De meeste boomsoorten vormen een symbiose met alleen één van deze twee mycorrhizatypes, zie tabel 1 voor het belangrijkste type per boomsoort.

Een individuele boom kan met veel verschillende ectomycorrhizasoorten tegelijkertijd samenleven. Dat is belangrijk omdat verschillende soorten verschillende functies en specialisaties hebben, mede afhankelijk van hun fysiologie. Een grotere diversiteit aan ectomycorrhizasoorten betekent dan ook een grotere veerkracht van het systeem. Veel ectomycorrhizasoorten zijn gespecialiseerd in zure, nutriëntarme bodemtypen, zoals arme zandgronden. Arbusculaire mycorrhizaschimmels zijn veel minder gespecialiseerd en komen vooral voor bij boomsoorten die een voorkeur hebben voor rijkere bodems.

In de bosbodem ontstaat een netwerk van schimmeldraden waarbij één ectomycorrhizaschimmel verbonden is met meerdere bomen. In recente literatuur wordt wel geopperd dat koolstof en voedingsstoffen hierdoor vrijelijk van boom tot boom gedeeld worden. Dit is niet het geval; mogelijk hebben zaailingen voordeel van zo'n netwerk, maar de schimmel heeft de controle. De biomassa van de schimmels kan onder voedselarme omstandigheden heel groot zijn. Eén gram bosgrond kan tot een kilometer schimmeldraden bevatten en daarmee hebben mycorrhizaschimmels niet

Tabel 1. Veel voorkomende bomen en hun belangrijkste mycorrhizatype.

Ectomycorrhiza		Arbusculaire mycorrhiza
LOOFBOMEN	NAALDBOMEN	
berk	den	appel/peer/kers
beuk	douglasspar	es
eik	lariks	esdoorn
els	zilverspar	hulst
haagbeuk		iep
hazelaar		krentenboompje
linde		lijsterbes
populier		paardenkastanje
tamme kastanje		robinia
wilg		taxus

alleen invloed op het voorkomen van voedingsstoffen, maar ook op fysische eigenschappen van de bodem.

Monitoring

Paddenstoelen vervullen essentiële functies in terrestrische ecosystemen. Het is daarom van belang om te volgen hoe het met ze gaat in verschillende biotopen. Met name het voorkomen van ectomycorrhizapaddenstoelen geeft veel informatie over de toestand van bosesystemen inclusief de bodemprocessen. Maar ook saprotroof en parasitair levende soorten zijn indicatief voor bepaalde omstandigheden. Milieuveranderingen met een negatief effect zoals stikstofdepositie resulteren veelal in eerste instantie in een verminderde productie van hiervoor gevoelige paddenstoelen, en daarna in een afname van het mycelium. Door monitoring kan een verandering in een vroeg stadium opgemerkt worden. Paddenstoelen in bossen en lanen op zandgronden worden sinds 1998 gevolgd in het meetnet bospaddenstoelen, onderdeel van het Netwerk Ecologische Monitoring. Vrijwilligers gaan elk jaar tussen juli en december drie keer op pad om bepaalde soorten (140 in totaal) uit de verschillende functionele groepen te tellen. Het Centraal Bureau voor de Statistiek berekent verspreidingstrends uit de verzamelde data (figuur 2). Deze geven aan hoe het met deze soorten gaat. Voor het totale beeld over de jaren heen wordt ook gebruikgemaakt van gevalideerde, niet volgens een bepaald protocol verzamelde data.

Trends

Strooiselafbrekers zijn als groep vrij stabiel, al geldt dit niet altijd voor individuele soorten. Houtafbrekers zijn eind vorige eeuw als groep vooruitgegaan, met name door de toename van de hoeveelheid groot dood hout in bossen door veranderd bosbeheer. Deze vertonen nu een relatief stabiele trend. Bij hout- en strooiselafbrekers zien we een bescheiden optimum in het eerste

decennium van deze eeuw en een lichte afname sindsdien.

De grootste verschuivingen zien we bij ectomycorrhizasoorten. Vanaf de jaren 60 van de vorige eeuw zijn de ectomycorrhizasoorten sterk achteruitgegaan. Het dieptepunt was in de jaren 1980-1995. Sindsdien nemen ze weer toe. Dit geldt in het bijzonder voor soorten met een groot netwerk fijne schimmeldraden. Een belangrijke oorzaak van de afname is de enorme toename van stikstof in het milieu vanaf de jaren 50. In de jaren 90 zijn maatregelen genomen om de stikstofdepositie te beperken. De positieve trend die daarvoor de ectomycorrhizasoorten op volgde, is rond 2010 tot stilstand gekomen – nog lang niet op het oude niveau van voor 1960 – en omgebogen naar een dalende trend. Tegelijkertijd is de daling van de stikstofdepositie tot stilstand gekomen en de hoeveelheid gereduceerd stikstof (ammoniak, NH_3) zelfs iets toegenomen. De meest stikstofgevoelige ectomycorrhizasoorten zijn uit de bossen vrijwel verdwenen en komen voornamelijk nog in strooiselarme schrale lanen en wegbermen voor.

Indicatororganismen

Er is een correlatie tussen het voorkomen van bepaalde groepen ectomycorrhizasoorten en de hoeveelheid stikstofdepositie op van oorspronkelijk arme zandgronden. Wetenschappelijk onderzoek

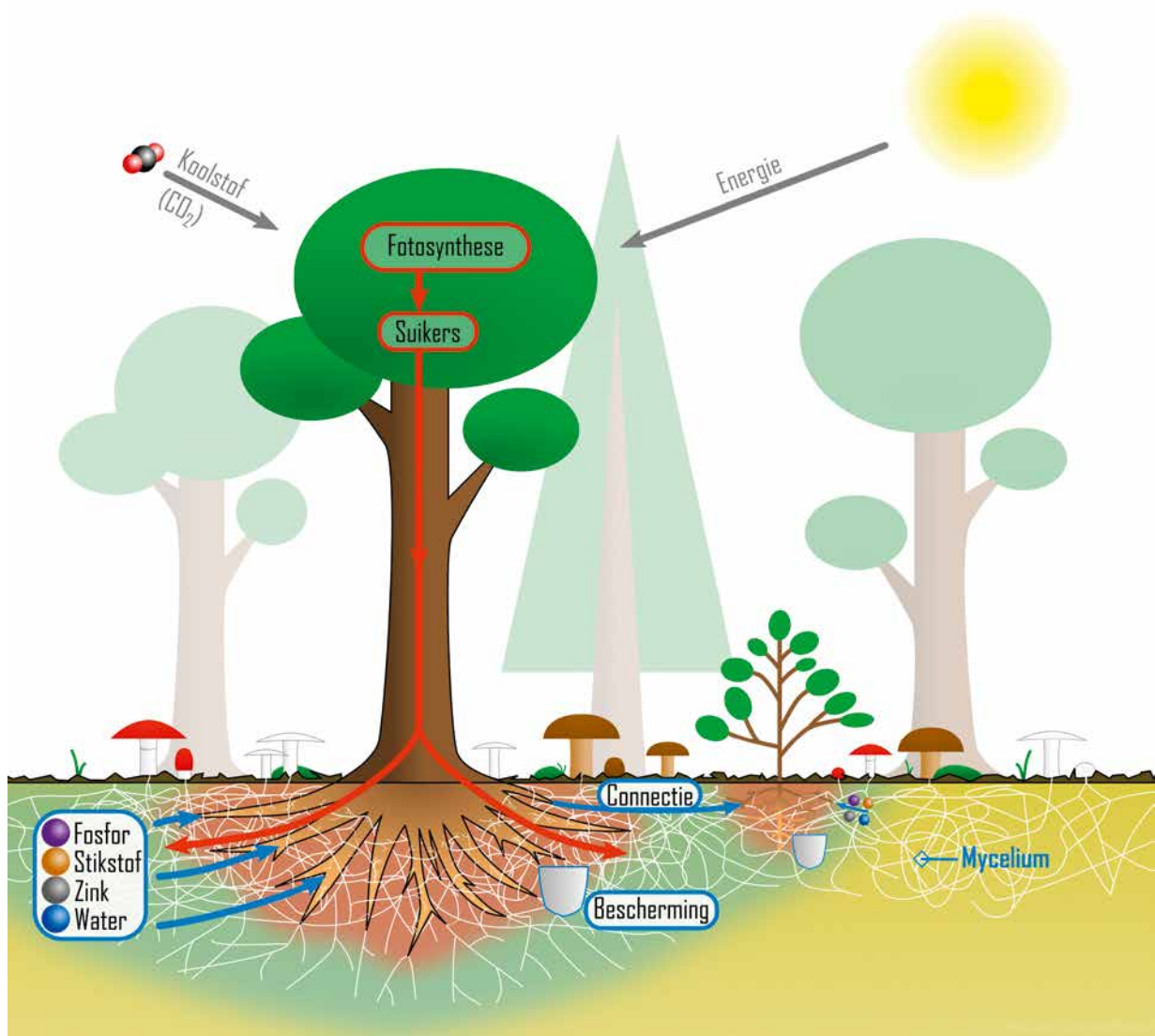
bevestigt dat causale verband. Paddenstoelen zijn goede indicatoren, ze reageren snel op veranderende omstandigheden en kunnen daardoor actuele informatie geven over de bodemomstandigheden en de toestand van het bos. Net als ectomycorrhizasoorten kunnen ook saprotrofe soorten indicatief zijn. Voor veel Natura 2000-habitattypen zijn naast kenmerkende soorten ook soorten aangewezen als kwaliteitsindicator voor het betreffende habitattype, en soorten die indicatief zijn voor verdroging, vermessing of verzuring.

Een voorbeeld van een goede indicatorsoort is de ectomycorrhizavormende soort hanenkam *Cantharellus cibarius*. Hanenkam is gevoelig voor vermessing en verzuring en indicatief voor droge, zure voedselarme zand- of leembodem met een dunne strooisellaag. Tot halverwege vorige eeuw was hanenkam in bossen en wegbermen op zandgronden een algemene paddenstoel, die veelvuldig voor consumptie werd geplukt. In de jaren 80 was de ectomycorrhizapaddenstoel vrijwel uit de bossen verdwenen, waarbij verzuring een belangrijke oorzaak was. Gedeeltelijk herstel trad begin deze eeuw op toen de verzuring sterk was teruggedrongen en ook de stikstofdepositie was afgenomen. Sinds 2010 zien we de soort weer afnemen. Stagnatie van de afname van de stikstofdepositie en droge, hete zomers spelen

daarbij een rol. De paddenstoelen worden vooral gevonden in schrale wegbermen en op taluds onder eiken of beuken, daar waar strooisel niet blijft liggen. In bossen groeien ze op plekken met een dunne strooisellaag.

Stikstof en ectomycorrhizapaddenstoelen

In een voedselarm systeem, zoals dat tot halverwege vorige eeuw op de zandgronden functioneerde, is stikstof limiterend voor de groei van de boom en is een relatie met ectomycorrhizapaddenstoelen van levensbelang. Wanneer in zo'n systeem een overmaat aan stikstof gebracht wordt investeert de boom minder in wortels en schimmelpartners, en meer in de boomkroon. Voor de schimmel is dit nadelig, want die krijgt minder suikers. Maar veel van deze schimmels hebben nog meer last van de toename van stikstof rechtstreeks in de bodem. Dit heeft een direct negatief effect op de vorming van paddenstoelen en ook op de groei van het mycelium, waarbij met name gereduceerd stikstof (ammonium, NH_4^+) schadelijk is. Het derde mechanisme loopt via het strooisel. Onder invloed van stikstof bevat strooisel meer toxische en moeilijk afbreekbare verbindingen en minder mangaan, een micronutriënt die essentieel is bij de afbraak van lignine. Het bladstrooisel hoopt zich op en remt de groei van het mycelium.



Figuur 1. Ectomycorrhizaschimmels voorzien bomen van voedingsstoffen in ruil voor suikers en beschermen tegen droogte, bodempathogenen en zware metalen. Zij vormen een netwerk in de bodem waarbij een schimmel met meerdere bomen, soms van verschillende soorten, is verbonden.

Een overmaat aan stikstof is dus schadelijk voor veel schimmels, zowel voor de ontwikkeling en groei van paddenstoelen als voor de groei van het mycelium. Een afnemende biomassa aan schimmeldraden heeft een negatieve terugkoppeling tot gevolg: stikstof hoopt zich verder op in de bodem waardoor de groei van ectomycorrhizaschimmels steeds meer geremd wordt. Vanuit de boom gezien is dit ook ongunstig: als de ectomycorrhiza's minder goed functioneren krijgt de boom te maken met een onbalans in voedingsstoffen, met name ontstaan er tekorten aan fosfor en calcium maar ook aan micronutriënten zoals zink en mangaan. Daarnaast is het wortelsysteem door een overmaat aan stikstof minder ontwikkeld én is er sprake van een verminderde bescherming tegen droogte. Dat zijn ongunstige ontwikkelingen, zeker in het licht van het veranderende klimaat.

Verschuiving

De effecten van klimaatverandering (warmer klimaat, langere droge periodes) lijken vergelijkbaar met de effecten van overmatige stikstofdepositie, zowel bij saprotrofe als bij mycorrhizasorten. Het is in de praktijk niet altijd mogelijk de effecten van beide factoren te scheiden. Bovendien kunnen veranderingen in het klimaat de gevolgen van stikstofdepositie versterken. Deze omstandigheden zijn in het voordeel van minder gespecialiseerde soorten die arbusculaire mycorrhiza's vormen.

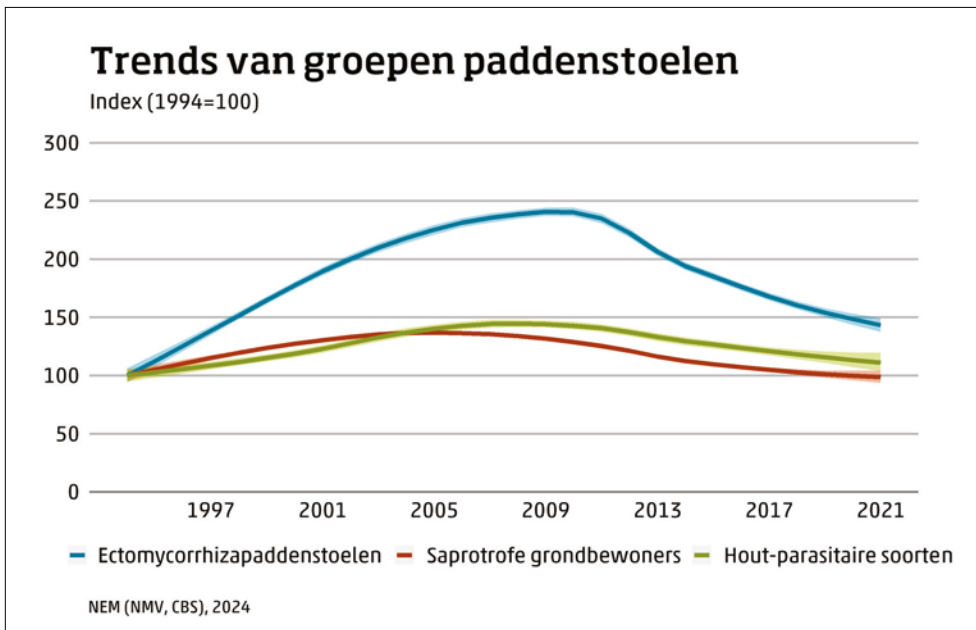
Hoge stikstofdeposities en een warmer klimaat met langere periodes van droogte geven bomen die arbusculaire mycorrhiza vormen, een betere concurrentiepositie in vergelijking met soorten die ectomycorrhiza vormen. Op van oorsprong arme zandbodems zullen bomen als esdoorn en roosachtigen als lijsterbes, krentenboompje en vogelkers daardoor in het voordeel zijn, omdat zij wél een volwaardige mycorrhizarelatie met schimmels kunnen blijven onderhouden. De ectomycorrhizavormende boomsoorten zijn zonder de voordelen van zo'n relatie veel meer op zichzelf aangewezen. Als deze tendens voortzet, kan er een verschuiving van soorten in onze bossen gaan optreden, met een daarmee gepaard gaande verarming van de biodiversiteit, niet alleen voor wat betreft paddenstoelen maar voor alle organismen die van deze bomen afhankelijk zijn.

i.somhorst@paddenstoelenonderzoek.nl

Dit artikel is een samenvatting van een presentatie gehouden op het Florafestival op 9 december 2023 in Nijmegen.

Paddenstoelenonderzoek Nederland is een non-profit projectenorganisatie die nauw samenwerkt met de Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV) en haar vele vrijwilligers. Als kennisorganisatie verricht Paddenstoelenonderzoek Nederland (veld)onderzoek, adviseert over beheer en ten behoeve van beleid, en brengt paddenstoelen en hun rol in de ecologie voor het voetlicht.

Verder lezen:



Figuur 2. Trends van 22 soorten saprotrofe grondbewoners, 28 soorten houtbewonende paddenstoelen en 66 soorten ectomycorrhizasorten in bossen en lanen op zandgronden in de jaren 1994-2021. bron CBS



Heksenschermpje (*Mycena rosea*) is een strooiselafbreker in loofbossen die positief reageert op vermessing en klimaatopwarming.

Foto: Ronald Mersink