



RELATIES TUSSEN BODEMCHEMIE EN MYCOFLORA IN SPARRENBOSSEN IN DRENTHE

Emiel Brouwer¹, Rob Chrispijn² & Eef Arnolds³

¹Kloosterpad 3, 6871 CS Renkum, ²Jodenweg 1, 8385 GP Vledderveen,

³Holthe 21, 9411 TN Beilen

Brouwer, E., Chrispijn, R. & Arnolds, E. 2017. The relation between soil chemistry and mycoflora in old spruce plantations in the province of Drenthe, The Netherlands. *Coolia* 60(3): 143–154.

A number of old spruce (*Picea abies*) plantations on former heathland as well as young plantations on former agricultural soil in the province of Drenthe have a high mycological diversity, as was recently discovered. In the summer of 2015, soil samples from more than 20 of such plantations were analysed and vegetation relevés were made. The history of the soils correlated with remarkable differences in vegetation and fungal composition. The former agricultural soil was very rich in phosphorus, but available nitrogen was rather low and the soil was only slightly acid. Plantations of spruce and also of other tree species on former heathland had a phosphorus-poor, moderately nitrogen-rich and very acid soil. A possible explanation for the higher mycological biodiversity under spruce on these soils is the development of a humic layer containing less aluminium, and the high acid-tolerance of many spruce symbionts.

De bossen op de hogere zandgronden hebben nog altijd sterk te lijden van stikstofaanvoer uit de lucht en hiermee gepaard gaande verzuring. Buiten de paden is op de bodem doorgaans slechts een beperkte set algemene soorten paddenstoelen aanwezig. De Paddenstoelen Werkgroep Drenthe heeft recent de provincie Drenthe intensief geïnventariseerd, inclusief de uitgestrekte boswachterijen op zandgrond. Dit heeft veel nieuwe inzichten opgeleverd over de verspreiding en ecologie van paddenstoelen. Eén van de verrassingen was de ontdekking van een aantal sparrenpercelen met een grote mycologische rijkdom (Arnolds et al., 2004, 2015). Het bleek enerzijds te gaan om oude sparrenaanplanten op voormalige heidebodem en anderzijds om jonge sparrenbosjes op voormalige akkers. Waarom deze soortenrijkdom op zulke verschillende percelen? En meer specifiek, waarom vooral bij spar, waarom vooral in Drenthe en waarom pas recent? Beantwoording van deze vragen is niet alleen relevant voor mycologen, maar ook voor de bosecologie in het algemeen. Doordat de auteurs van de Drenthse Paddenstoelenatlas (Arnolds et al., 2015) veel informatie hebben verzameld over vegetatie, historie en beheer van de sparrenpercelen, is het mogelijk om deze kennis in dit artikel te combineren met metingen aan de samenstelling van de bosbodem.

Werkwijze

In de periode 2011–2015 heeft de Paddenstoelen Werkgroep Drenthe

Figuur 1. Oudere aanplant van fijnspar op voormalige heidebodem.





Figuur 2. Sparreanaanplant op voormalige landbouwgrond, een open plek met o.a. *Schubbigefopzwam*, *Vliegenzwam*, *Peenrode melkzwam* en *Peperboleet*.

in een groot aantal sparrenpercelen geselecteerde indicatorsoorten geïnventariseerd aan de hand van voorgedrukte formulieren, waarop ook kenmerken van de bosopstand, ondergroei en het bodemprofiel konden worden vermeld. In 2015 zijn er hiervan 19 geselecteerd die fijnspar (*Picea abies*) als dominante boomsoort hadden, gelegen waren op zandgrond en minstens twee keer waren bezocht in een voor paddenstoelen gunstige periode. In de geselecteerde percelen zijn vervolgens bodemonsters verzameld en zijn vegetatie-opnamen gemaakt. Criterium hierbij was vooral bereikbaarheid: er is geprobeerd om in 2 dagen zo veel mogelijk locaties te bezoeken. In de omgeving van Wageningen zijn nog 2 extra percelen

bemonsterd met weinig paddenstoelen, en nog een vrij soortenrijk perceel. Ook zijn de resultaten vergeleken met naald- en loofhoutpercelen op de Regte heide (Tilburg) en de zuidelijke Veluwe, waar op dezelfde manier bodemonsters zijn genomen voor andere doeleinden.

Paddenstoelen en bodemeigenschappen

Saprotrofe paddenstoelen halen hun mineralen en hun energie uit de afbraak van organisch materiaal. Dit breekt langzaam af wanneer er veel complexe verbindingen in zitten en relatief weinig voedingsstoffen. Ook de bodem speelt hierbij een rol; op kalkhoudende of voedselrijke bodem verloopt de afbraak sneller en hebben bacteriën hierin een groter aandeel. Mycorrhizavormende paddenstoelen leven in symbiose met levende boomwortels, maar zijn eveneens zeer gevoelig voor bodemfactoren. Op voedselarme bodem hebben bomen hun mycorrhizapartner nodig om aan voldoende stikstof en andere voedingsstoffen te komen, en spelen ectomycorrhizaschimmels een grote rol. De voedselrijkdom kan enerzijds worden uitgedrukt als de totale voorraad voedingsstoffen, waarvan het merendeel opgesloten zit in organisch materiaal of in zand-, klei- en leemdeeltjes. Anderzijds kan ook alleen gekeken worden naar de fractie van deze voedingsstoffen die direct voor plant en schimmel beschikbaar is. Naast de voedselrijkdom en de vochtvoorziening is ook de zuurgraad een belangrijke bodemeigenschap die de mycoflora kan beïnvloeden. De zuurgraad is ook bepalend voor de beschikbaarheid van stoffen die toxisch kunnen zijn voor schimmels, zoals opgelost aluminium of ijzer.

In dit onderzoek is naar de volgende factoren gekeken:

- De totale verweerbare fractie in de bodem. Dit zijn alle stoffen die door afbraak van organisch materiaal of door verwerking op lange termijn kunnen vrijkomen. Dit is bepaald aan de hand van een zgn. destructie: een extractie van de bodem met een 65% salpeterzuur-oplossing.





- De direct beschikbare fractie in de bodem. Dit is bepaald door middel van een extractie met een zoutoplossing (0,2 molair natriumchloride). Naast de in water oplosbare stoffen, lossen dan ook de stoffen op die aan de buitenkant van de negatief geladen bodemdeeltjes hechten: oplosbaar aluminium, ijzer, calcium, magnesium en ammonium.
- De hoeveelheid fosfor die voor planten beschikbaar is. Een gangbare methode is de Olsen-extractie, waarbij gebruik gemaakt wordt van een 0,5 molair natriumbicarbonaat-oplossing.

Op locaties waar een duidelijke humuslaag van verteerd strooisel aanwezig was, is zowel een bodemmonster van de humuslaag genomen als een monster van de minerale bodemlaag er onder. Daar waar geen duidelijke humuslaag aanwezig was, is een monster van de bovenste 10 centimeter genomen. Analyses van de bodem zijn verricht door Onderzoekcentrum B-WARE, werkgever van de eerste auteur.

Vegetatie & mycoflora

De gemaakte vegetatie-opnamen zijn gerangschikt op basis van de vegetatie inclusief de paddenstoelen (Tabel 1). De aanplanten van spar op landbouwgrond wijken in alle opzichten af van de geplante sparrenbossen op voormalige heidebodem. Ten eerste is de kroonlaag van de 20-25 jaar jonge aanplant op landbouwgrond doorgaans dichter en is de bedekking aan hogere planten hierdoor schaars. Onder de kroon is vaak een dunne laag naalden aanwezig en weinig of geen vegetatie, daarbuiten is meer licht en komt een hoge mosbedekking voor. De aanwezige plantensoorten indiceren alle een voedselrijke bodem. Behalve de in Tabel 1 genoemde soorten zijn dat o.a. grote brandnetel (*Urtica dioica*), klimop (*Hedera helix*), gewone vlier (*Sambucus nigra*) en zwarte nachtschade (*Solanum nigrum*). Ook het aandeel paddenstoelen van voedselrijke bodem is hoog. Wellicht niet onverwacht is het voorkomen van een aantal soorten Parasolzwammen (*Lepiota*), Kluijfjeszammen (*Helvella*) en Vezelkoppen (*Inocybe*). Maar wat niet in het beeld past is het optreden van een groot aantal mycorrhizavormende paddenstoelen van stikstofarme bodem: naast de in de tabel genoemde slijmkoppen zijn dat o.a. Slijmige spijkerzwam (*Gomphidius glutinosus*), Kaneelkleurige gordijnzwam (*Cortinarius cinnamomeus*), Kleine sparrenrussula (*R. nauseosa*), Peenrode melkzwam (*Lactarius deterrimus*), Kleinsporige galgordijnzwam (*Cortinarius eburneus*) en Roodvezelgordijnzwam (*C. mirabilis*). In totaal zijn in de Drenthse proefvlakken op voormalige landbouwgrond 144 soorten waargenomen, waarvan 21,5% mycorrhizapaddenstoelen en 13% (zeer) zeldzame of uitgestorven soorten.

De doorgaans 50 tot 70 jaar oude sparrenbossen op heidebodem hebben een groot aantal planten en paddenstoelen gemeen die niet in de jonge aanplant op voormalige landbouwgronden voorko-

Figuur 3. Slijmige spijkerzwam: in jonge sparrenbosses op bouwland regelmatig aan te treffen.





Bedekking totaal (%)		90	98	99	90	98	95	95	98	90	98	90	98	90	95	98	98	90	90	95		
Bedekking spar (%)		60	50	55	60	60	60	60	70	60	60	60	35	70	60	60	70	90	90	70	95	
Gewone braam	<i>Rubus fruticosus</i> ag.	2a	1	+	1	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Brede stekelvaren	<i>Dryopteris dilatata</i>	1	1	3	2b	.	1	+	.	.	.	.	.	.	r	r	.	+	.	.	.	+
Groot laddermos	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	2a	3	2b	2a	2b	1	1	1	1	1	+	.	.	.	.	.	2b	.	3	r	2b
Fijn laddermos	<i>Eurhynchium praelongum</i>	1	1	1	2b	.	1	1	1	1	+	.	.	+	.	.	.	3	+	3	.	3
Gewoon haakmos	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	.	1	2a	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r	+
Rankende helmbloem	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	+	.	1	+	+	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.
Bochtige smele	<i>Deschampsia flexuosa</i>	2b	3	.	2b	.	1	2b	+	.	1	.	.	.	2b	2b	1	.	.	.	.	.
Gewoon gaffeltandmos	<i>Dicranum scoparium</i>	+	1	+	1	1	+	.	1	+	+	+	+	1	1	+	.	.	.	.	.	.
Fraai haarmos	<i>Polytrichum formosum</i>	2b	1	+	2a	1	2b	2b	1	2b	3	1	2a	1	2a	2a	2a	.	.	.	.	1
Heideklauwtjesmos	<i>Hypnum jutlandicum</i>	1	1	2a	2b	3	4	3	4	4	1	4	4	4	3	2a	2a	.	.	.	.	.
Bronsmos	<i>Pleurozium schreberi</i>	.	1	1	1	.	1	2a	1	.	.	.	.	2b	2a	3	4	.	.	.	.	.
Boskronkelsteeltje	<i>Campylopus flexuosus</i>	+	r	.	.	.	.	.	+	+	.	1	1	1	.	r	2a	.	.	.	.	.
Honinggeel mosklokje	<i>Galerina pumila</i>	.	x	.	x	x	x	.	x	.	x	x	.	x	x	x	x	.	.	.	.	.
Dennemycena	<i>Mycena metata</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	.	x	.	x	x	.	.	.	.	.
Kastanjeboleet	<i>Boletus badius</i>	.	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	.	x	x	x	x	.	.	.	.	.
Gele aardappelbovist	<i>Scleroderma citrinum</i>	.	.	.	x	x	x	x	x	x	.	.	.	x	x	x	x	.	.	.	.	.
Okergele korrelhoed	<i>Cystoderma amianthinum</i>	.	.	x	x	x	.	.	x	.	.	.	.	x	x	x	.	.	.	.	.	.
Gestreepte trechterzwam	<i>Clitocybe vibecina</i>	x	.	x	x	x	x	.	x	.	x	.	.	.	x	x	x	.	.	.	.	.
Grijze mycena	<i>Mycena cinerella</i>	x	.	.	.	x	x	.	x	.	x	.	.	.	.	x	x	.	.	.	.	.
Pijpenstrootje	<i>Molinia caerulea</i>	.	.	.	.	.	+	+	r	+	1	2a	1	r	r	.	.	.	.	.	.	.
Struikhei	<i>Calluna vulgaris</i>	.	.	.	.	.	r	r	.	.	+	.	+	r	+	.	+	.	.	.	.	.
Gewoon sterrenmos	<i>Mnium hornum</i>	.	.	.	.	.	1	.	+	1	1	r	.	+	r	2a	.	.	.	.	.	.
Gewone dophei	<i>Erica tetralix</i>	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gerimpeld platmos	<i>Plagiothecium undulatum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	.	.	.	.	2a	.	.	.	.	.	.
Bruine knolvezelkop	<i>Inocybe napipes</i>	.	.	.	.	x	x	.	x	x	x	x	.	.	.	x	x	.	.	.	.	.
Roestvlekkenzwam	<i>Collybia maculata</i>	.	.	.	.	x	x	x	x	x	x	x	.	x	.	x	x	.	.	.	.	.
Zwarte truffelknotzwam	<i>Cordyceps ophioglossoides</i>	.	.	.	.	x	.	.	x	.	x	x	x	x	x	.	x	.	.	.	.	.
Korrelige hertetruffel	<i>Elaphomyces granulatus</i>	.	.	.	.	x	.	.	x	.	x	x	x	x	x	.	x	.	.	.	.	.
Dennesatijnzwam	<i>Entoloma cetratum</i> s.s.	.	.	x	.	x	x	.	x	.	x	x	.	.	x	.	.	.	.	.	.	.
Viltige maggizwam	<i>Lactarius helvus</i>	.	.	.	.	.	x	x	x	x	x	x	.	x	x	x	.	.	.	.	.	.
Roze berkerussula	<i>Russula betularum</i>	.	.	.	x	.	x	x	x	x	x	x	.	x	x	x	x	.	.	.	.	.
Roodbruine slanke amaniet	<i>Amanita fulva</i>	.	.	.	.	.	x	.	.	.	x	x	.	x	x	.	x	.	.	.	.	.
Fraaie gifgordijnzwam	<i>Cortinarius orellanoides</i>	.	.	.	.	.	x	x	x	x	x	x	.	x	x	.	.	.	.	.	.	.
Olijfplaatgordijnzwam	<i>Cortinarius scaurus</i>	.	.	.	x	.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	.	.	.	.	.	.	.
Oranje mosklokje	<i>Galerina calyptata</i>	.	.	.	.	.	x	.	x	.	x	.	.	x	.	x	.	.	.	.	.	.
Groene glibberzwam	<i>Leotia lubrica</i>	.	.	.	.	.	x	.	x	x	x	x	.	x	x	.	.	.	x	.	.	.
Pagemantel	<i>Cortinarius semisanguineus</i>	.	.	.	.	.	x	.	.	x	x	x	.	.	x	.	x	.	.	.	.	.
Pelargoniumgordijnzwam	<i>Cortinarius paleaceus</i> s.l.	.	.	.	x	.	x	.	x	x	x	x	x	x	.	x	x	.	.	.	.	.
Rossige melkzwam	<i>Lactarius rufus</i>	.	.	x	.	.	x	.	x	x	.	x	x	.	x	x	.	.	.	.	.	.
Braakrussula	<i>Russula emetica</i> f. <i>silvestris</i>	.	.	.	.	.	x	x	x	x	x	x	.	.	x	x	.	.	.	.	.	.
Donkerlila gordijnzwam	<i>Cortinarius malachius</i>	.	.	.	.	.	x	.	x	x	.	x	.	.	.	x	x	.	.	.	.	.
Zilversteelsatijnzwam	<i>Entoloma turbidum</i>	.	.	.	.	.	x	.	x	x	x	x	.	.	.	x	.	x	.	.	.	.
Naaldbosmosklokje	<i>Galerina sideroides</i>	.	.	.	.	.	x	.	x	x	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Mannetjesvaren	<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.	.	r
Jakobskruid s.l.	<i>Senecio jacobaea</i>	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	.
Vogelmuur	<i>Stellaria media</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	r	.
Akkerdistel	<i>Cirsium arvense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	r	.
Plooivoetstuijzwam	<i>Calvatia excipuliformis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	x	x	x	x
Peperboleet	<i>Chalciporus piperatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	.	x	.	.
Geribbelde trechterzwam	<i>Clitocybe costata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	x	x	.	x
Witte satijnvezelkop	<i>Inocybe geophylla</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	x	x	.	x
Gewoon vilthoedje	<i>Ripartites tricholoma</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	.	x	x	x
Blonde vezelkop	<i>Inocybe sindonia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	x	.	x
Roodbruine schijnridderzwam	<i>Lepista flaccida</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	.	x	x
Slanke anijstrectherzwam	<i>Clitocybe fragrans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	.	.	.	.	.	.	.	x	x	x	x
Amandelslijmkop	<i>Hygrophorus agathosmus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	x	x	x
Stippelsteelslijmkop	<i>Hygrophorus pustulatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	x	.	x	x



Figuur 4. In jonge sparrenplantages op basenhoudende bodems komen nogal eens kluiſzwammen voor. In dit geval de Holsteelkluiſzwam.

men; in Tabel 1 de soorten vanaf bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) tot en met Grijze mycena (*Mycena cinerella*). Onder de paddenstoelen gaat het vooral om strooiselafbrekers. Verder is er aan de linkerkant van Tabel 1 een groep opnamen die enerzijds gekenmerkt worden door het voorkomen van stikstofminnende plantensoorten zoals braam (*Rubus*) en stekelvarens (*Dryopteris*), en anderzijds door het ontbreken van een grote groep paddenstoelen van minder stikstofrijke bodem. Het gaat om sparrenpercelen zoals we die helaas veel aantreffen op alle hoge zandgronden. Opvallend is verder dat groot en fijn laddermos (*Pseudoscleropodium purum* en *Kindbergia praelonga*) hier vaak in een hoge bedekking voorkomen, en dat ze daarin overeenkomen met de aanplanten op landbouwgronden. De groep in het midden van Tabel 1 omvat de percelen met een goed ontwikkelde mycoflora. De vegetatie heeft meer een heidekarakter, met o.a. pijpenstrootje (*Molinia caerulea*), gewone dophei (*Erica tetralix*) en heideklauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*). Onder de paddenstoelen valt het grote aantal mycorrhizapaddenstoelen op en in het bijzonder de vele soorten gordijnzwammen, waaronder Kamfergordijnzwam (*Cortinarius camphoratus*), Paarsplaatgordijnzwam (*C. ionophyllus*), Franjeplaatgordijnzwam (*C. junghuhnii*), Kaarslichtgordijnzwam (*C. tortuosus*) en Jodoformgordijnzwam (*C. obtusus*). In de Drenthse proefvlakken op voormalige heidebodem zijn in totaal 175 soorten waargenomen, waarvan 35% mycorrhizavormers en 12% (zeer) zeldzame of uitgestorven soorten.



Figuur 5. Door twee vondsten van de Kamfergordijnzwam in mosrijk, 60 jaar oud fijnsparbos kwam er vanaf 2001 meer aandacht voor dit biotoop.

Tabel 1: Rangschikking van de onderzochte plekken naar de samenstelling van vegetatie en mycoflora. Er zijn drie groepen onderscheiden: links 4 soortenarme sparrenbossen, midden 12 soortenrijke sparrenbossen, rechts 5 sparrenaanplanten op landbouwgrond. Van de 394 waargenomen soorten zijn alleen veel voorkomende, indicatieve soorten weergegeven. *Cursief vet* = ectomycorrhiza vormende soorten en daarop parasiterende soorten. Presentie als Braun-Blanquet-opname voor de vegetatie en als aanwezig (x) voor paddenstoelen.

	Humuslaag (F & H Horizont)			Toplaag minerale bodem (A-horizont)			
	Oude aanplant op heide			Oude aanplant op heide			Aanplant
	<i>Naald & loof</i>	<i>Spar</i>	<i>Spar</i>	<i>Naald & loof</i>	<i>Spar</i>	<i>Spar</i>	<i>voorm. akkers</i>
	<i>Nederland</i>	<i>Fungi-arm</i>	<i>Fungi-rijk</i>	<i>Nederland</i>	<i>Fungi-arm</i>	<i>Fungi-rijk</i>	
Organisch stof (%)	63 (13)	65 (9)	67 (15)	4,88 (2,66)	10,3 (4,1)	11,0 (6,6)	10,1 (2,1)
Zuurgraad (pH)	2,87 (0,12)	2,79 (0,10)	2,72 (0,12)	3,38 (0,22)	3,07 (0,15)	3,07 (0,18)	4,09 (0,25)
Zoutextract (µmol/l):							
Aluminium	182 (107)	144 (96)	204 (258)	2111 (445)	2035 (509)	1957 (438)	308 (341)
Calcium	1770 (1203)	1191 (527)	710 (350)	416 (322)	774 (237)	446 (322)	7310 (2903)
Kalium	325 (219)	97 (37)	178 (89)	211 (128)	168 (63)	214 (75)	490 (428)
Magnesium	1097 (832)	353 (116)	674 (168)	262 (209)	242 (74)	913 (207)	913 (112)
Fosfaat	8,5 (11,1)	21,2 (2,2)	5,3 (4,7)	4,5 (6,6)	18,5 (17,9)	3,3 (2,6)	23,6 (22,1)
Nitraat	35 (41)	131 (41)	31 (33)	50 (66)	271 (153)	51 (42)	83 (164)
Ammonium	222 (282)	186 (131)	288 (177)	75 (41)	96 (41)	172 (85)	79 (62)
Ratio Al:(Ca+Mg+K)	0,09 (0,09)	0,10 (0,07)	0,15 (0,20)	3,34 (1,80)	1,84 (0,77)	2,26 (1,60)	0,05 (0,08)
Olsen-extract (mmol/l)							
Plant beschikbaar fosfaat	0,65 (0,14)	0,78 (0,19)	0,63 (0,19)	0,41 (0,12)	1,31 (0,46)	0,53 (0,06)	2,78 (0,69)
Destructie (mmol/l):							
Totaal aluminium	17 (6)	11 (4)	13 (10)	90 (28)	82 (53)	64 (53)	96 (41)
Totaal calcium	9,1 (4,5)	6,6 (2,9)	3,82 (2,02)	4,81 (2,88)	3,86 (0,96)	2,76 (0,90)	24 (12)
Totaal ijzer	11,5 (4,8)	6,5 (3,3)	6,8 (6,7)	29 (13)	41 (39)	20 (21)	40 (27)
Totaal kalium	2,97 (1,34)	1,49 (0,32)	1,60 (0,45)	5,93 (1,51)	4,12 (1,47)	3,89 (1,49)	4,96 (0,49)
Totaal magnesium	4,26 (2,02)	1,87 (0,30)	2,92 (0,57)	6,75 (2,14)	5,95 (5,55)	4,56 (3,13)	7,15 (2,00)
Totaal fosfor	3,54 (1,28)	3,41 (0,44)	2,36 (0,53)	2,97 (2,02)	5,31 (3,71)	2,16 (0,62)	13,0 (3,6)

Tabel 2: Overzicht van de meetresultaten aan de toplaag van de bodem in sparrenbossen op heidebodem en sparreaanplant op akkers. Weergegeven zijn de gemiddelde waarden en tussen haakjes de standaardafwijking, per type sparrenbos (zie tabel 1). Ter vergelijking zijn ook waarden toegevoegd van naald- en loofbossen in Noord-Brabant (Rechte heide, 6×) en de zuidelijke Veluwe (4×). Concentraties in micromol per liter (zoutextracten) of millimol per liter (destructies). Van voedselrijke omstandigheden is op zandgrond sprake bij > 1 mmol/liter plant beschikbaar fosfaat en > 10 mmol/liter totaal fosfor.



Bodemsamenstelling voormalige landbouwgronden

Kan het verschil tussen de drie onderscheiden typen sparrenbos ook onderbouwd worden met verschillen in bodemsamenstelling? Er is een duidelijk verschil in zuurgraad tussen de heidebodems en de voormalige landbouwgronden. De aanplanten op landbouwgrond zijn op het moment van meten veel minder zuur, minder rijk aan organisch materiaal,

Figuur 6. De Franjeplaatgordijnzwam is niet zeldzaam in mosrijk fijnsparbos op voedselarme bodem.



Figuur 7. De Olijfplaatgordijnzwam groeit ook bij Grove den, maar de hoofdverspreiding van deze soort in Drenthe ligt in mosrijk sparrenbos in heidebeplantingen.



en rijker aan calcium en magnesium, maar ook veel rijker aan fosfor (Tabel 2). Dit betreft zowel het totaal fosforgehalte, het plant-beschikbaar (Olsen) fosfaat en het beschikbaar (zout) fosfaat. Landbouwgronden zijn door hoge mestgiftigen doorgaans sterk met fosfaat verzadigd; in de aanplanten is met name het totaal fosforgehalte nog op agrarisch niveau. Interessant zijn de relatief lage nitraat- en ammoniumgehalten. Op vier locaties was het nitraatgehalte beneden de detectiegrens, maar op één locatie was de concentratie juist zeer hoog. Het sparrenstrooisel breekt op de nog niet verzuurde bodem snel af, waarbij waarschijnlijk kortstondig een piek in nitraatbeschikbaarheid optreedt. Ook ruimtelijke variatie in stikstofbeschikbaarheid speelt mogelijk een rol. Onder de bomen is het droog, kaal en er ligt een naaldenpakket. Strooiselafbrekers zijn duidelijk meer te vinden in de waarschijnlijk stikstofrijkere naaldlagen, terwijl mycorrhizavormers in de mossige en vermoedelijk stikstofarme zone rondom de boom staan, waar vrij weinig naalden vallen maar boomwortels wel de voedingsstoffen opnemen. Zo'n zonering is ook waargenomen in een sparrenaanplant op lichte klei in Utrecht (Keizer, 2014). In dit bosje werden 7 van de 10 paddenstoelsoorten waargenomen die in Tabel 1 als kenmerkend voor sparrenaanplanten op landbouwgrond staan vermeld. Samenvattend lijkt het er op dat de paddenstoelenrijkdom op de landbouwgronden gestuurd wordt door een snelle afvoer van nitraat en een nog geringe ophoping van ammonium. Vooral de minder zure bodem leidt tot een andere mycoflora, met soorten die sterk zure bodems mijden. Dat blijkt ook uit opgaven in de literatuur. Voor Zuidwest-Duitsland vermeldt Krieglsteiner (2000-2010) in natuurlijke sparrenbossen een uitgesproken voorkeur voor goed gebufferde, zwak zure tot basische bodems voor bijvoorbeeld de Stippelsteelslijmkop (*Hygrophorus pustulatus*), Witte satijnvezelkop (*Inocybe geophylla*), Kleine sparrenrussula en Geribbelde trechterzwam (*Clitocybe costata*).

Bodemsamenstelling voormalige heidebodems

De sparrenaanplanten op heidebodem zijn zeer zuur en zelfs nog wat zuurder dan het gemiddelde bos op

Figuur 8. Tot voor tien jaar gold de Donkerlila gordijnzwam als zeer zeldzaam voor ons land. Maar tegenwoordig wordt deze fijnsparsymbiont vaker aangetroffen in heidebeplantingen met een niet te dikke strooisel- en humuslaag.





Figuur 9. In fijnspar-aanplanten op voormalig bouwland van twintig jaar of ouder verschijnt soms de Kleine sparrenrussula.

het veld van pH 3 tot pH 4 is zeer laag. Opmerkelijk genoeg is dit geen belemmering voor een soortenrijke mycoflora; de soortenrijkste percelen zijn zelfs het meest zuur. De activiteit van mycorrhizapaddenstoelen zelf leidt ook tot verzuring; paddenstoelen scheiden organische zuren uit die een bacteriegemeenschap ondersteunen die door middel van uitloging basische kationen vrijmaken en daarbij verzuring veroorzaken (Uroz et al., 2007). Opvallend is ook dat de mycorrhizavormende soorten vooral uit Krulzomen (*Paxillus*), Russula's (*Russula*), Melkzwammen (*Lactarius*) en Gordijnzwammen (*Cortinarius*) bestaan, geslachten met meerdere soorten die verzuring tot pH 2,5 overleven (Hintikka, 1988; Abrahamsen et al., 1994). Veel andere soorten komen ook in zure, boreale sparrenbossen voor (Tjoelker et al., 2007). De Olijfplaatgordijnzwam wordt genoemd als een soort die negatief reageert op bekalking (Agerer et al., 1998). Krieglsteiner (2000–2010) noemt voor Zuidwest-Duitsland onder meer de Kamfergordijnzwam, Donkerlila gordijnzwam (*C. malachius*), Olijfplaatgordijnzwam (*C. scaurus*) en Appellussula (*Russula paludosa*) als soorten met een uitgesproken voorkeur voor sterk zure (en tevens voedselarme) bodems. De hoge zuurtolerantie maakt het niet waarschijnlijk dat een afgenomen verzuring de reden is voor de recent verschenen bijzondere mycoflora. Een vergelijking van onze gegevens met gegevens die op dezelfde manier zijn verzameld tussen 1980 en 1990 (Houdijk, 1990; van Dijk, 1993) laat zien dat de zuurgraad verder gedaald is van pH(zout) 2,9–3,4 naar pH 2,5–3,0.

Bij verzuring gaat aluminium in toenemende mate in oplossing en wordt dan giftig voor planten en paddenstoelen. Resistentie tegen een zure bodem, maar gevoeligheid voor het bij verzuring vrijkomende aluminium, is onder andere aangetoond voor Levermelkzwam (*Lactarius hepaticus*) en Rosse melkzwam (*Lactarius rufus*) (Jongbloed & Borst-Pauwels, 1992). Voor andere zuurtolerante soorten is een verhoogde tolerantie tegen aluminium aangetoond (Høiland 1994). Die tolerantie berust meestal op ontgiftiging door binding aan organische zuren (van Schöll, 2006). Zo kan de Fraaie gifgordijnzwam (*Cortinarius orellanoides*) zelfs aluminium onschadelijk maken door het te binden aan organisch materiaal tot concentraties van wel 3,7 mmol/liter (<http://folk.uio.no/klaush/che-al.htm>). In de door ons geanalyseerde bodems is 1,3–2,5 mmol, ofwel 1300–2500 micromol/liter, aangetroffen in het zoutextract. Geslachten met veel aluminiumgevoelige soorten, zoals Amanieten (*Amanita*) en Ridderzwammen (*Tricholoma*) (Hintikka, 1988), ontbreken vrijwel in de sparrenpercelen op heidebodems.

Gebrek aan magnesium en kalium is een belangrijke oorzaak voor de slechte conditie van veel bomen op de zandgronden (van Dijk, 1993). Opvallend is het hoge magnesiumgehalte in de humuslaag van heide-aanplanten met een rijke mycoflora ten opzichte van aanplanten





Figuur 10. De Fraaie gifgordijnzwam kan beschouwd worden als een kensoort van mosrijke sparrenbossen op arme, zure bodems. Wanneer deze soort wordt aangetroffen, is er een kans op meer bijzonderheden.



met een arme mycoflora ((Tabel 2, Figuur 11). Kunnen de bomen meer magnesium opnemen uit de ondergrond omdat ze meer hulp hebben van mycorrhizapaddenstoelen, of is de mycoflora rijker omdat het strooisel meer magnesium bevat? Dit laatste zou dan kunnen komen doordat bomen in contact staan met grondwater of keileemlagen, waar meer magnesium in zit. In ieder geval gaat een gezonde mycoflora hier gepaard met gezonde bomen.

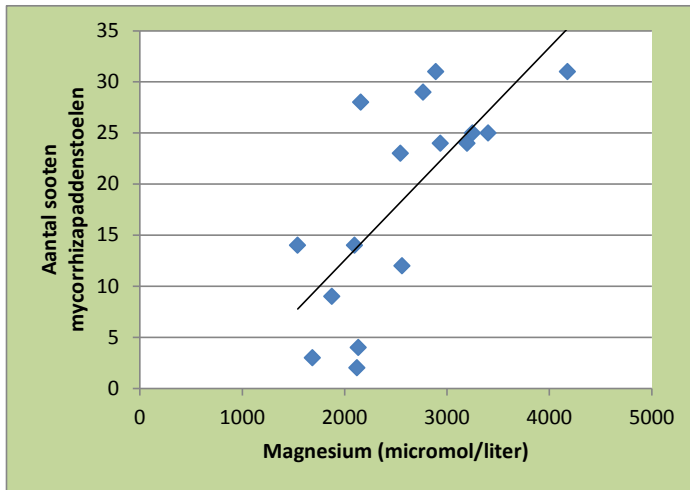
De beschikbaarheid van stikstof, in de vorm van ammonium plus nitraat, is in de paddenstoelrijke sparrenpercelen maar weinig lager dan in paddenstoelarme sparrenpercelen en ook niet lager dan in de paddenstoelrijke percelen in de overige loof- en naaldbossen die op dezelfde manier zijn doorgemeten (Tabel 2). Het aandeel van ammonium is zelfs wat hoger in de mycologischrijke sparrenpercelen. In eerdere onderzoeken bleek juist een negatieve correlatie tussen ammonium en mycorrhizapaddenstoelen (Termorshuizen, 1990). Het aandeel van nitraat is wel veel lager. Verder is de bodem er gemiddeld wat fosfaatarm; dit geldt zowel voor het totale fosforgehalte, de plant-beschikbare fosfaatfractie als de direct beschikbare hoeveelheid fosfaat. Maar fosfaat heeft volgens vele onderzoeken duidelijk minder invloed op mycorrhizapaddenstoelen dan stikstof. In de voor dit onderzoek bemeeten percelen is een vrij goede correlatie tussen het aantal waargenomen soorten mycorrhizapaddenstoelen en de concentraties nitraat in de humuslaag of plant-beschikbaar fosfaat in de ondergrond ($R^2 = 0,7$ resp. $0,8$).

In sparrenaanplanten op voormalige heidebodem vormt zich een dikke, stikstofhoudende humuslaag met een relatief hoge basenverzadiging. Niettemin suggereert dit beperkte bodemonderzoek dat hier relatief voedselarme omstandigheden gunstig zijn voor een rijke mycoflora, waarschijnlijk door de aanwezigheid van een voedselarme ondergrond en een zo langzaam mogelijke humusafbraak. In aanplanten op voormalige landbouwgronden daarentegen, is nog altijd een grote fosforvoorraad aanwezig en lijken vooral een minder zure bodem en het voorkómen van stikstofophoping door een snelle humusafbraak de mycoflora te stimuleren.

Humusontwikkeling in sparrenbossen

Minder zure omstandigheden of een vermindering van de zuurdepositie kan dus geen reden zijn voor het verschijnen van een soortenrijke mycoflora in de sparrenaanplanten op heidebodem. Ook stikstof lijkt geen doorslaggevende rol te spelen; alleen bij hoge nitraatgehalten nemen o.a. bramen en stekelvarens toe en het aantal mycorrhizapaddenstoelen sterk af. En ook elders in Nederland zijn genoeg bossen aangeplant op fosfaatarme, voormalige heidebodems. In Drenthe is weliswaar een goede correlatie gevonden met magnesium (Figuur 11), maar op de Veluwe en in Brabant zijn veel zandgronden aanzienlijk magnesiumrijker zonder dat





Figuur 11. Correlatie tussen het aantal waargenomen soorten mycorrhizapaddenstoelen en de totale hoeveelheid magnesium in de toplaag van de bodem van oude sparrenaanplanten op heidebodem.

dat tot een goed ontwikkelde mycoflora leidt. Wat verklaart dan de rijke mycoflora van Drentse sparrenaanplanten op voormalige heidebodem?

De sparrenpercelen wijken van andere bossen op de zandgronden af door de ontwikkeling van een zeer typerende humuslaag (Figuur 12). Van boven naar onder bestaat deze achtereenvolgens uit oude naalden, een pakket bruine, matig fijne humus (de F-horizont) en een laagje zwarte fijne humus (de H-horizont; van Delft e.a., 2004). Op 10-15 centimeter diepte is vaak al geel zand te vinden. *Mycena*'s, Paardenhaartaailing (*Gymnopus androsaceus*) en Sparrenstinktaailing (*G. perforans*) gebruiken de makkelijkst verteerbare fractie uit de naalden om aan hun koolstof te komen. Strooiselafbrekers als de Valse hanenkam (*Hygrophoropsis aurantiaca*) en Trechterzwammen (*Clitocybe*) gebruiken vervolgens de minder makkelijk verteerbare fractie uit de inmiddels half verteerde naalden. De moeilijkst verteerbare fractie kan daarna alleen worden afgebroken door mycorrhizavormende soorten, die hun koolstof van de boom krijgen en vooral stikstof vrijmaken uit de inmiddels ver verteerde humus (Hobby & Horton, 2007).

De humuslaag is weliswaar zeer zuur, maar bevat wel veel minder van het giftige aluminium en naar verhouding veel basische kationen: calcium, kalium en magnesium (Tabel 2). Meestal wordt een 1:1-verhouding als kritische grens beschouwd; in de humuslaag is deze verhouding 0,10–0,15 terwijl deze in de zandondergrond 2-3 is (Tabel 2). De humuslaag is dus in principe een veel betere leefomgeving voor paddenstoelen dan de aluminiumrijke zandondergrond. Naarmate een sparrenbos ouder wordt, wordt deze humuslaag dikker en kan contact tussen het mycelium en de giftige zandondergrond steeds meer worden vermeden. Strooisel van andere boomsoorten, bijvoorbeeld beuk of eik, bevat wat meer stikstof en is wat makkelijker afbreekbaar waardoor de rol van strooiselafbrekers hier groter is en ook bodemfauna een grotere rol speelt. Deze mengen de humus wat beter met de minerale ondergrond, waardoor een zwarte H-horizont relatief klein blijft of pas heel laat wordt gevormd.



Figuur 12. Humusprofiel van een oude fijnsparaanplant op de Veluwe met van boven naar beneden een laag half-verteerde naalden (0–3,5 cm), een zwarte sterk humeuze laag (3,5–5,5 cm) en de geelbruine zandondergrond.





Figuur 13. Als bij de aanplant van sparren VAM compost is gebruikt, resulteert dit veertig jaar later meestal in een dikke humuslaag met daarboven veel onverteerd strooisel. Gunstig voor trechterzwammen, maar meer bijzondere soorten ontbreken geheel.



Conclusies

Uit de literatuur blijkt dat sparrennaalden gemiddeld 1,3% stikstof bevatten (Matyssek 1986). Voor bladeren van andere bomen is dat meest tussen 1,5 en 2,5%. De geringe nalevering van stikstof uit sparrennaalden is dus een mogelijke verklaring voor de mycologische rijkdom die onder verschillende omstandigheden kan worden aangetroffen. Dit hebben we slechts ten dele kunnen bevestigen met de gemeten beschikbaarheden van nitraat en ammonium in sparrenpercelen ten opzichte van overige loof- en naaldbossen. Mogelijk fluctueren deze beschikbaarheden op dezelfde plek door het jaar heen sterk. Voor de sparrenpercelen op landbouwgrond kunnen we concluderen dat deze percelen nog even fosfaatrijk zijn als in de landbouwfase. Waar Arnolds et al. (2015) gewoon struisgras en biggenkruid als kenmerkende planten noemen, zijn op de door ons bestudeerde percelen ook veel plantensoorten van voedselrijke akkers aangetroffen. De stikstofbeschikbaarheid is wel vaak laag geworden. Een mogelijk mechanisme is dat strooisel op de nog basenrijke bodem snel afbreekt en stikstof vervolgens als ammonium aan de bodem bindt, als nitraat uitspoelt, of opgenomen wordt door de groeiende bomen. Ook is er vermoedelijk veel ruimtelijke variatie in hoeveelheid naaldval en daarmee ook de stikstofaanvoer. Jonge sparrenaanplanten op landbouwgrond die rijk is aan organisch materiaal hebben doorgaans geen rijke mycoflora (Arnolds et al., 2015). Dit wordt zeer waarschijnlijk veroorzaakt door nalevering van stikstof uit de organische fractie.

Voor de heidepercelen is het beeld minder duidelijk. De bodem is zeer zuur, rijk aan beschikbaar aluminium en matig stikstofhoudend, wat geen goede basis lijkt voor een rijke mycoflora. De verzuring is de afgelopen decennia doorgegaan en matig stikstofhoudende bosbodems zijn ook onder andere boomsoorten en elders op de zandgronden aanwezig. Opvallend is wel dat in oudere bosaanplanten inmiddels een humuslaag gevormd is met gunstiger leefomstandigheden: relatief weinig aluminium en veel basische kationen. Alleen in oude, mycologisch rijke sparrenpercelen is bovendien een laag zwarte, sterk verteerde humus aangetroffen die typerend is voor bossen met een moeizame strooiselafbraak (van Delft et al., 2004), waarbij waarschijnlijk mycorrhizapaddenstoelen nodig zijn. Aanvullende factoren zijn dan een fosfaatarme heidebodem en een niet te hoge stikstofdepositie. Dergelijke omstandigheden komen van nature ook voor in boreale sparrenbossen op kalkarme bodems en het meest stikstoftolerante deel van de bijbehorende mycoflora lijkt zich nu schoorvoetend te vestigen in Nederland. Het valt te verwachten dat dit ook in oudere sparrenpercelen op heidebodems elders in Nederland zal gaan gebeuren, en wellicht ook in andere typen zuiver naaldbos.



Deze studie is in diverse opzichten beperkt, zodat we slechts een tipje van de sluier kunnen oplichten en een goede aanzet kunnen geven voor eventueel grondiger onderzoek. In één zin samengevat kunnen we concluderen dat ook op zeer zure of zeer fosfaatrijke bodems een soortenrijke mycoflora voor kan komen, zo lang de bomen afhankelijk blijven van mycorrhizapartners om aan voldoende stikstof te kunnen komen.

Wij danken Onderzoekcentrum B-WARE voor het verrichten van de chemische analyses zonder daarvoor kosten in rekening te brengen.

Foto's door Rob Chrispijn.

Literatuur

- Abrahamsen, G., Stuanes, A.O. & Tveite, B. 1994. Long-Term Experiments with Acid Rain in Norwegian Forest Ecosystems. Ecological studies 104. Springer Verlag.
- Agerer, R., Taylor, A.F.S. & Treu, R. 1998. Effects of acid irrigation and liming on the production of fruit bodies by ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 199 (1): 83–89.
- Arnolds, E., Douwes, R. & Somhorst, I. 2004. Mycologische avonturen in jonge sparrenbosjes op voormalige landbouwgrond. *Coolia* 47: 56–64.
- Arnolds, E., Chrispijn, R. & Enzlin, R. (redactie), 2015. Ecologische atlas van Paddenstoelen in Drenthe. Deel 3: Loof- en naaldbossen. Paddestoelen Werkgroep Drenthe.
- van Delft, B., Waal R. de., Kemmers, R. & Mekking, P. 2004. Veldgids humusvormen. Alterra, Wageningen.
- van Dijk, H.F.G. 1992. Excess nitrogen deposition: a stress factor in Dutch plantation forests. Proefschrift, Katholieke Universiteit Nijmegen.
- Hintikka, V. 1988. On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different ages in South Finland. *Acta Botanica Fennica* 136: 89–94.
- Houdijk, A.L.F.M. 1990. Effecten van zwavel- en stikstofdepositie op bos- en heidevegetaties. Proefschrift, Katholieke Universiteit Nijmegen.
- Hobby, E.A. & Horton, T.R. 2007. Evidence that saprotrophic fungi mobilise carbon and mycorrhizal fungi mobilise nitrogen during litter decomposition. *New Phytologist* 173 (3): 447–449.
- Høiland, K. 1994. Suppression of the toxic effect of soluble aluminium on fungi by dermocybin-1-β-D-glucopyranoside and orellanine from *Cortinarius sanguineus* and *C. orellanoides*. - *Nord. J. Bot.* 14: 221–228.
- Jongbloed, R.H. & Borst-Pauwels, G.W.F.H. 1992. Effects of aluminium and pH on growth and potassium uptake by three ectomycorrhizal fungi in liquid culture. *Plant and Soil* 140: 157–165.
- Keizer, P.-J. 2014. Een merkwaardig experiment: een sparrenbosje op rivierklei. *Coolia* 57 (1): 27–34.
- Kriegelsteiner, G.J. (ed.). 2000. Die Grossspilze Baden-Württembergs 1. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Matyssek, R. 1986. Carbon, water and nitrogen relations in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology* 2, 177–187.
- van Schöll, L. 2006. Ectomycorrhizal fungi and *Pinus sylvestris*: aluminium toxicity, base cation deficiencies and exudation of organic anions. Proefschrift, Wageningen Universiteit.
- Termorshuizen, A. 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen.
- Tjoelker, M.G., Boratinsky, A. & Bugala, W. 2007. Biology and ecology of Norway spruce. Springer, Dordrecht.
- Uroz, S., Calvaruso, C., Turpault, M.P., Pierrat, J.C., Mustin, C., Frey-Klett, P. 2007. Effect of the Mycorrhizosphere on the Genotypic and Metabolic Diversity of the Bacterial Communities Involved in Mineral Weathering in a Forest Soil. *Applied and Environmental Microbiology* 73 (9): 3019–3027.

