

TRENDS VAN PADDENSTOELEN IN JONG DENNENBOS

Peter-Jan Keizer

Kruisweg 23, 3513 CS Utrecht; p.j.keizer@planet.nl

Keizer, P.J. 2023. Trends of fungi in young pine forest. *Coolia* 66(4): 187–200.

Mycological observations on ectomycorrhizal fungi during 25 years (1998–2022) in a young Scots Pine (*Pinus sylvestris*) plot of 1000 m² are presented. The trees had germinated spontaneously in 1975 in a drift sand area. In the area there is a relatively high level of nitrogen deposition (actual deposition > 1500 mol N/(ha.yr)). Four types of species trends can be distinguished: 1. Species that were present at the start, soon declined and have completely disappeared, usually in the last 5–10 years. To this group belong the majority of the species. 2. Only two species, *Lactarius hepaticus* and *Imleria badia* were more or less constant during the observation period. 3. Four species initially increased, showed a peak in occurrence about halfway through the observation period, and then declined. 4. Two species recently appeared. It is concluded that nitrogen deposition has a profound influence in this forest, maybe exacerbated by climate change effects: an increased speed of succession, with a loss of many species and with a strong increase of the litter/humus layer, that may have a negative effect on ectomycorrhizal fungal species richness.

Sinds het begin van het NEM-paddenstoelenmeetnet in 1998 heb ik vijf proefvlakken geadopteerd, die liggen in dennenbossen tussen Ede en Otterloo. Van deze vijf bestaan er twee uit ‘oud’ dennenbos. Hier zijn de bomen geplant omstreeks 1940, te oordelen aan de hand van het aantal jaarringen van omgezaagde bomen. Twee andere proefvlakken bevatten jonge bomen, plantjaar ca. 1975, geplant op bodem waar al eerder dennen waren geplant en geoogst. De leeftijd is hier geschat aan de hand van het aantal takkransen van de bomen. Het vijfde proefvlak ligt in spontaan ontstaan dennenbos. Deze vijf proefvlakken zijn overgenomen van Aad Termorshuizen, die ze heeft geselecteerd en er in 1986–87 mycologisch onderzoek heeft uitgevoerd in destijds ongeveer 12 jaar oud bos. De vijf proefvlakken liggen alle op ongeveer 3 tot 4 km ten zuidwesten van Otterloo. Het spontane bosje maakt deel uit van het stuifzandgebied Mosselsche Zand, onderdeel van Planken Wambuis, in beheer bij Natuurmonumenten. De overige vier liggen in het boscomplex genaamd het Roekelse bos, beheerd door Gemeente Ede. Voor dit artikel is alleen het spontaan gegroeide bos op voormalig stuifzand beschouwd en daarin alleen de ectomycorrhizavormende paddenstoelen (ECM-soorten). Over de andere ecologische groepen van paddenstoelen en de andere proefvlakken zal in een later artikel worden gerapporteerd.

Het proefvlak

Het proefvlak dat hier wordt besproken ligt op voormalig stuifzand (Figuur 1), waar niet eerder bos had gegroeid. Vanaf omstreeks 1975 moeten hier massaal dennetjes zijn ontkiemd. Sindsdien hebben de jonge bomen zich ongestoord ontwikkeld (Figuur 2). Er zijn geen beheeringrepen geweest, maar een deel van de jonge dennenbomen is doodgegaan door onderlinge concurrentie om licht en ruimte. Eénmaal stond het bos op de nominatie om verwijderd te worden vanwege plannen om het stuifzand te vergroten. Overleg met beheerder Natuurmonumenten heeft ertoe geleid dat het bos is gespaard. De vegetatie op de bodem heeft zich ook ontwikkeld:



Figuur 1. Locatie proefvlak bij de rode ster, Mosselsche Zand. Rechts is te zien de Arnhemseweg N310. Maatstreepje is 200 m.

- in 1986–87 zeer spaarzaam (geen kruiden en struiken, 2–5% mosbedekking van overwegend Grijs kronkelsteeltje (*Campylopus introflexus*) en weinig Ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*); Termorshuizen, 1990).
- in september 2018 met 2% bedekking door bosbes, 1% Bochtige smele, enkele kiemplanten van Eik, Vuilboom en Lijsterbes en ongeveer 50% bedekking met Heideklauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*) en 1% Groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*).

Er ontwikkelt zich geen loofbos, doordat de hoge graasdruk door wild dit verhindert; de jonge loofboompjes worden allemaal opgegeten.

Methode

De proefvlakken zijn conform de aanbevolen methode van het Meetnet opgezet en bemonsterd (zie de on-line Handleiding Paddenstoelenmeetnetten) gedurende de jaren 1998 t/m 2022. Het hier besproken proefvlak is, met een uitgezette oppervlakte van 30×35 m², ongeveer 1050 m² groot. Ongeveer, doordat door het selecteren van hoekbomen waar een witte markering op is aangebracht de oppervlakte iets afwijkend kan zijn en is afgerond op 1000 m². Het bemonsteren is alle jaren gelijk gedaan en bestond uit drie terreinbezoeken in de herfst, met ongeveer drie weken interval. Het eerste bezoek was in de tweede helft van september, het tweede bezoek half oktober en het derde bezoek in de eerste of tweede week van november. Incidenteel is in het voorjaar of in de vroege winter gekeken, maar deze waarnemingen zijn niet in de analyse betrokken. Per proefvlak is doorgaans 1 tot 1,5 uur aan zoeken besteed, zodat alle vijf proefvlakken op één dag onderzocht konden worden. Zoeken betekent zigzag het terrein doorkruisen en alle paddenstoelen noteren en niet-herkende soorten meenemen ter controle. In jaren met veel paddenstoelen moest wel eens een extra velddag ingelast worden, omdat het werk niet af was voordat het donker werd.

Alle ‘grotere’ soorten paddenstoelen zijn geteld, dus niet alleen de voor het Meetnet geselecteerde telsoorten (Arnolds & Veerkamp, 1999). Bij zeer grote aantallen zijn de aantallen bepaald door zo goed mogelijke schattingen in plaats van exacte tellingen, min of meer vergelijkbaar met hoe men grote aantallen vogels schat/telt. Het aantal vruchtlichamen dat is geregistreerd, geeft een aardige afspiegeling van de aanwezige aantallen. Maar we moeten altijd bedenken dat de aantallen benaderingen zijn. Immers alles wat langer voorafgaand aan de eerste en na afloop van de laatste telling is verschenen, wordt niet meegerekend.



Figuur 2. Proefvlak Planken Wambuis – Mosselsche Zand, 21-9-2022

Vruchtlichamen van kleine soorten kunnen bovendien ongezien tussen twee telmomenten zijn verschenen en weer verdwenen, en ze zijn bovendien door hun kleine formaat gemakkelijker te missen. Incidenteel zijn enkele grote vruchtlichamen zoals die van Kastanjeboleet (*Imleria badia*) door Wilde zwijnen opgegeten; dan rest nog slechts een stukje van de steel. Voor de analyse is de som van de aantallen vruchtlichamen gebruikt die bij drie bezoeken in een jaar zijn gevonden.

Korstvormige soorten en kleine ascomyceten zijn niet onderzocht omdat het onderzoek per proefvlak dan te lang zou duren. Ook zou het omdraaien van vele takken en stammen een te grote verstoring van het bos betekenen.

Sinds 2017 is de methode voor het monitoren van paddenstoelen in proefvlakken ten behoeve van het Meetnet sterk gewijzigd (Vaessen et al., 2017; zie ook het voorgaande artikel in deze Coolia). Doordat wijzigingen van methode in een lopend onderzoek de gegevens van voor en na de wijziging moeilijk vergelijkbaar maken, is ervoor gekozen de vijf (dennenbos-) proefvlakken op dezelfde wijze te blijven volgen.

Representatief

Geregeld is buiten het proefvlak gekeken om te zien of daar nog andere soorten groeiden, vergeleken met binnen het proefvlak. Er werden zeer weinig andere soorten buiten het proefvlak gevonden. De conclusie is dat het proefvlak redelijk representatief is voor het dennenbos



Figuur 3. Dennenslijmkoppen (*Hygrophorus hypothejus*), een karakteristieke ectomycorrhizavormer in dennenbossen op voedselarme bodem

waar het in ligt. Drie interessante soorten zijn in de omgeving buiten het proefvlak gevonden: de Dennenslijmkop (*Hygrophorus hypothejus*; Figuur 3), de Gewone heksenboleet (*Neoboletus erythropus*) en de Geschubde stekelzwam (*Sarcodon squamosus*). De slijmkop werd gevonden bij een bezoek laat in het seizoen (december). In 1986–87 is deze ook in het proefvlak gevonden (Termorshuizen, 1990). De heksenboleet werd in een aangrenzend, wat ouder deel van het dennenbos gevonden. De stekelzwam is eenmalig in het dennenbos tijdens een mycologische excursie gevonden. In alle jaren erna is die groeiplaats gecontroleerd en de soort is niet meer teruggevonden.

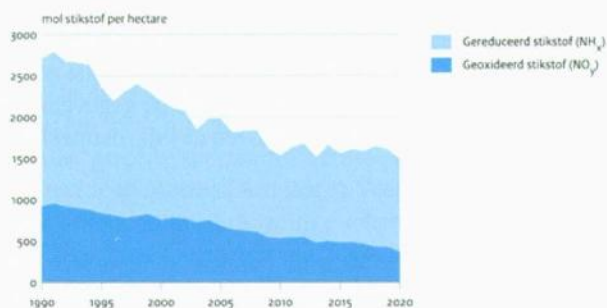
Veranderende variabelen, successie

In de loop van de jaren zien we diverse veranderingen in de vegetatie en de aanwezige paddenstoelen. Het schept bevrediging om deze veranderingen te verklaren aan de hand van veranderingen in het milieu, zoals ook de doelstelling van het Meetnet was. Echter, dat is soms erg lastig, wanneer diverse veranderingen gelijktijdig optreden en elkaar onderling beïnvloeden.

1. Stikstof. Een van de belangrijkste redenen voor het starten van het Meetnet was de behoefte om effecten van veranderende milieuvariabelen en vooral stikstof te registreren door middel van waarnemingen aan paddenstoelen. Sinds de jaren '90 en ook in de jaren daarvoor is de westelijke Veluwe belast met een flinke stikstofdepositie in de orde van

Figuur 4. Links: Stikstofdepositie 1990–2020, landelijk. Bron: Compendium voor de Leefomgeving, 2022. Rechts: Profiel van de bovenste bodemlaag. De strooisel/humuslaag is ruim 10 cm dik, daaronder (bij het mes) zit zand.

Stikstofdepositie



Bron: RIVM 2021

RIVM/jun22
www.clo.nl/milieu19



grootte van 2000–2500 mol N/(ha.j) ($\approx$ 28–35 kg N/(ha.j)). De depositie is weliswaar sinds 1990 aan het afnemen tot ongeveer 1500 mol/(ha.j) (Figuur 4, links), maar deze afname stagneert sinds ongeveer 2010. Met name de depositie van NH_x , overwegend van landbouw afkomstig, is sinds 2010 niet meer afgenomen. In het bos is intussen een meer dan 10 cm dikke, halfverteerde strooisel/humuslaag ontstaan, waarin de stikstof ligt opgeslagen (Figuur 4, rechts). Deze komt bij vertering steeds opnieuw in circulatie, bovenop de nog steeds aanzienlijke jaarlijkse stikstofdepositie. Alles bijeen neemt de hoeveelheid stikstof in het systeem steeds verder toe, ondanks de afgenomen jaarlijkse depositie (Bobbink, 2021).

2. Klimaat-effecten. Het veranderende klimaat leidt tot een aantal veranderingen in het weerbeeld:
 - a. Hogere temperaturen in de zomer en later optreden van (nacht)vorst.
 - b. Veranderend neerslagpatroon: vaker jaren met droogte in de zomer en vroege herfst met af en toe een hevige bui en pas laat in de herfst regen.
 - c. Andere veranderingen die mogelijk van invloed op de vegetatie zijn zoals het verhoogde CO_2 -gehalte in de lucht, blijven hier buiten beschouwing.

Eén van de gevolgen is een gemiddeld tot later in de herfst doorlopend groeiseizoen.

Omdat de hierboven benoemde veranderingen (stikstof en klimaat) gelijktijdig optreden en de effecten mogelijk elkaar beïnvloeden, is het lastig de waargenomen trends ondubbelzinnig met de afzonderlijke variabelen te verklaren. Zo is een effect van extra stikstof in de bodem dat bomen minder wortels produceren en dat de ECM-schimmels minder mycelium produceren. Die twee samen leiden ertoe dat er – ook in natte jaren – minder vruchtlichamen kunnen worden gevormd. Een ander effect is dat stikstof het vermogen van wateropname van de strooisel/humuslaag beperkt doordat deze waterafstotend wordt.

3. Successie. De veranderingen in de tijd (het komen en gaan en het meer of minder talrijk worden van soorten) die we in een vegetatie zien optreden, wordt successie genoemd. Een bekend voorbeeld van successie is de ontwikkeling van een open stuifzand via een door Buntgras, mossen en korstmossen gedomineerde vegetatie naar heide en ten slotte tot bos. Op dezelfde manier kunnen we de opeenvolging van paddenstoelengemeenschappen in een terrein als successie beschouwen. Veelvuldig worden successiereksen afgeleid door van verschillende vegetatietypen die in een gebied (gelijktijdig) voorkomen aan te nemen dat het stadia zijn uit zo'n successiereeks. Het gevaar bestaat daarbij dat de aanname dat dergelijke ruimtelijke stadia uit elkaar kunnen ontstaan, niet klopt. Bovendien krijgen we slecht inzicht in de snelheid waarmee de veronderstelde veranderingen zich voordoen. Ten slotte kan ook een vroeger bestaande successiereeks tegenwoordig door verschillende oorzaken er anders uitzien. Zo lijkt de successie van paddenstoelen in ouder wordend dennenbos nu als gevolg van stikstofdepositie veel sneller te verlopen dan vroeger (en nu nog in het buitenland) het geval was.

Een remedie tegen deze bezwaren is het geregeld, over een langere periode, doen van waarnemingen op dezelfde plaats, in zogenaamde Permanente Quadraten (PQ's). Daardoor ontstaat er op den duur rechtstreeks inzicht in de veranderingen die zich op die plaats hebben voltrokken. Precies dat maakt het zo interessant om regelmatig eenzelfde terrein te bezoeken en de paddenstoelen (en vegetatie) te registreren.

Behalve de hierboven genoemde variabelen (stikstof, klimaat, verstoringen als gevolg van beheermaatregelen) zullen veranderingen in de soortensamenstelling van paddenstoelen ook optreden door veroudering van het bos en bosbodem. In een jong bos gaan veranderingen waarschijnlijk sneller dan in oud bos dat al lange tijd bestaat. Jonge bomen hebben een andere stofwisseling dan oudere. Ze groeien bijvoorbeeld harder dan oudere bomen. Tegelijk verandert de bodem onder invloed van het opgroeiende bos. Er ontstaat een strooisel- plus humuslaag van toenemende dikte. Dit heeft effect op de soortensamenstelling van ectomycorrhizavormende en strooiselbewonende soorten. Met het ouder worden van het bos neemt niet alleen de dikte van de strooisellaag toe, ook komt er steeds meer dood hout van takken en gevallen bomen beschikbaar. Tegelijkertijd is gedurende de onderzoeksperiode de vegetatie enigszins veranderd: de moslaag heeft zich uitgebreid en de Blauwe bosbes en enkele andere planten hebben zich weten te vestigen.

Bodem

Momenteel bevindt zich in het proefvlak op de minerale zandbodem een strooisel- en humuspakket van meer dan 10 cm dik (Figuur 4, rechts). De fijne boomworteltoppen bevinden zich voor het grootste deel in dit strooiselpakket, overwegend bovenin en bij de grens van de minerale zandbodem. Dit strooiselpakket heeft – als het eenmaal is uitgedroogd – waterafstotende eigenschappen en daarmee grote invloed op de verdere wateropname in de bodem. Bij een steekproef in een bodem in een oud dennenbos nabij Kootwijk, met een 17 cm dikke strooisellaag plus een ongeveer 3 cm dikke moslaag voelde het zand op 18 februari 2023 nog altijd kurkdroog aan, gevolg van de sterke droogte in de zomer en nazomer van 2022. Dit ondanks dat er in de periode van begin november 2022 tot 15 februari 2023 (in Utrecht) meer dan 250 mm regen was gevallen.

Uitwerking

In eerste instantie is gekeken naar hoe de trends verlopen van enkele grotere groepen van soorten: het totaal aantal soorten, ectomycorrhiza-vormende-soorten (ECM-soorten), strooiselsaprotrofen en houtbewoners. Vervolgens is de 25-jarige periode in drie tijdvakken verdeeld: De eerste periode van 8 jaar (1998 – 2005), de middelste periode van 9 jaar (2006 – 2014) en de laatste periode van 8 jaar (2015 – 2022). Bij deze analyse zijn de soorten met vondsten in 5 of meer jaren per tijdvak beschouwd.

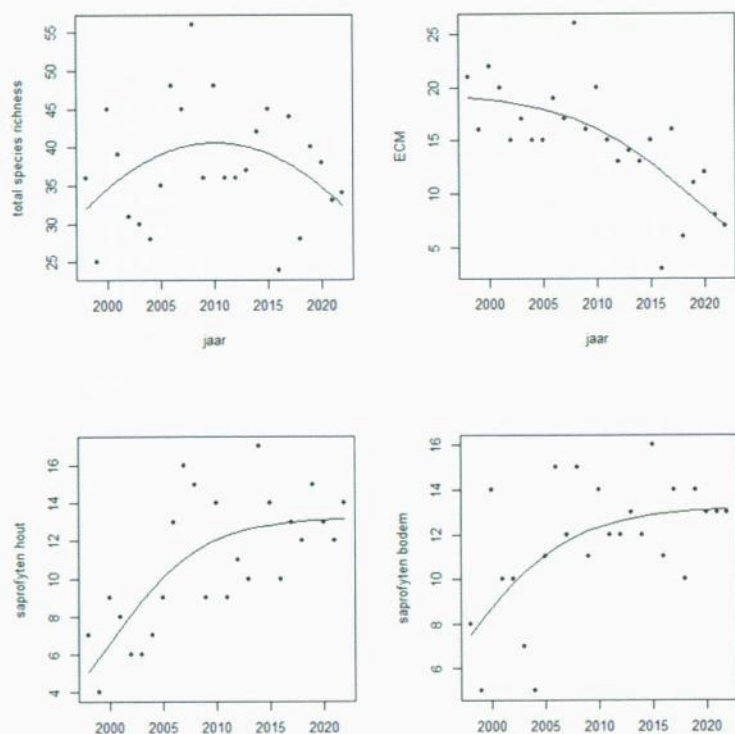
Er konden vier typen trends worden onderscheiden:

1. Afname vanaf het begin (1998),
2. Min of meer constant (maar met fluctuaties) over de gehele 25 jaar,
3. Piek ongeveer in de middelste periode,
4. Toenemend vanaf de middelste of tijdens de laatste periode.

Verder is gekeken of de bij dit onderzoek gevonden soorten al aanwezig waren bij het onderzoek van Termorshuizen in 1986-87, en of er in die vroege periode soorten aanwezig waren die al voor 1998 zijn verdwenen.

Resultaten

In Figuur 5 zijn de trends weergegeven voor vier ecologische soortengroepen. De trend voor de soortenrijkdom van alle soorten gezamenlijk is niet significant. De afname van het aantal soorten ectomycorrhizavormers en de toename van het aantal soorten houtbewoners zijn sta-



Figuur 5. Statistische trends van een aantal ecologische groepen paddenstoelen in het proefvlak. Horizontaal staan de jaren, verticaal de aantallen soorten. Figuren gemaakt door Wiene Bakker.

tistisch sterk significant ($p < 0.001$) en de toename van strooiseltrofen is significant ($p < 0.01$). De toename van houtbewoners en strooiselsaprotrofen is gemakkelijk te verklaren met de toename van beschikbaar dood hout en strooisel. Deze twee groepen zullen in een later artikel meer in detail worden besproken.

Het zou kunnen dat in gunstige jaren met veel vruchtlichamen er ook veel soorten worden gevonden. Echter in de gegevens blijkt er geen significante correlatie tussen het aantal soorten en het aantal vruchtlichamen te vinden te zijn over de jaren heen. Een 'goed' jaar geeft dus (met deze gegevens) geen garantie dat dan ook meteen de meeste soorten worden gevonden. Wel is het zo dat in de eerste ronde van eind september in de dennenbossen nog vrij weinig paddenstoelen zijn te vinden. Dit effect doet zich met name in sterke mate gelden in jaren met lange droge zomers.

In totaal zijn in het proefvlak 36 ECM-soorten gevonden. Aangezien er alleen Grove dennen groeien, zijn alle soorten met deze boomsoort geassocieerd.

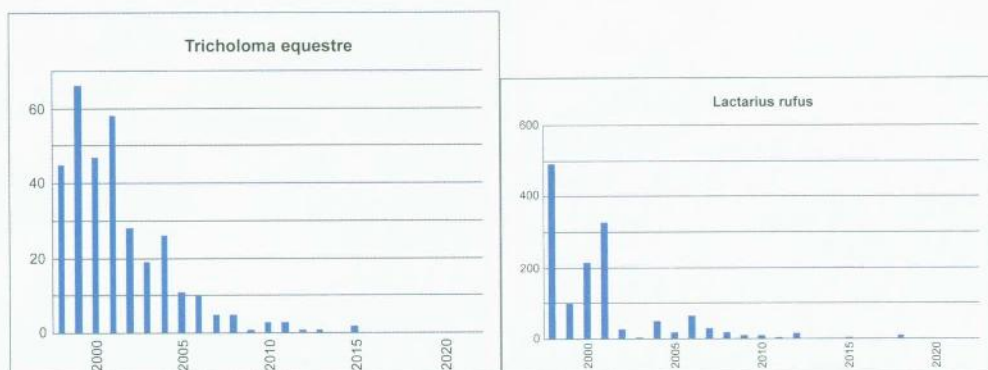
Trend 1. De grootste groep van deze soorten laat een 'Trend 1' patroon zien. Dat houdt in: een vestiging van soorten vanaf de kieming van de bomen (ca. 1975) via de periode van registratie door Termorshuizen (1986-87) tot ongeveer een maximum in de jaren 2000 tot 2005, wanneer de bomen 25 tot 30 jaar oud zijn. Daarna treedt een afname op, veelal tot nul in de laatste periode. Dat er enkele soorten meer zijn gevonden dan bij het onderzoek van Termorshuizen valt wel te verklaren doordat er meer onderzoeksjaren zijn geweest.

De opvallende achteruitgang van ectomycorrhizavormende paddenstoelen is in overeenstemming met eerdere waarnemingen (Termorshuizen, 1990; Baar, 1997). Die eerdere conclusies waren echter gebaseerd op gelijktijdige waarnemingen in verschillende terreinen. In het proefvlak is gedurende de 25 jaar de strooisel-/humuslaag toegenomen van zeer gering (hooguit enkele cm) tot meer dan 10 cm dikte (Figuur 4). De bedekking van de kruid/dwergstruiklaag is nauwelijks toegenomen vanaf 0% in 1986-87 tot < 1% en de moslaag is toegenomen van enkele procenten tot bijna 50% in 2018, voornamelijk bestaande uit Heideklauwtjesmos. Hieruit volgt dat noch de kruid/dwergstruiklaag noch de moslaag de (hoofd)oorzaak zijn van de geregistreerde veranderingen (Termorshuizen, 1990) in ECM-paddenstoelen. De sterk in dikte toegenomen strooisel-/humuslaag en met name de daarin opgeslagen stikstofverbindingen leiden ertoe dat de bomen minder (fijne) wortels produceren, en dat deze minder diep wortelen (Lilleskov et al., 2019; Bobbink, 2021). Dit zijn omstandigheden waarin diverse ECM-paddenstoelen, die onderling ook verschillen in hun gevoeligheid voor stikstof, minder goed kunnen gedijen. Voor een uitgebreide uiteenzetting van de effecten van stikstofdepositie op mycorrhiza en bossen zie Lilleskov et al. (2019).

Het is opvallend dat zelfs soorten die bekend staan een zeer brede ecologie te hebben en gelden als stikstof-tolerant, zoals Geschubde fopzwam (*Laccaria proxima*), Gewone krulzoom (*Paxillus involutus*) en Vliegenzwam (*Amanita muscaria*), in dit proefvlak in de 'Trend 1' groep zitten. Mogelijk zijn dit soorten die het slechter doen in een dikke strooisellaag. Behalve de al genoemde Dennenslijmkop zijn er in de periode 1986-87 geen soorten gevonden die in 1998 al verdwenen waren.

Tabel 1. Trend 1: afname vanaf tijdvak 1 (1998-2005). Soorten met * zijn meetnetsoorten. (T): Aanwezig in 1986-87 (Termorshuizen, 1990). Max. jaar = het jaar met het hoogste aantal vruchtlichamen, Max. aant. = het aantal vruchtlichamen in Max. jaar; Laatste jaar = het laatste jaar dat de soort is gezien, Laatste aant. = het aantal vruchtlichamen in het laatste jaar.

Soort	Max. jaar	Max. aant.	Laatste jaar	Laatste aant.
<i>Lactarius rufus</i> * (T)	1998	492	2018	10
<i>Cortinarius croceus</i> (T)	2000	395	2012	4
<i>Laccaria bicolor</i>	2008	193	2021	1
<i>Laccaria proxima</i> (T)	1998	143	2022	12
<i>Paxillus involutus</i> * (T)	2000	68	2020	1
<i>Tricholoma equestre</i> *(T)	1999	66	2015	2
<i>Boletus edulis</i> (T)	2001	46	2020	5
<i>Tricholoma portentosum</i> (T)	1999	32	2020	1
<i>Tricholoma albobrunneum</i>	2001	21	2010	2
<i>Rhizopogon luteolus</i> (T)	2000	16	2014	1
<i>Amanita muscaria</i> * (T)	1998	12	2006	1
<i>Thelephora terrestris</i>	2000	9	2008	4
<i>Hebeloma cylindrosporum</i>	2000	5	2019	2



Figuur 6. Voorbeelden van soorten met trend 1. Horizontaal staan de jaren 1998 t/m 2022, verticaal staan de aantallen vruchtlichamen per jaar.

Trend 2. Over de gehele periode min of meer constant aanwezig maar afwezig in de periode 1986-87 zijn de Levermelkzwam (*Lactarius hepaticus*) en de Kastanjeboleet (*Imleria badia*). Termorshuizen (1990) heeft deze soorten wel aangetroffen in jonge aangeplante bosjes op bestaande oudere bosbodem, waar al een meer ontwikkelde humuslaag aanwezig was.

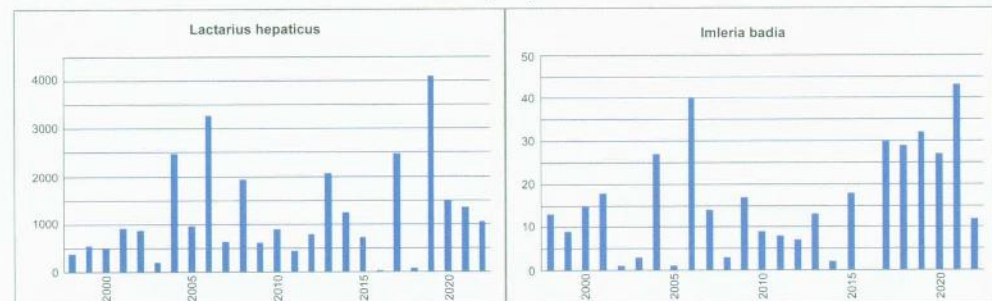
De fluctuaties in aantallen van deze soorten over de jaren lijken vooral met meer of minder gunstige weersomstandigheden in de verschillende jaren te maken te hebben. Bijvoorbeeld de droge jaren 2003, 2016 en 2018 laten lage aantallen zien.

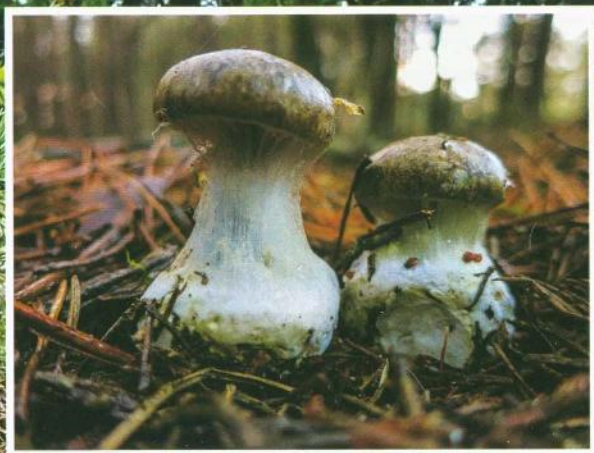
Tabel 2. Trend 2: ongeveer constant of fluctuerend zonder trend. Verdere uitleg zie Tabel 1.

Soort	Max. jaar	Max. aant.
<i>Lactarius hepaticus</i> *	2019	4086
<i>Imleria badia</i> *	2021	43

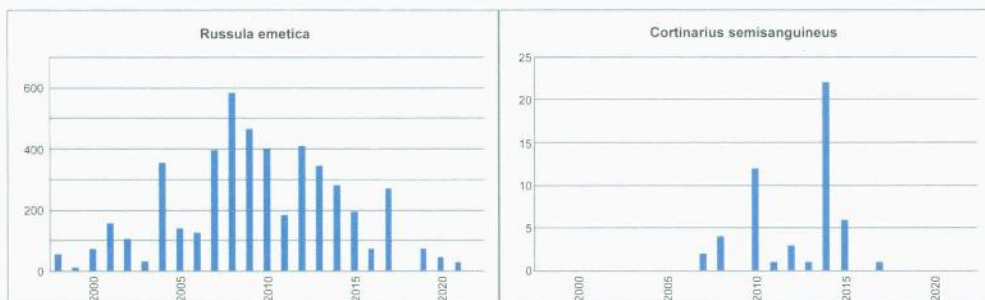
Trend 3. Een viertal soorten laat een opvallende piek in het voorkomen zien in de tweede periode (Tabel 3, Figuur 9). Een mogelijke verklaring is dat deze soorten een matig ontwikkelde strooisellaag kunnen verdragen, maar dat bij toenemende accumulatie van stikstofverbindingen de groeiplaats minder geschikt wordt. Overigens is de Parelamaniet (*Amanita rubescens*) ook geregeld in het pure zand van (de rand van) stuifzanden te vinden.

Figuur 7. Voorbeelden van soorten met trend 2. Horizontaal staan de jaren 1998 t/m 2022, verticaal staan de aantallen vruchtlichamen per jaar.





Figuur 8. Enkele van de hier besproken paddenstoelen uit dennenbos op zand. Achtergrond: Gele ridderzwam (*Tricholoma equestre*); inzet linksboven: Witbruine ridderzwam (*T. albo-brunneum*); inzet rechtsboven: jonge exemplaren van de Olijfplaatgordijnzwam (*Cortinarius scaurus*); inzet rechtsonder: Glanzende ridderzwam (*T. portentosum*); foto Nico Dam, niet in dit proefvlak).



Figuur 9. Voorbeelden van soorten met trend 3. Horizontaal staan de jaren 1998 t/m 2022, verticaal staan de aantallen vruchtlichamen per jaar.

Tabel 3. Trend 3: piek ongeveer in de middelste periode. Verdere uitleg zie Tabel 1.

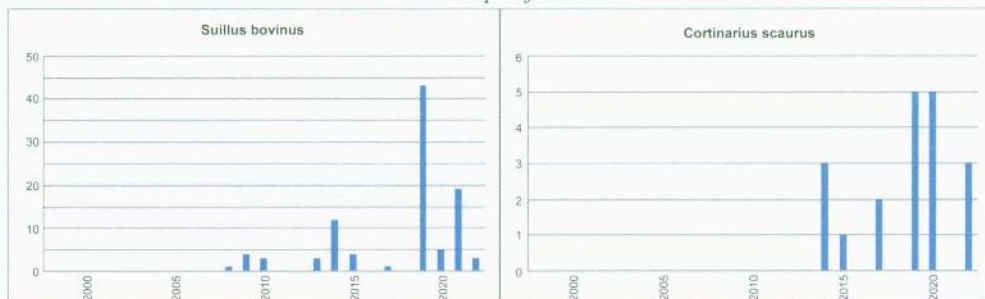
Soort	Max. jaar	Max. aant.	Laatste jaar	Laatste aant.
<i>Russula emetica</i> (T)	2008	582	2022	3
<i>Cortinarius fusisporus</i> (T)	2007	85	2021	28
<i>Cortinarius semisanguineus</i> *	2014	22	2017	1
<i>Amanita rubescens</i> *	2008	5	2022	1

Trend 4. Twee soorten zijn vrij recent verschenen, de Koeienboleet (*Suillus bovinus*) en de Olijfplaatgordijnzwam (*Cortinarius scaurus*) (Tabel 4 en Figuur 10). De eerste was in 1986-87 al waargenomen en is daarna opnieuw in het proefvlak verschenen. Het lijkt erop dat beide soorten recent landelijk zijn toegenomen. Een verklaring hiervoor is nog niet voorhanden.

Tabel 4. Trend 4: toenemend vanaf de middelste periode. Verdere uitleg zie Tabel 1.

Soort	Max. jaar	Max. aant.	Laatste jaar	Laatste aant.
<i>Suillus bovinus</i> * (T)	2019	43	2022	3
<i>Cortinarius scaurus</i>	2020	5	2022	3

Figuur 10. Voorbeeld van soorten met trend 4. Horizontaal staan de jaren 1998 t/m 2022, verticaal staan de aantallen vruchtlichamen per jaar.



Tabel 5. *Ectomycorrhiza* vormende soorten die in minder dan 5 jaren zijn verschenen, met het aantal jaren waarin ze zijn verschenen. Verdere uitleg zie Tabel 1.

Amanita gemmata* 4	Inocybe soluta 3
Cortinarius acutus 1	Laccaria amethystina* 1
Cortinarius cf. glandicolor 1	Russula betularum 4
Gomphidius roseus* 2	Russula ochroleuca 2
Hebeloma anthracophilum 1	Suillus luteus*(T) 3
Inocybe lacera (T) 2	Tricholoma imbricatum (T) 1
Inocybe lanuginosa (T) 3	

Weinig voorkomende soorten

Paddenstoelsoorten die in minder dan 5 jaren zijn gevonden worden beschouwd als toevallstreffers, toevallige passanten. In de vegetatiekunde is waargenomen dat in PQ's naast de 'regulier voorkomende soorten' er geregeld ook soorten zijn die kortstondig aanwezig zijn en daarna weer verdwijnen. Die soorten worden beschouwd als een onderdeel van de 'species-pool', een benaming voor de gehele verzameling van minder algemene soorten van een vegetatietype die in een groot gebied voorkomen. Dergelijke soorten kunnen gemakkelijk in een proefvlak ontbreken en duiken er zo af en toe in op, het z.g. carouselmodel (van der Maarel & Sykes, 1993). We zouden dit model ook op de mycologische waarnemingen kunnen toepassen. Dit is alleen iets ingewikkelder, want de afwezigheid van paddenstoelen is ook mogelijk als een mycelium wel aanwezig is maar niet fructificeert.

De soorten uit deze groep staan vermeld in Tabel 5. Wanneer we deze soorten samennemen, dan is geen opvallende clustering zien in de begin-, midden- of eindeperiode. Opvallend in deze groep zijn de Roze berkenrussula (*Russula betularum*) en de Amethystzwam (*Laccaria amethystina*). Deze groeien gewoonlijk bij loofbomen, resp. berk en beuk. Deze bomen ontbreken geheel in het proefvlak. Blijkbaar maken deze soorten soms een uitstapje naar een andere mycorrhiza-partner.

Conclusies en discussie

1. Bij dit onderzoek zijn vier duidelijk te onderscheiden patronen van aantalsontwikkeling van ECM vormende paddenstoelen in de tijd te onderscheiden. De groep van soorten die vanaf 1998 afnamen tot (vrijwel) nul in 2022 is verreweg het grootst. Deze afname vanaf jong tot ouder wordend bos is niet gewoon; in het buitenland zijn er oude dennenbossen in gebieden met een zeer dunne strooisel/humuslaag met een zeer lage stikstofbelasting en een rijke flora van ECM-paddenstoelen. Zo hebben we bij een studiereis naar dennenbossen in Wit-Rusland bij een eenmalig bezoek aan een open, matig oud dennenbos (met korstmossen en berken) op een oppervlakte van 1000 m² ongeveer 80 soorten paddenstoelen gevonden, waarvan 51 ECM-soorten.

Een belangrijk verschil tussen de Nederlandse en buitenlandse bossen is de dikte van de strooisel/humuslaag. Deze ontwikkelt zich versterkt onder invloed van stikstofdepositie. De bomen produceren door de 'bemesting' meer strooisel (doordat naalden eerder afvallen – meded. T. Kuyper), dat ook nog stikstofverbindingen bevat. De afbraak ervan verloopt trager dan van stikstofarm strooisel. De in de zich ophopende strooisel/humuslaag bevinde stikstof komt zo steeds opnieuw voor de bomen beschikbaar, ook al wordt die mineralisatie door stikstof vertraagd. Rechtstreekse stikstof - 'bemesting' is ongunstig voor

ECM-paddenstoelen onder andere doordat bomen daardoor minder wortels vormen en ook minder koolstofverbindingen (suikers) beschikbaar hebben voor de schimmels (Lilleskov et al., 2019). Echter, langs de rand van het dennenbos op het Mosselsche Zand, waar geen strooisellaag aanwezig is, groeien wel enkele van de binnen het bos verdwenen soorten, zoals Gele en Witbruine ridderzwam (*Tricholoma equestre* en *T. albobrunneum*, Figuur 8). Als we aannemen dat de stikstofdepositie in het bos en aan de rand ervan niet erg verschilt, moeten we aannemen dat ook de pure fysieke aanwezigheid van de strooisel/humuslaag een negatief effect heeft op de ECM-schimmels die binnen het bos verdwenen zijn, mogelijk via mechanische belemmering of belemmering van gasuitwisseling of de productie van giftige verbindingen in het weinig verteerde strooisel.

Het weghalen van de strooisellaag in dennenbos bleek een gedeeltelijke terugkeer van ECM vormende paddenstoelen tot gevolg te hebben (Baar, 1997), wat hier (gedeeltelijk) mee in overeenstemming is. Welke factor(en) uit dat strooisel hoofdzakelijk verantwoordelijk zijn voor het negatieve effect op ECM-paddenstoelen is nog niet duidelijk. Ook wat nu het belangrijkste effect is, de verminderende wortelontwikkeling in/onder een dikke stikstofhoudende strooisellaag en de gevolgen ervan voor de fructificatie van fungi òf rechtstreekse bemestingseffecten van de boom met stikstof. Beide – maar dan via twee verschillende routes – leiden tot hetzelfde effect: afname van ECM-fungi.

Het leeftijd-effect van de bomen lijkt in dit dennenbos een beperkte rol te spelen. In het in Termorshuizen & Keizer (1996) besproken onderzoek wordt een aantal soorten benoemd die voornamelijk bij jonge bomen groeien. In ons dennenbos lijkt dat te gaan om Franjezwam (*Thelephora terrestris*) en Bruine Ringboleet (*Suillus luteus*). Maar de meeste soorten die beschouwd worden als horende bij jonge bomen blijven in de oudere bossen aanwezig. Het verschijnsel is mogelijk vooral terug te voeren op de reactie van deze soorten op de initiële bodemverstoring in stuifzanden en andere jonge standplaatsen, met in het begin meer en andere beschikbaarheid van bodemmineralen als gevolg.

2. Slechts twee soorten zijn over de gehele periode ongeveer constant aanwezig (Tabel 2). Deze worden ook door Lilleskov et al. (2019) genoemd als niet gevoelig voor stikstof. Nederland schijnt met de in dennenbossen algemene Levermelkzwam in Europa een uitzondering te zijn; in de ons omringende landen komt deze minder voor.

3. In Lilleskov et al. (2019) wordt het gehele geslacht Gordijnzwam (*Cortinarius*) als gevoelig voor stikstof benoemd. In dit proefvlak lijken de verschillende soorten uit dit geslacht verschillend te reageren: Zandpadgordijnzwam (*C. fusisporus*) en Pagemantel (*C. semisanguineus*) laten een piek zien in de middelste periode, terwijl de Olijfplaatgordijnzwam (*C. scaurus*) pas recent is verschenen. Dat laat zien dat de indeling van paddenstoelen in de mate van stikstofgevoeligheid beter op soortniveau dan op geslachtsniveau kan plaatsvinden, ook al zijn er algemeen gesproken wel verschillen op dit vlak tussen geslachten te onderkennen.

4. In de inleiding werd gesteld dat effecten van stikstof moeilijk los te koppelen zijn van mogelijke effecten van klimaatverandering en processen van successie of veroudering van bomen en bodem die altijd ook optreden. De lange droge zomers van de laatste jaren zijn slechts beperkt zichtbaar in aantallen van de twee ‘trend 2’-soorten en bij de andere soorten. Een flink deel van de soorten was al (grotendeels) verdwenen voordat die extreem droge zomers vanaf 2016 optraden. Wel is er een verschuiving van fructificatie te zien naar later in het jaar.

Het lijkt er wat betreft de 'normale' successie op dat deze versneld en versterkt optreedt onder invloed van de verhoogde stikstofdepositie. Dat leidt versneld tot het veel voorkomende type ouder dennenbos met een ondergeschikt aandeel van ECM vormende paddenstoelen.

Lilleskov et al. (2019) melden dat ECM-fungi van naaldbossen gevoeliger reageren op verhoogde stikstofniveaus dan die in loofbossen; ook melden zij dat de soortenrijkdom met name negatief reageert op de met stikstofdepositie samenhangende verzuring van de bodem. Er zijn geen analyses van de strooisel/humuslaag van het proefvlak, maar het vermoeden bestaat wel dat de dikke halfverteerde laag een lage pH heeft. Het minder goede nieuws is dat de auteurs vaststellen dat een eenmaal met stikstof belaste bodem een (zeer) lange tijd nodig heeft om te herstellen, in het geval dat de stikstofdepositie sterk zou afnemen.

Ten slotte

Het lijkt me interessant om het proefvlak nog een aantal jaren te blijven volgen, wat betreft de erin groeiende paddenstoelen. Wie weet wat een nieuwe gezichtspunten nog zullen ontstaan. In ieder geval is één ding zeker: *panta rhei*.

Dank

Thom Kuiper, heeft waardevol commentaar gegeven op een eerdere versie van dit artikel en belangrijke literatuur geleverd. Wiene Bakker heeft statistische berekeningen uitgevoerd. Ellen ter Stege (Natuurmonumenten) heeft (soms) vergunning verleend voor het betreden van het terrein. Allen veel dank daarvoor.

Foto's van de auteur, tenzij anders vermeld

Literatuur & websites

- Arnolds, E. & M.T. Veerkamp, 1999. Gids voor de paddenstoelen in het meetnet. Uitgave Nederlandse Mycologische Vereniging, Baarn.
- Baar, J. 1997. Successie van ectomycorrhizaschimmels in Grove-dennenbossen. *Coolia* 40(1): 30–38.
- Bobbink, R. 2021. Effecten van stikstofdepositie nu en in 2030: een analyse. Onderzoekscentrum B-WARE, Nijmegen. Rapportnummer RP-20.135.21.35 .
- Brouwer, E., R. Chrispijn & E. Arnolds, 2017. Relaties tussen bodemchemie en mycoflora in sparrenbossen in Drenthe. *Coolia* 90(3): 143–154.
- Lilleskov, E.A., Th.W. Kuiper, M.I. Bidartondo & E.A. Hobbie, 2019. Atmospheric nitrogen deposition impacts on the structure and function of forest mycorrhizal communities: A review. *Environmental Pollution* 246: 148–162.
- van der Maarel, E. & M.T. Sykes, 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Vegetation Science* 4 (2): 179–188.
- Termorshuizen, A.J., 1990. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Thesis WUR, Wageningen. (speciaal Hoofdstuk 5)
- Termorshuizen, A.J. & P.J. Keizer, 1996. Oecologie van paddenstoelen en schimmels 4. Successie van paddenstoelen van mycorrhiza-vormende schimmels. *Coolia* 39(3): 157–161.
- Vaessen, A., M. Noordeloos, R. Verweij & A. van Strien, 2017. Nieuwsbrief Paddenstoelenmeetnet – 18. Aanpassingen in het Meetnet Bospaddenstoelen. *Coolia* 60(3): 184–187.

https://www.mycologen.nl/downloads/handleiding_paddenstoelenmeetnetten_2023.pdf
Compendium voor de leefomgeving <https://www.clo.nl/indicatoren/nl0189-stikstofdepositie>