



# Weerstand en stikstof: welke rol spelen paddenstoelen?

37<sup>e</sup> NIBI conferentie VO, 10 november 2023

**Aldert Gutter**

Nederlandse Mycologische Vereniging (NMV)



Universiteit Utrecht: UBV-Mycologiecursus



[www.allesoverpaddenstoelen.nl](http://www.allesoverpaddenstoelen.nl)  
aldert@allesoverpaddenstoelen.nl



**Universiteit Utrecht**



Voor de samenstelling van dit betoog ben ik dank verschuldigd aan Prof. Dr. **Thomas W. Kuyper**, emeritus hoogleraar bodembioogie aan Wageningen University.

Al in de herfst van 1963 werd de interesse voor paddenstoelen gewekt !  
*foto: Bert Gutter*

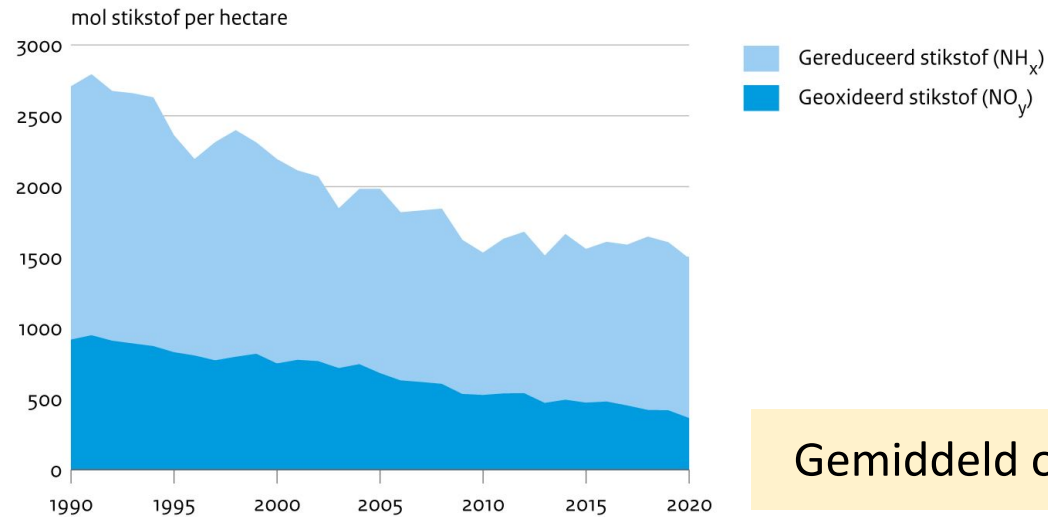
## Onderwerpen in dit verhaal:

- Veranderingen in paddenstoelengemeenschappen in Nederlandse bossen (& elders)
- Hoe weten we dat stikstofdepositie de dominante oorzaak is van die veranderingen?
- Wat zijn de gevolgen van stikstofdepositie voor het functioneren van mycorrhizapaddenstoelen en saprotrofe paddenstoelen, en dus voor het functioneren van het boscysteem (en voor andere soorten)?
- Indirecte effecten van stikstofdepositie (interactie met klimaatverandering en verdroging)
- Hoe omkeerbaar zijn de effecten van stikstofdepositie en hoe lang is de hersteltijd?

# Stikstofdepositie in Nederland

De depositie van stikstof bedroeg in 2020, gemiddeld over Nederland, 1490 mol stikstof per ha (mol N/ha). De stikstofdepositie is met circa 45 procent afgenomen sinds 1990. Vanaf 2010 is de daling gestagneerd omdat met name de ammoniakdepositie licht is toegenomen. De daling in de depositie van stikstofoxiden is wel verder doorgezet. De totale stikstofdepositie vanaf 2010 is daarmee vrijwel constant gebleven. *Compendium voor de leefomgeving*, <https://www.clo.nl/indicatoren/nl0189-stikstofdepositie>

## Stikstofdepositie

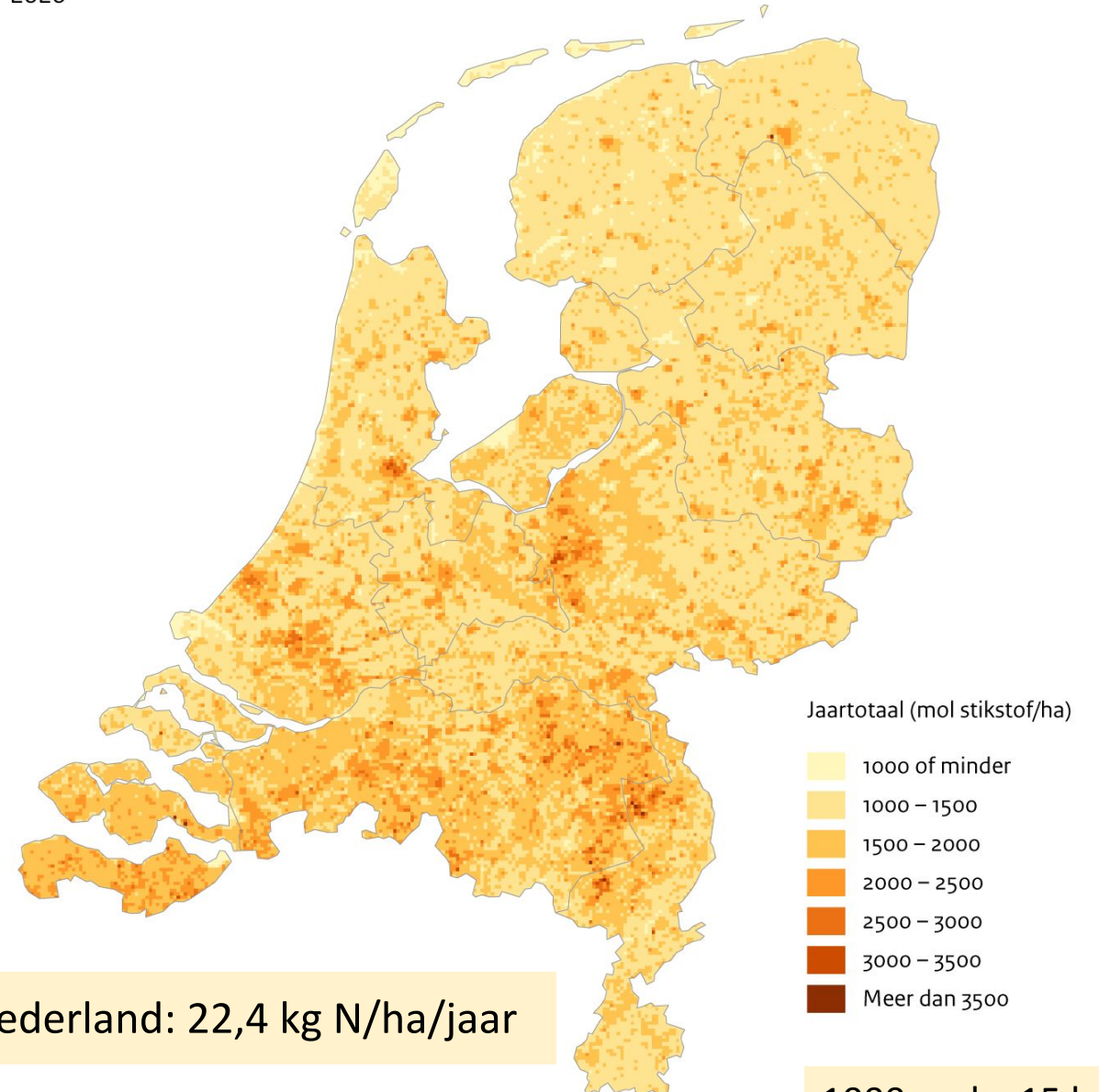


Bron: RIVM 2021

RIVM/jun22  
[www.clo.nl/nl018919](http://www.clo.nl/nl018919)

## Stikstofdepositie

2020



Gemiddeld over Nederland: 22,4 kg N/ha/jaar

Bron: RIVM, 2022

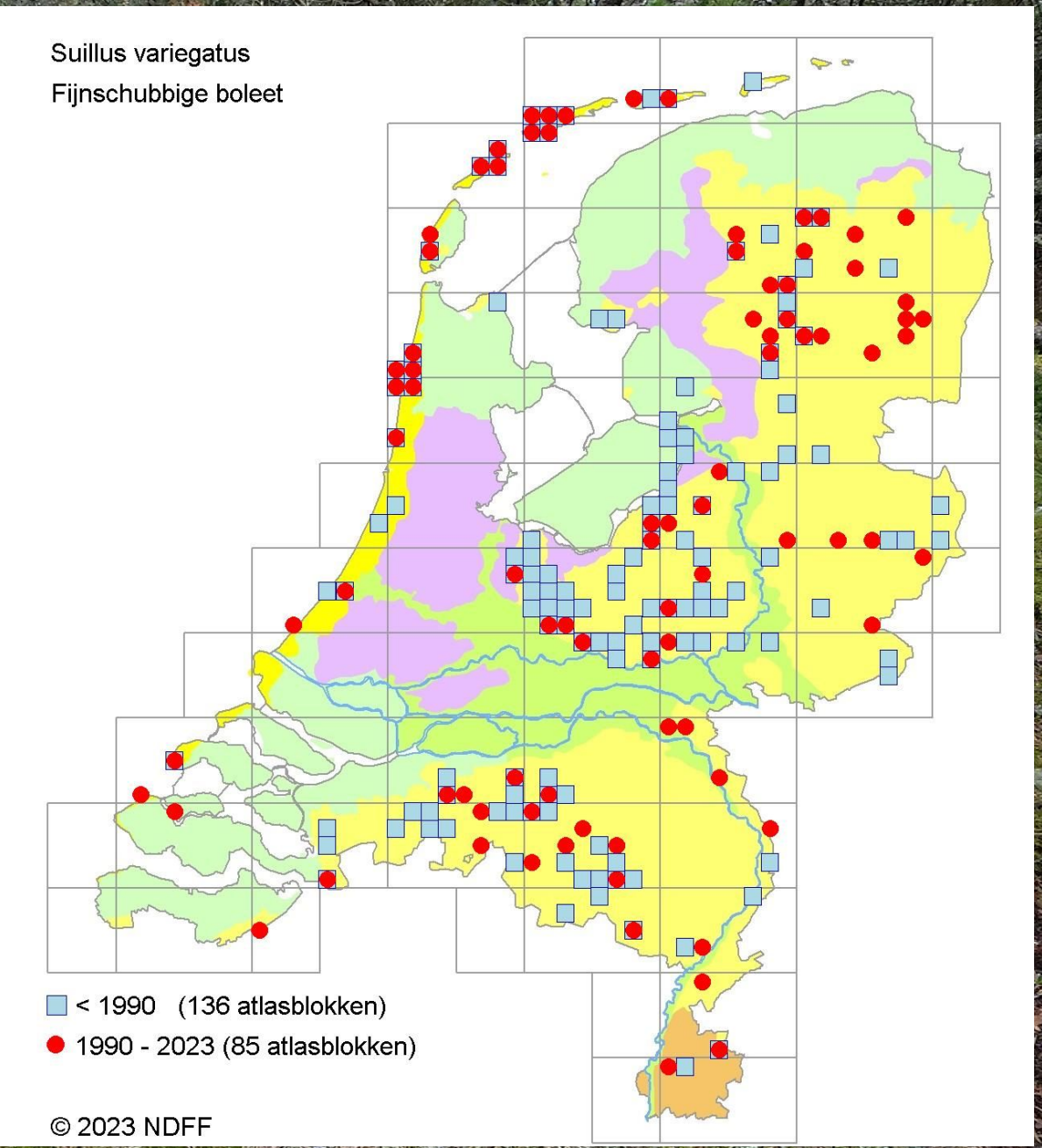
1000 mol = 15 kg

# Korstmossen-dennenbos (*Cladonio-Pinetum*)



Fijnschubbig boleet. Foto: Aldert Gutter

Bron: Wikipedia



# Meelkop

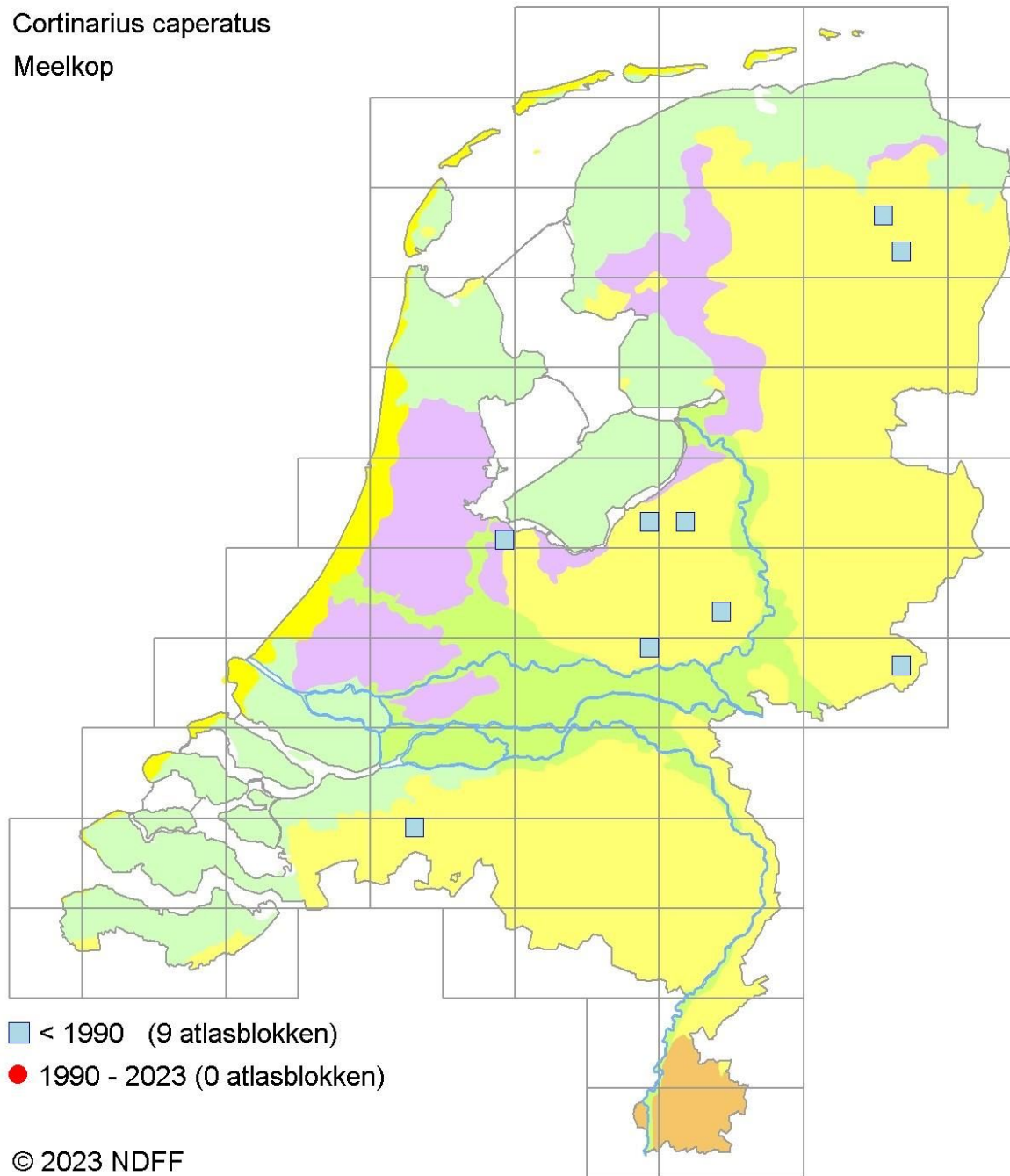
Volgens Cool & Van der Lek (1935) vrij algemeen,  
Laatste waarneming in 1980, nu uitgestorven.



Meelkop. Foto: Nico Dam

*Cortinarius caperatus*

Meelkop



# Vergrast naaldbos (met bochtige smele en pijpenstrootje)

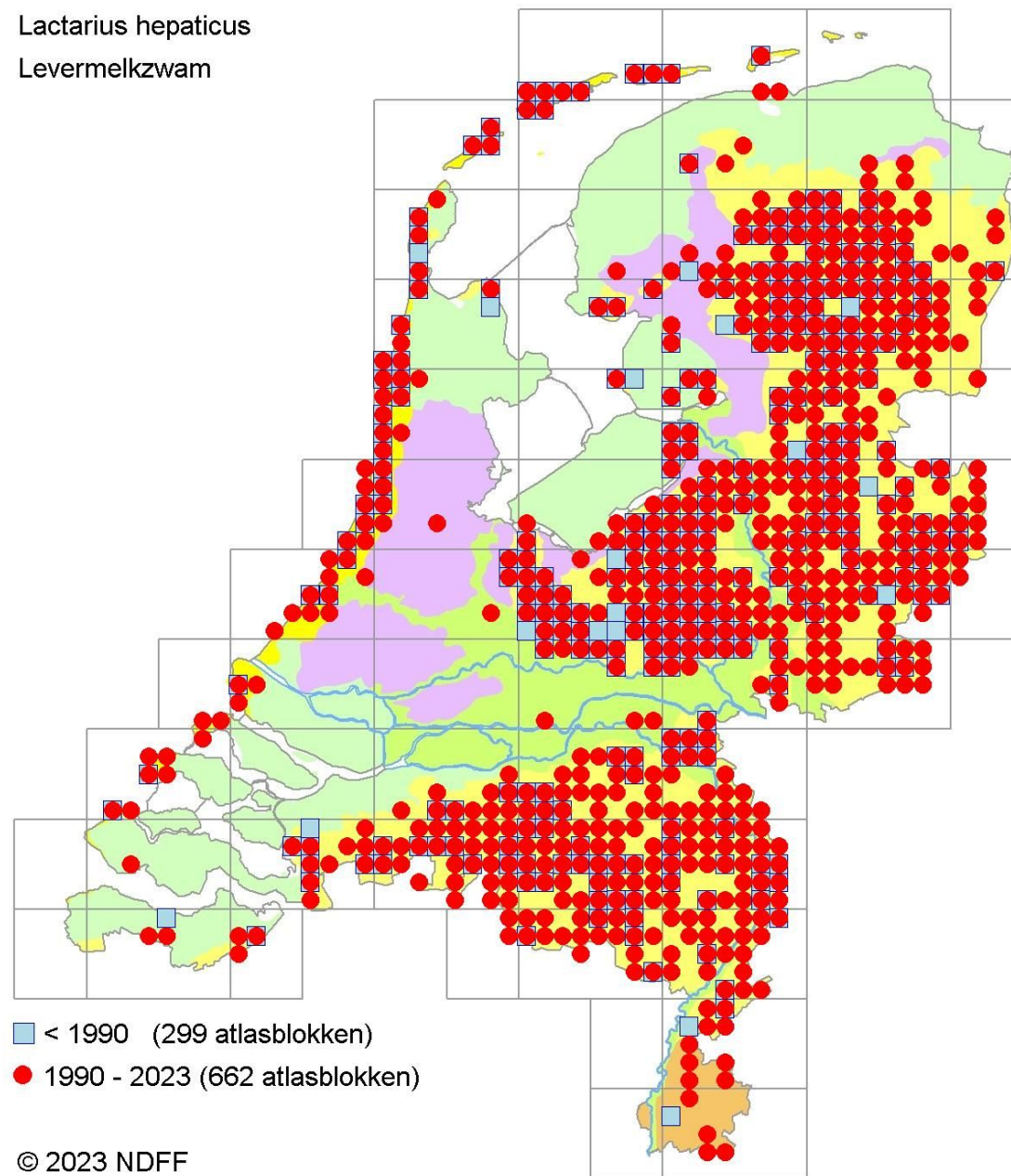


Levermelkzwam. Foto: Henk Huijser

Bron: Ecopedia



Lactarius hepaticus  
Levermelkzwam



# Verbraamd loofbos

Mark Rutte (n.a.v. de uitspraak van de Raad van State in 2019): “Ik fiets graag buiten en de bossen zijn nog net zo groen als vroeger”.

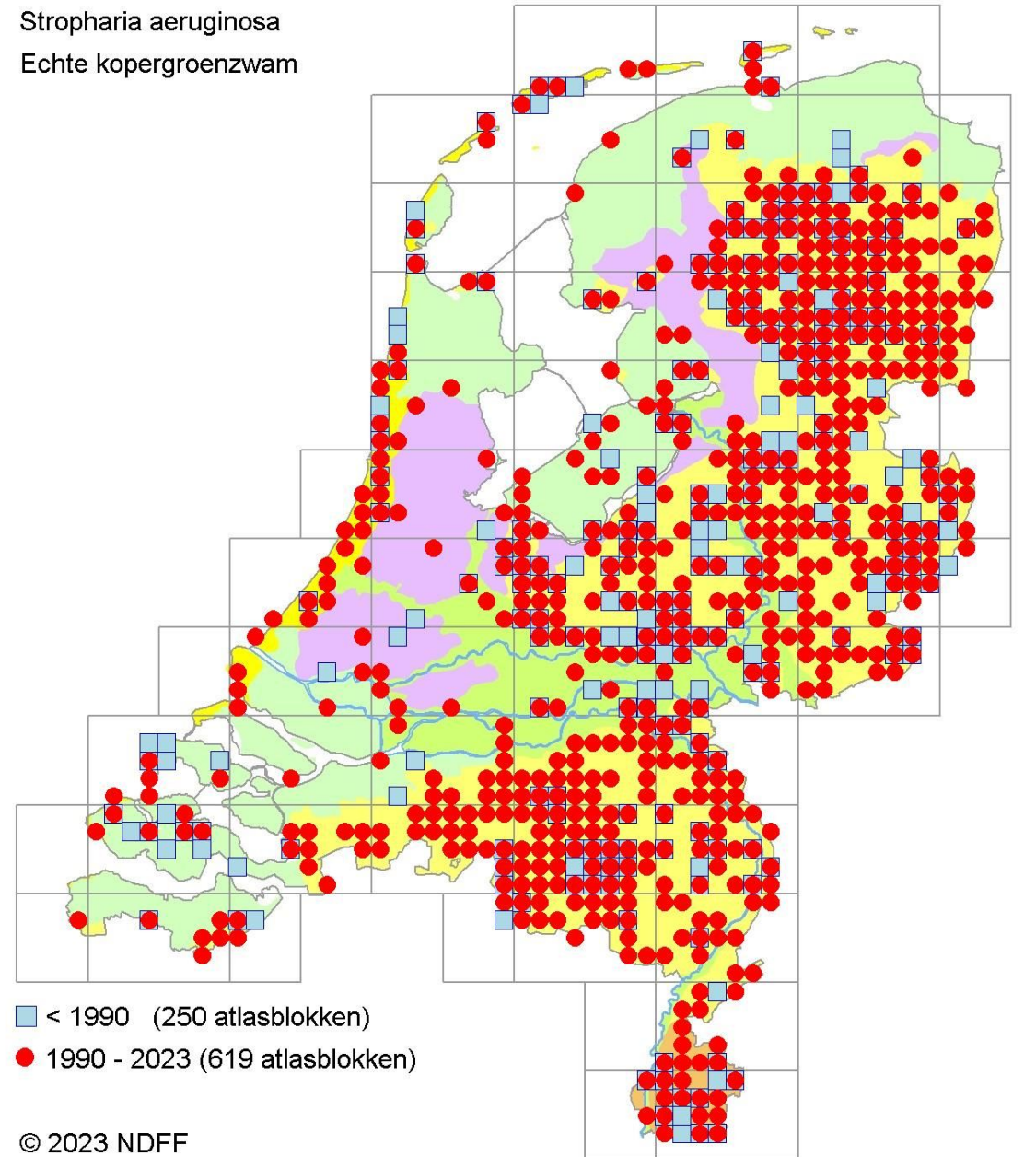


Echte kopergroenzwam. Foto: Tjerk Nawijn

Bron: Zeeuwse Ankers



*Stropharia aeruginosa*  
Echte kopergroenzwam



# Hoe weten we dat stikstof de oorzaak is van deze veranderingen in paddenstoelen?

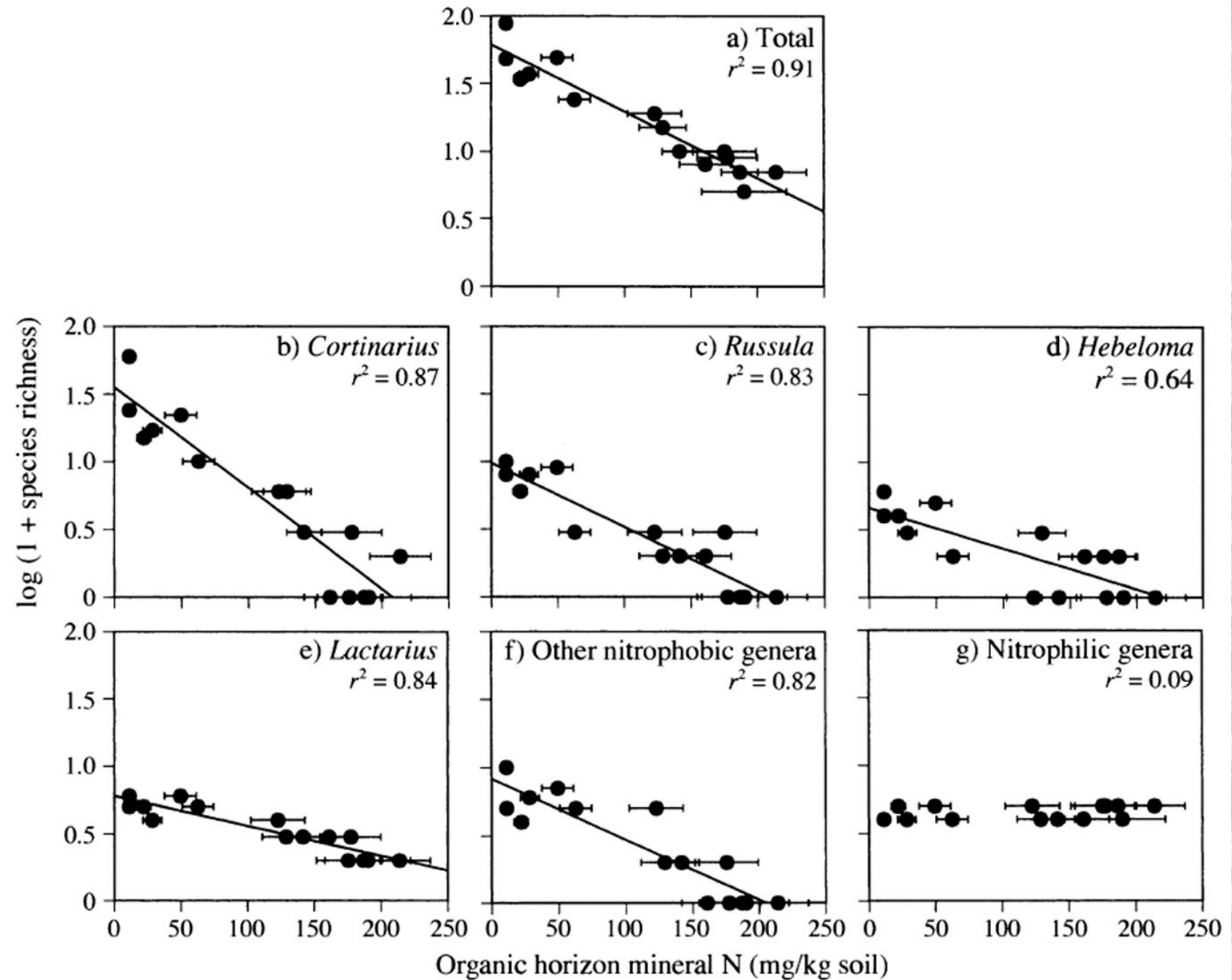
- Veldwaarnemingen langs een stikstofgradiënt – correlaties met N depositie of met bodem-eigenschappen die als gevolg van N-depositie veranderd zijn
- Bosbemestingsproeven (maar waarbij vaak in kortere tijd grotere hoeveelheden worden toegediend)
  - Identificatie van mycorrhizaschimmels aan worteltopjes
  - chemische analyse van strooiselsamenstelling
- Proeven in het lab (die meestal gedaan worden met zaailingen)
  - tellingen van aantallen mycorrhizae in bodemmonsters
  - chemische analyse en weging bodemmonsters naar schimmelspecifieke stofwisselingsproducten



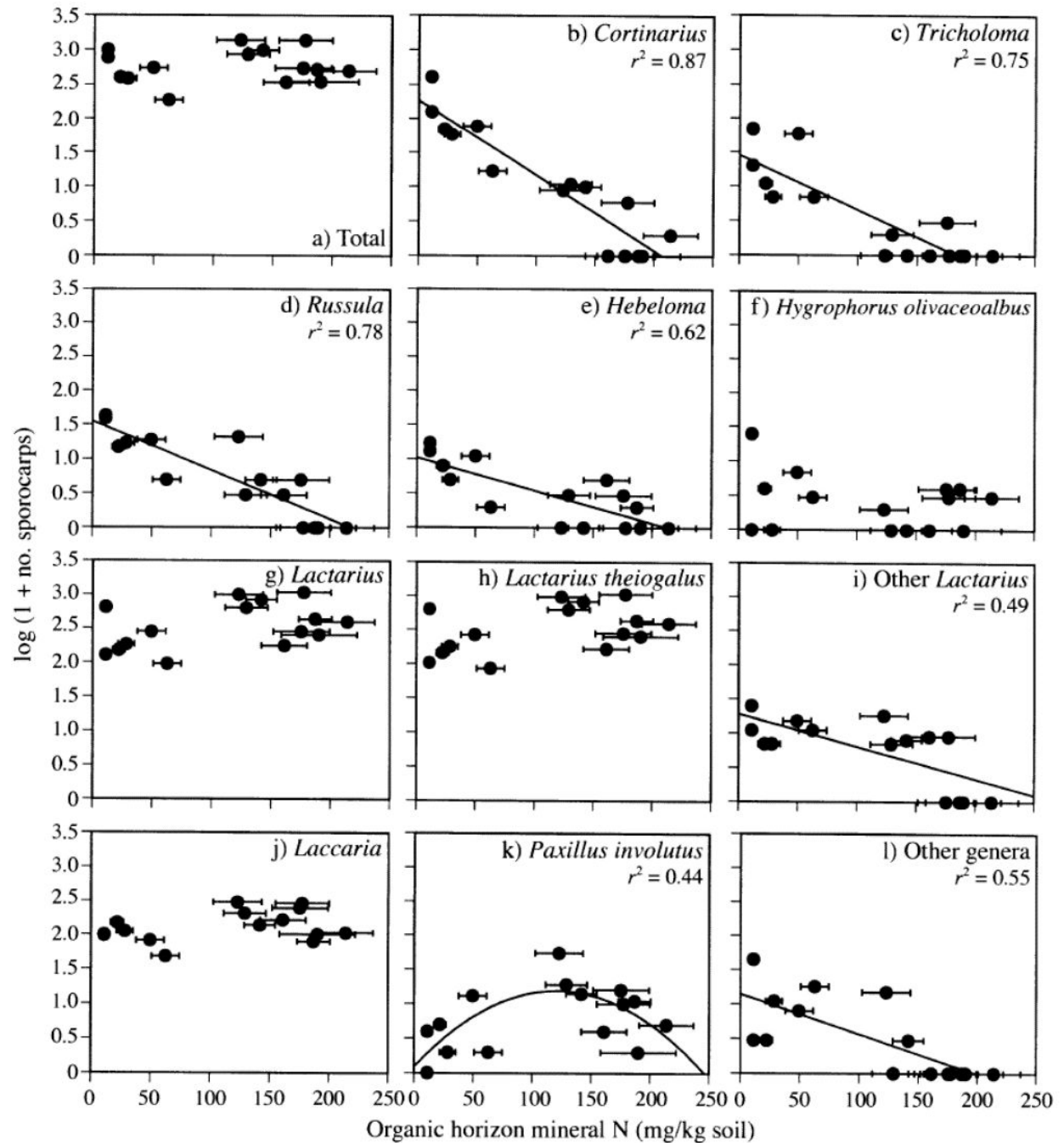


ectomycorrhiza, foto: Aldert Gutter (2011)

# Soortenrijkdom langs een ammoniakgradiënt in Alaska



# Aantallen vruchtlichamen langs dezelfde ammoniakgradiënt in Alaska



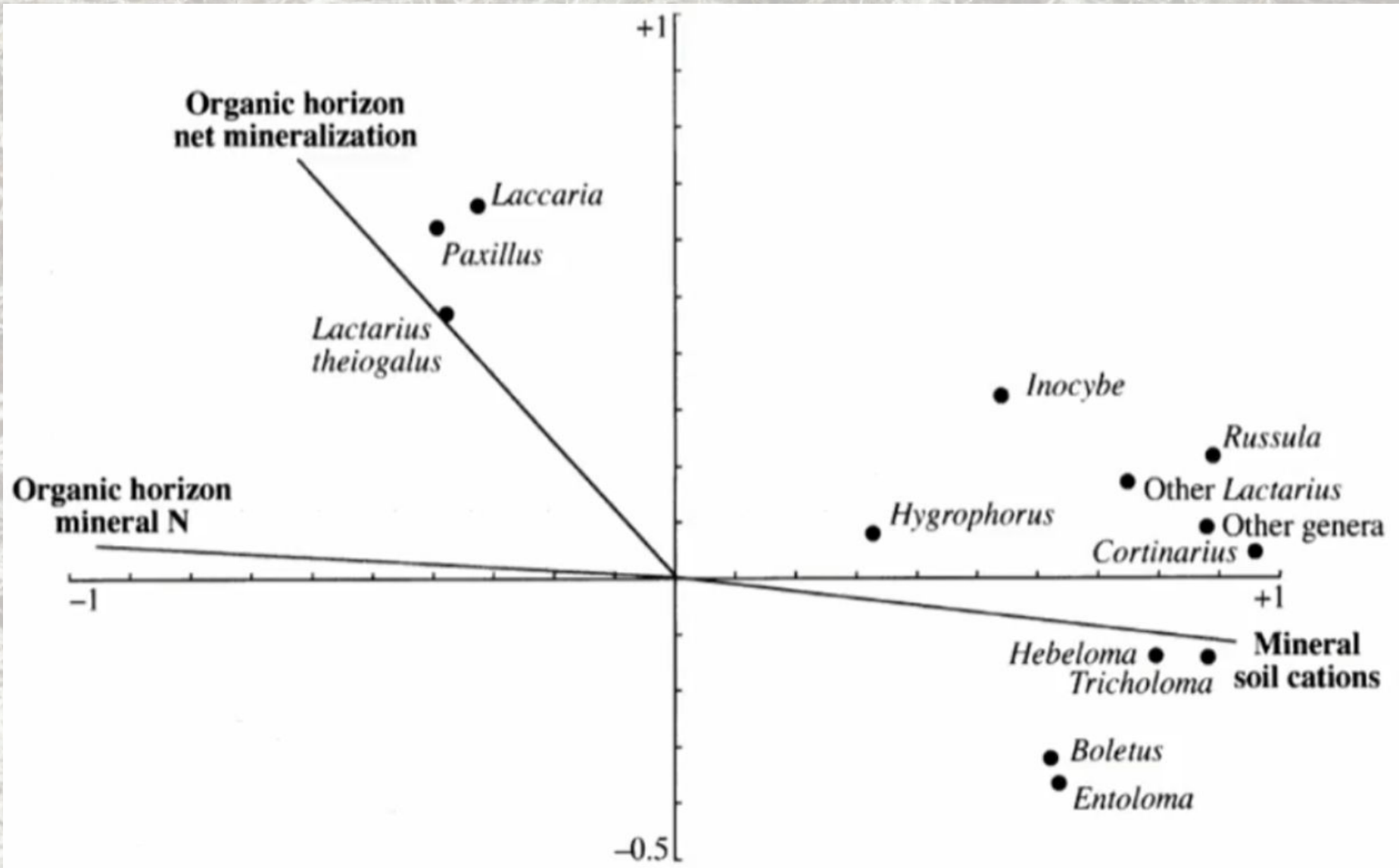
Bron: Lilleskov et al., Ecol. Apl. 2001

Welke paddenstoelen zijn stikstofmijdend of stikstofminnend?



Schubbige fopzwam. Foto: Hannie Wijers

Bron: Lilleskov et al., Ecol. Apl. 2001



*Laccaria* spp. = Fopzwam; *Paxillus* spp. = Krulzoom; *Lactarius theiogalus* = Rimpelende melkzwam

*Inocybe* spp. = Vezelkop; *Cortinarius* spp. = Gordijnzwam; *Lactarius* spp. = Melkzwam; *Hebeloma* spp.

= Vaalhoed; *Tricholoma* spp. = Ridderzwam; *Boletus* spp. = Boleet; *Entoloma* spp. = Satijnzwam

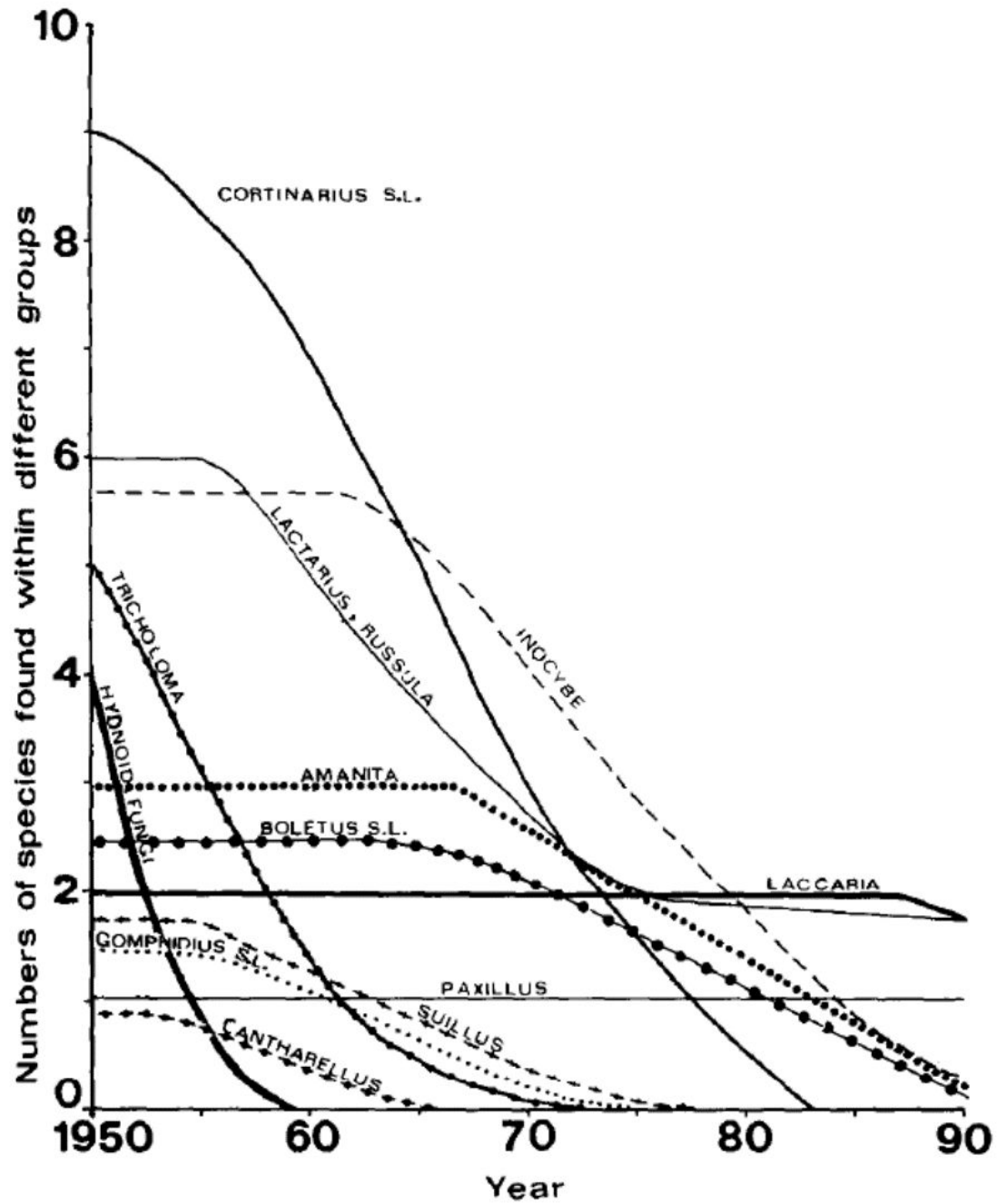


Rossige melkzwam. Foto: Aldert Gutter

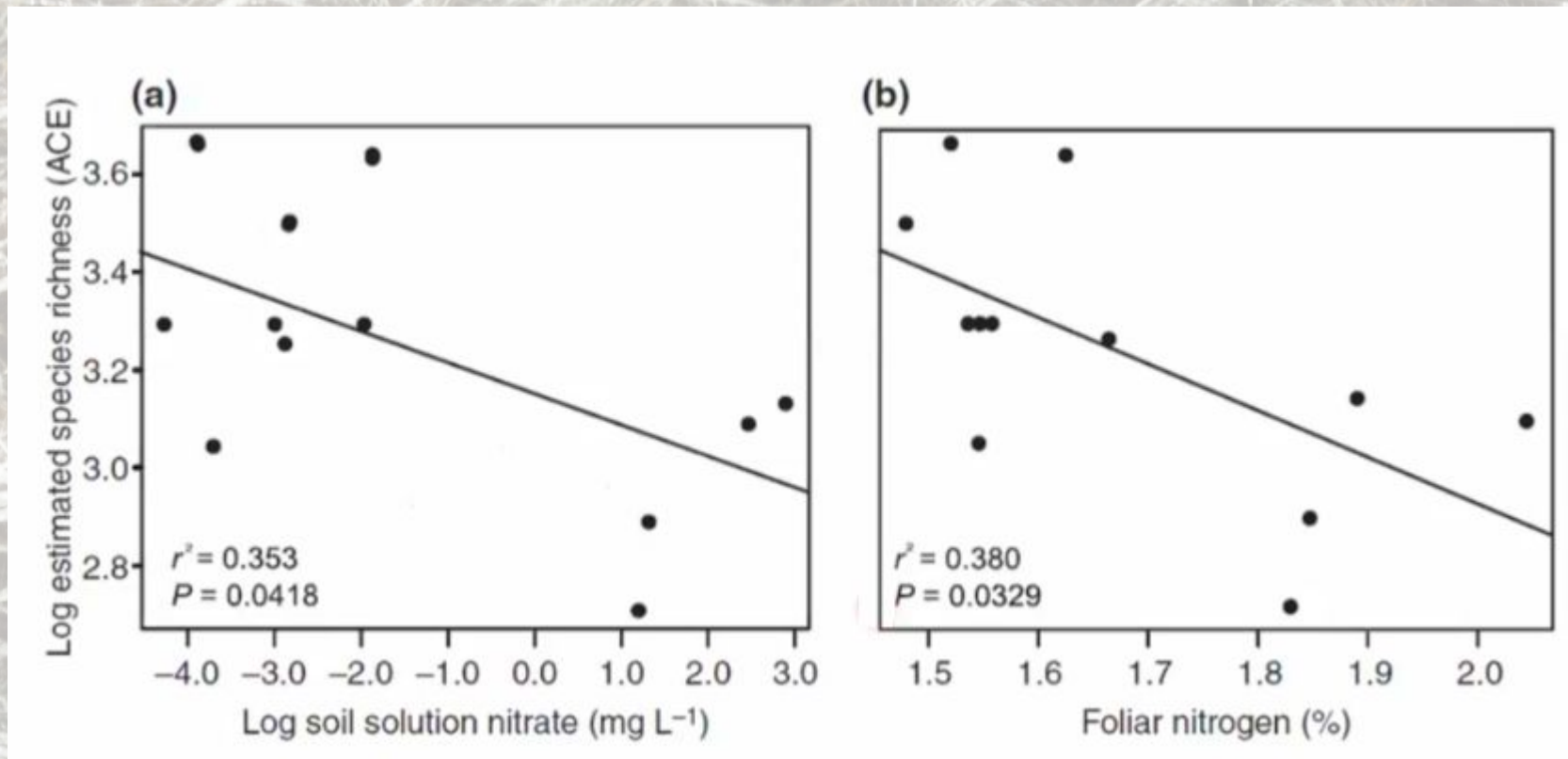


Armbandgordijnzwam. Foto: Nico Dam

Bron: Arnolds, AEE 1991

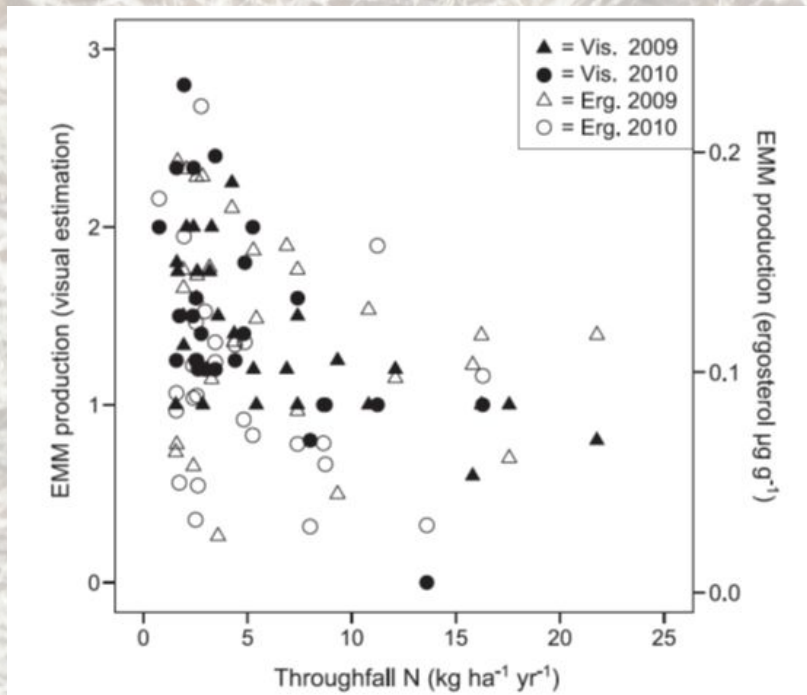


Soortenrijkdom van ectomycorrhizaschimmels (op basis van identificatie van worteltopjes) in **dennenbossen** in West-Europa

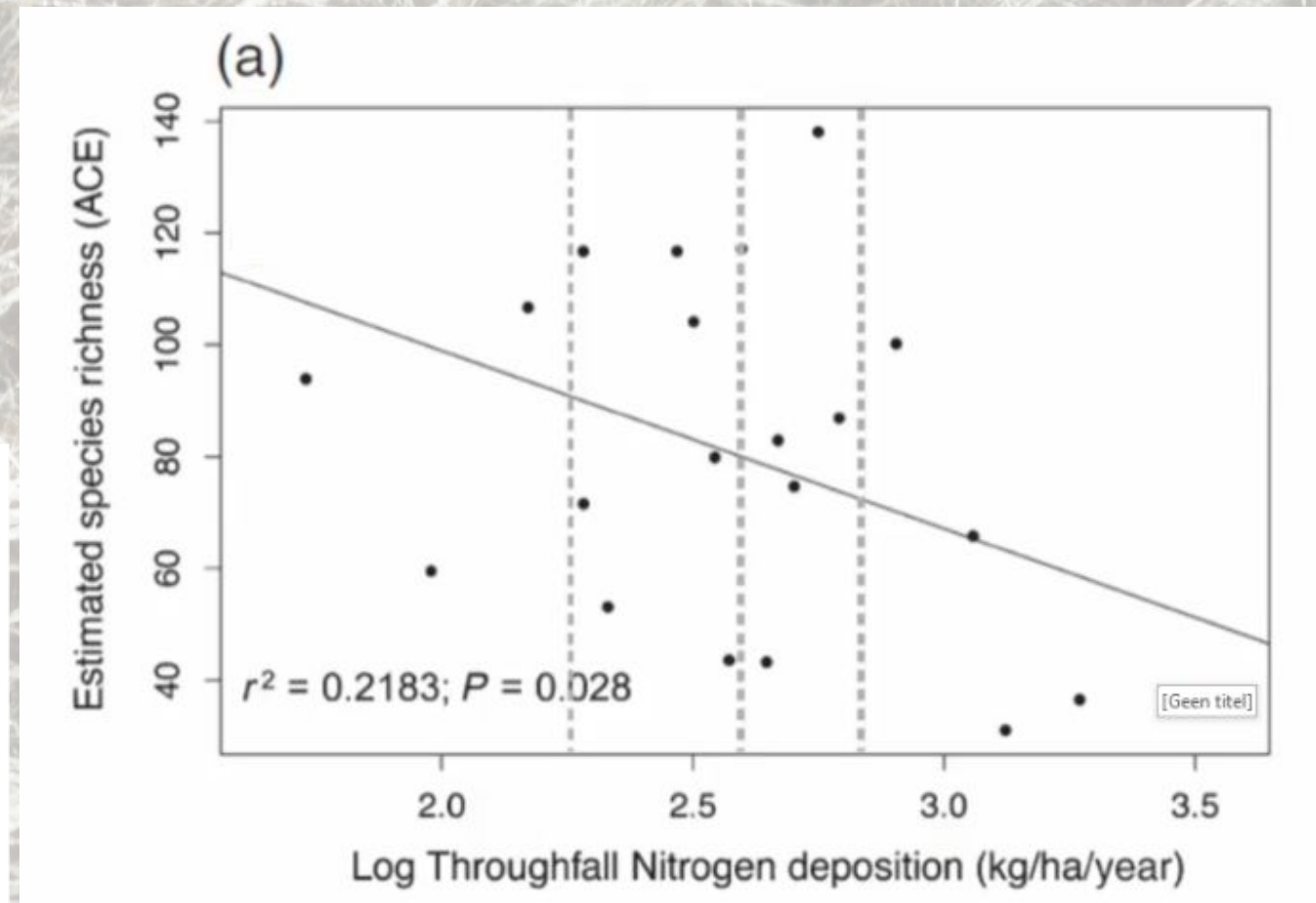


Bron: Cox et al., Ecol. Lett. 2010

# Soortenrijkdom van ectomycorrhizaschimmels (op basis van identificatie van worteltopjes) in eikenbossen in Europa



Hoe meer stikstof, hoe minder mycelium...

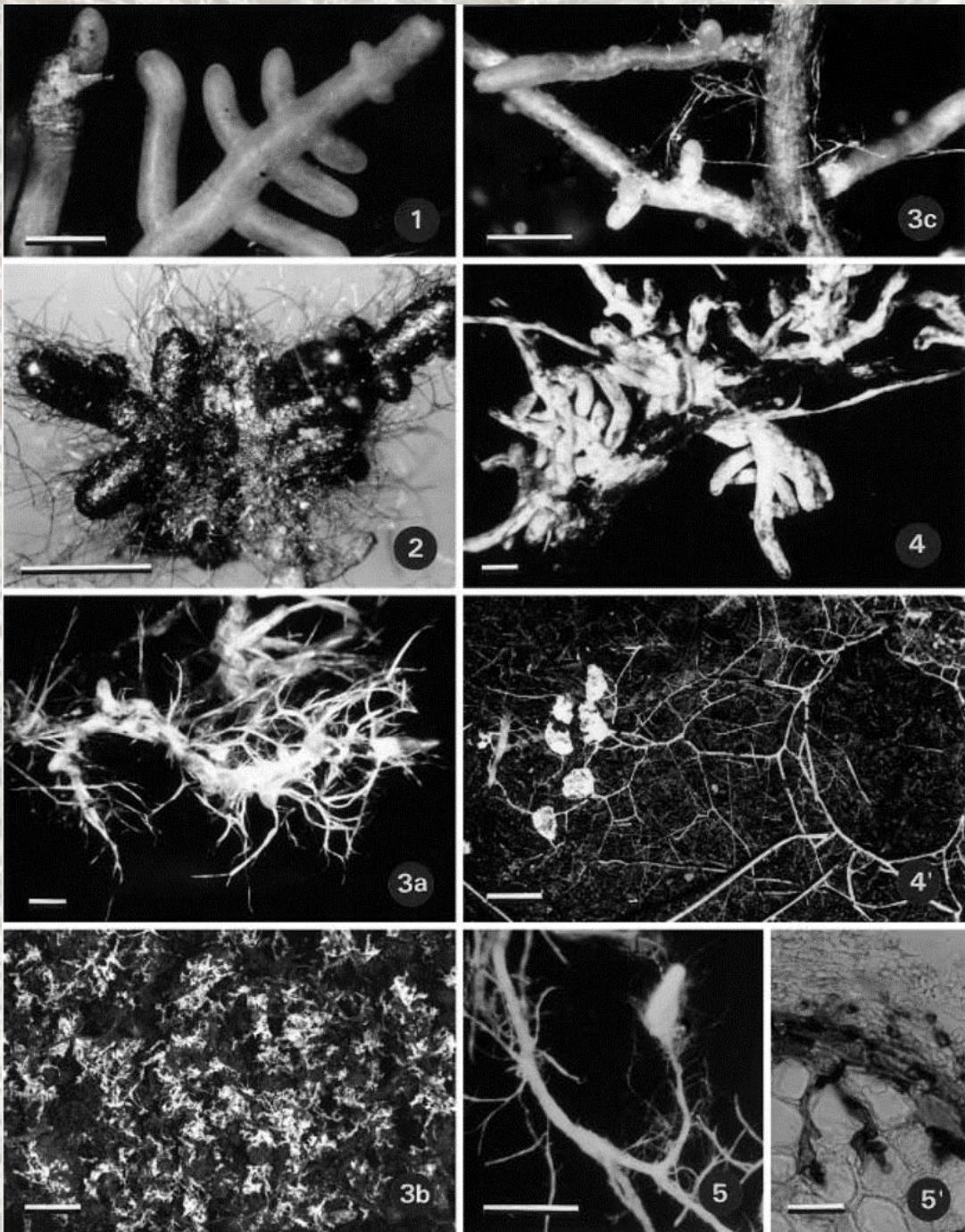


Bron: Suz et al., Mol. Ecol. 2014

Aanwezigheid van mycorrhizae:

Vis. = o.b.v. visuele schattingen

Erg. = o.b.v. ergosterol (als maat voor schimmelbiomassa)



## *Grote variatie in structuur van ectomycorrhizae:*

- Gladde ectomycorrhiza (melkzwammen, russula's)
- Harige mycorrhiza, soms met strengen (ridderzwammen, stekelzwammen)

Deze morfologische verschillen hebben functionele gevolgen!



De structuur van de mantel (de zichtbare worteltop) correleert met fourageerstrategie:



## Werking van stikstof op ectomycorrhiza:

- Indirect via de boom; bij meer stikstof investeert een boom meer in bovengrondse delen en minder in wortels; daardoor wordt minder koolstof aan mycorrhizapaddenstoelen aangeboden
- Direct via de bodem; mycorrhizapaddenstoelen zijn gevoelig voor stikstof en hun relatieve gevoeligheid hangt af van hun fysiologie
- Directe en indirecte mechanismen zijn beide van belang, al lijkt het effect via de bodem groter (en dus doorwerking van effecten als de stikstofdepositie minder wordt)

## Veranderingen in strooiselkwaliteit na N-bemesting (samenvatting van 16 experimenten):

Bron: Van Diepen et al., Ecosphere 2015

Stikstof	+27%
Fosfor	-7%
Calcium	-20%
Magnesium	-11%
Mangaan	-24%
N:P verhouding	+37%

Bij loofbomen neemt de N:P verhouding toe, doordat de fosforconcentratie sterk afneemt (-18%); bij naaldbomen neemt die verhouding toe doordat de stikstofconcentratie toeneemt (+42%). Dit leidt tot een onevenwichtige voedingstoestand van de boom (en voedsel voor dieren?)

Dit heeft mogelijk gevolgen voor herstelvermogen...

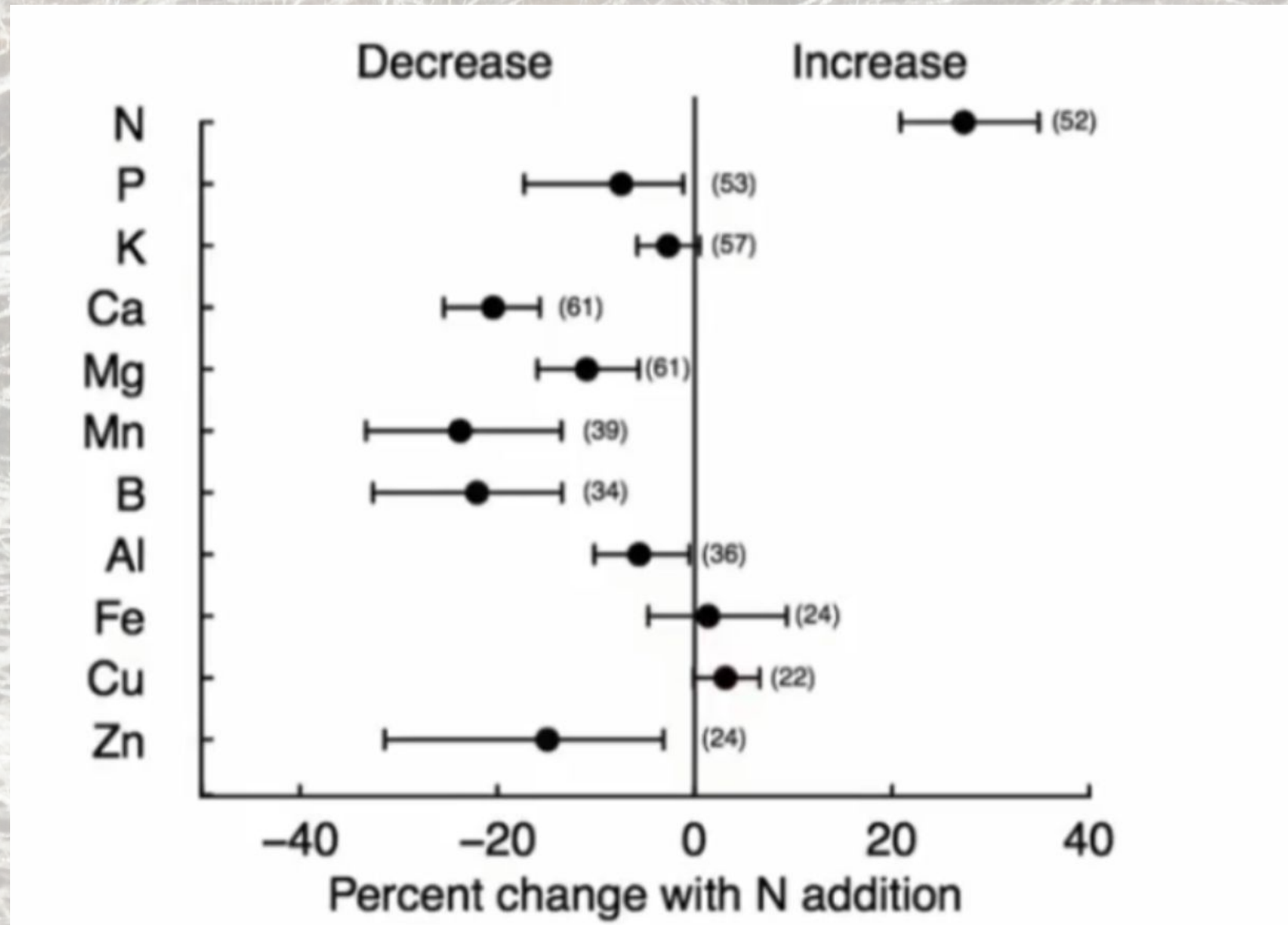
## Veranderingen in strooiselkwaliteit na N-bemesting (samenvatting van 16 experimenten):

Bronnen: Van Diepen et al., Ecosphere 2015;

Jian et al., SBB 2016

Door N-depositie krijgt strooisel een hogere stikstofconcentratie, maar een lagere concentratie van fosfaat, calcium, magnesium, mangaan, etc.

**Mangaangebrek leidt tot een verminderde aanmaak van enzymen die complexe verbindingen kunnen afbreken.**



## Stikstof en strooiselafbraak:

- Bij hoger aanbod van stikstof neemt activiteit van enzymen betrokken bij en ook de afbraak van eenvoudige koolstofverbindingen toe, en die van enzymen betrokken bij de afbraak van complexe verbindingen (lignine) af.
- Gevolg is een sneller dalende 'kwaliteit' van het organisch materiaal dat dan uiteindelijk voor een kleiner deel wordt afgebroken, waardoor strooiselophoping plaatsvindt
- Strooiselophoping heeft weer een sterk negatief effect op ectomycorrhiza

## Voorbeelden van ecologische impact:

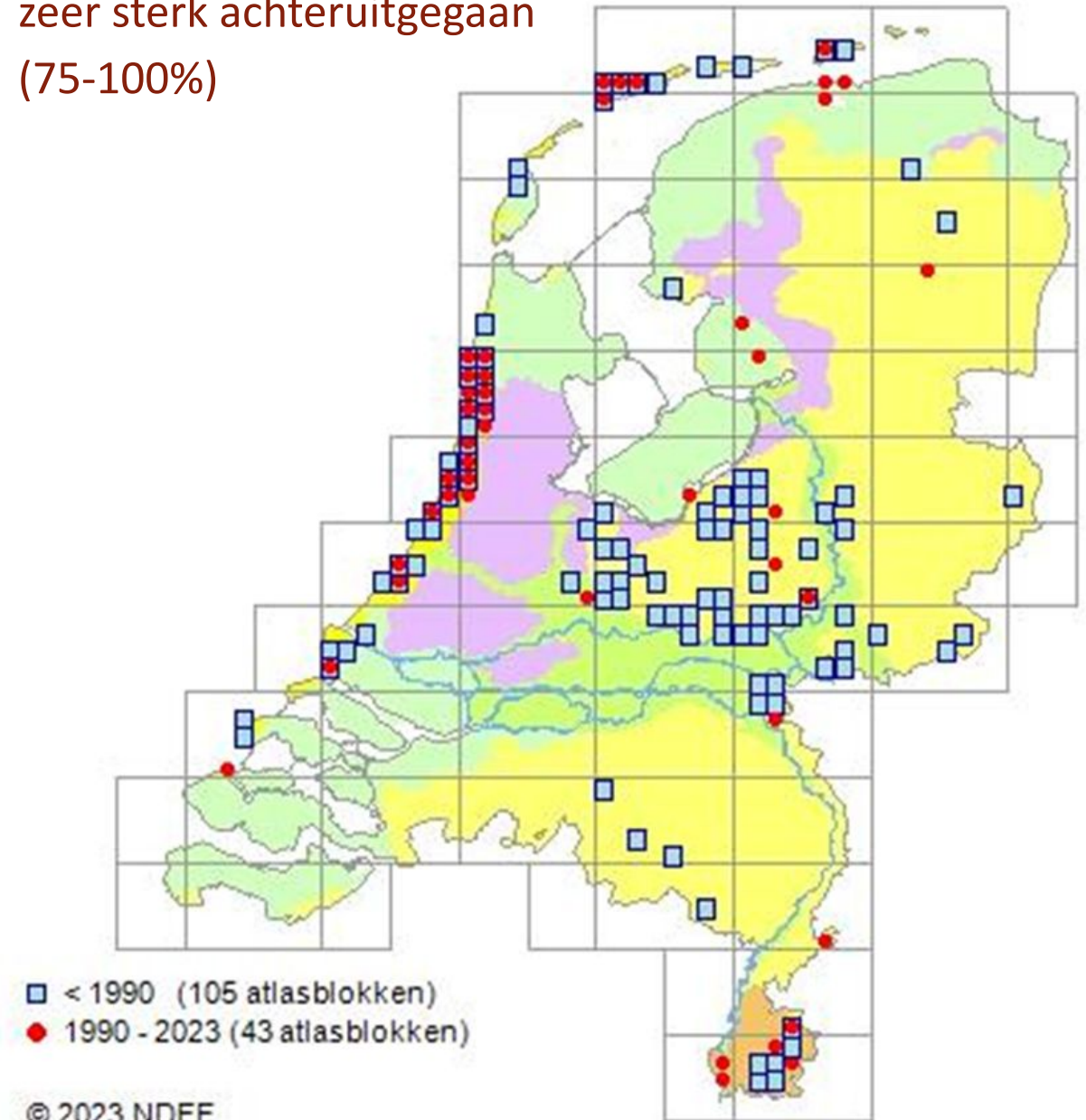


Stofzaad. Foto: Jaap Wisman

**Stofzaad** is een **mycoheterotrofe** plant, d.w.z. dat het gevoed wordt door (dus in feite parasiteert op) ectomycorrhizaschimmels, in dit geval soorten van het geslacht *Tricholoma* (Ridderzwam).

## Stofzaad

zeer sterk achteruitgegaan  
(75-100%)

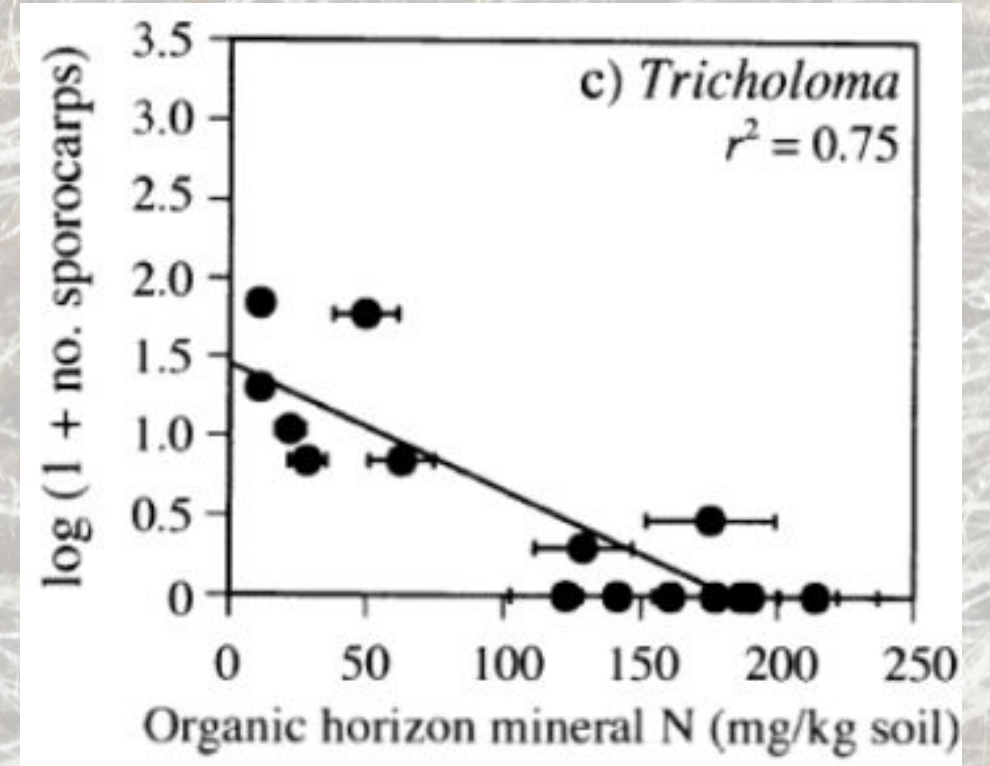


## Voorbeelden van ecologische impact:



Halsdoekridderzwam. Foto: Nico Dam (aantal vindplaatsen gehalveerd sinds 1990)

Bron: Lilleskov et al., EA 2001



## Achteruitgang van ridderzwammen in Nederland:

- Gewogen over alle soorten -62%
- 25 van de 30 soorten (83%) staan op de Rode Lijst

## Voorbeelden van ecologische impact:

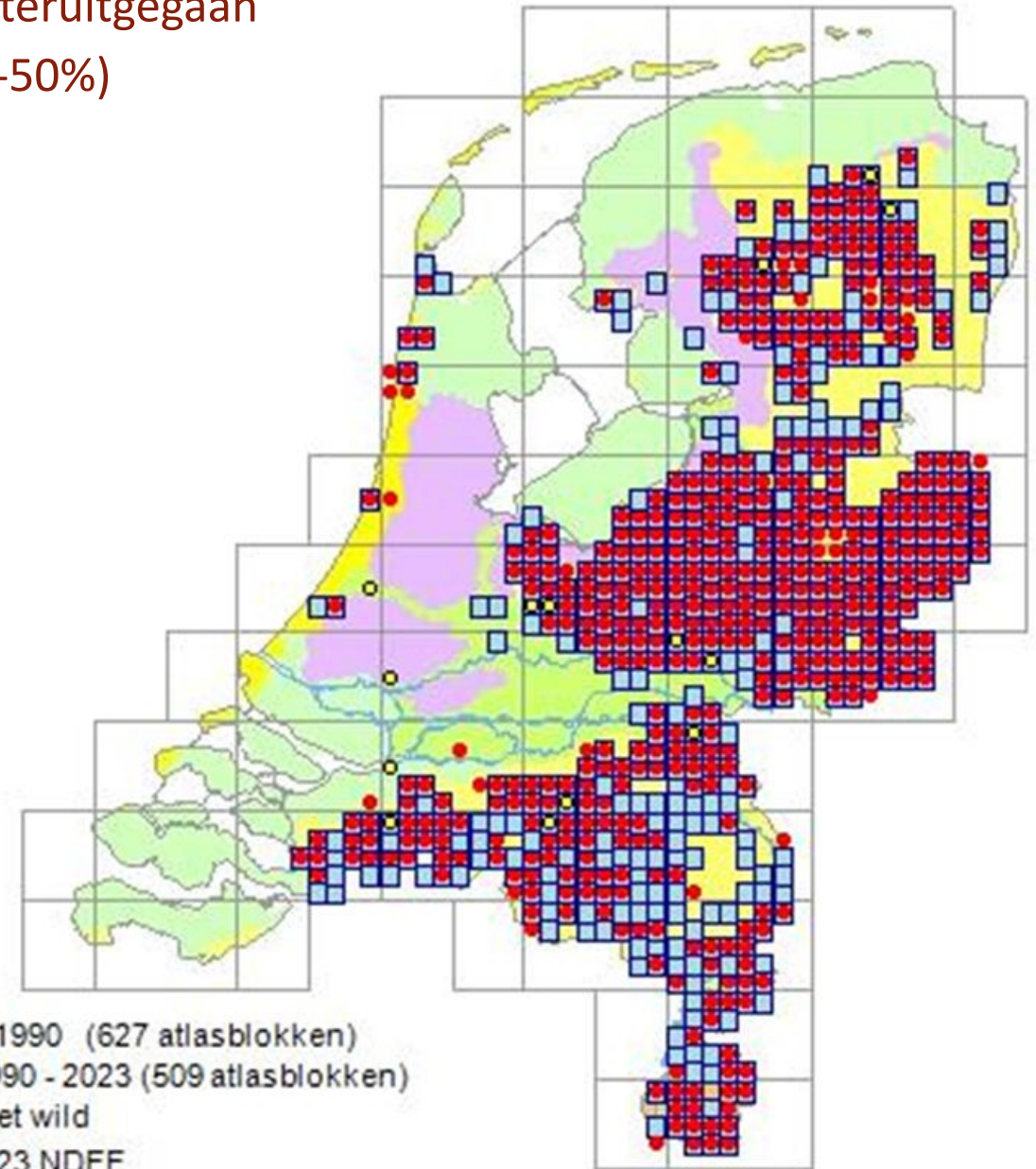


Henghel. Foto: Bert Verbruggen

**Henghel** is een **halfparasiet**. Zij onttrekt water en voedingsstoffen aan bomen die ectomycorrhizae vormen (o.a eik en berk) en ook bosbes.

## Henghel

achteruitgegaan  
(25-50%)





## Voorbeelden van ecologische impact:

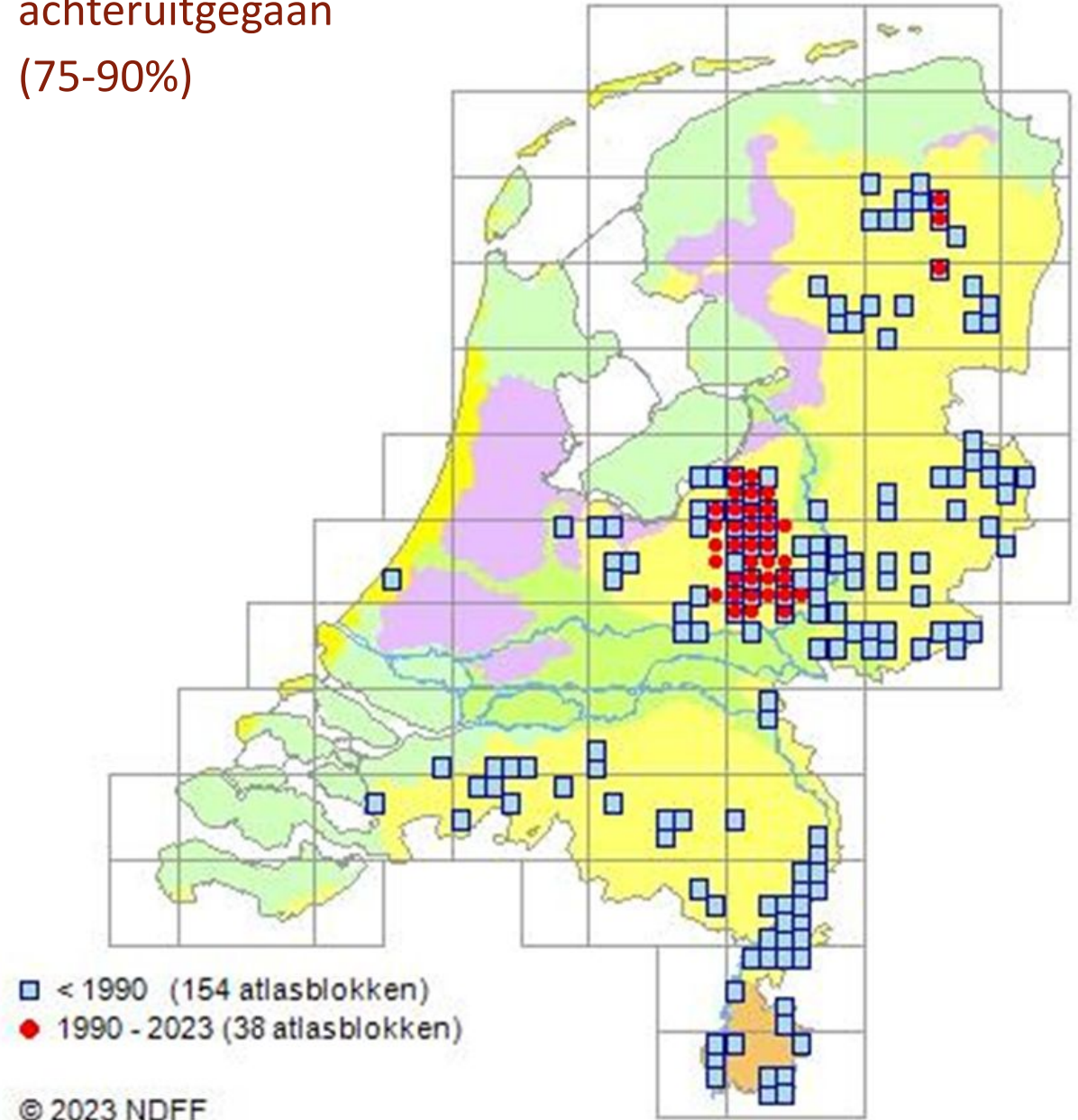


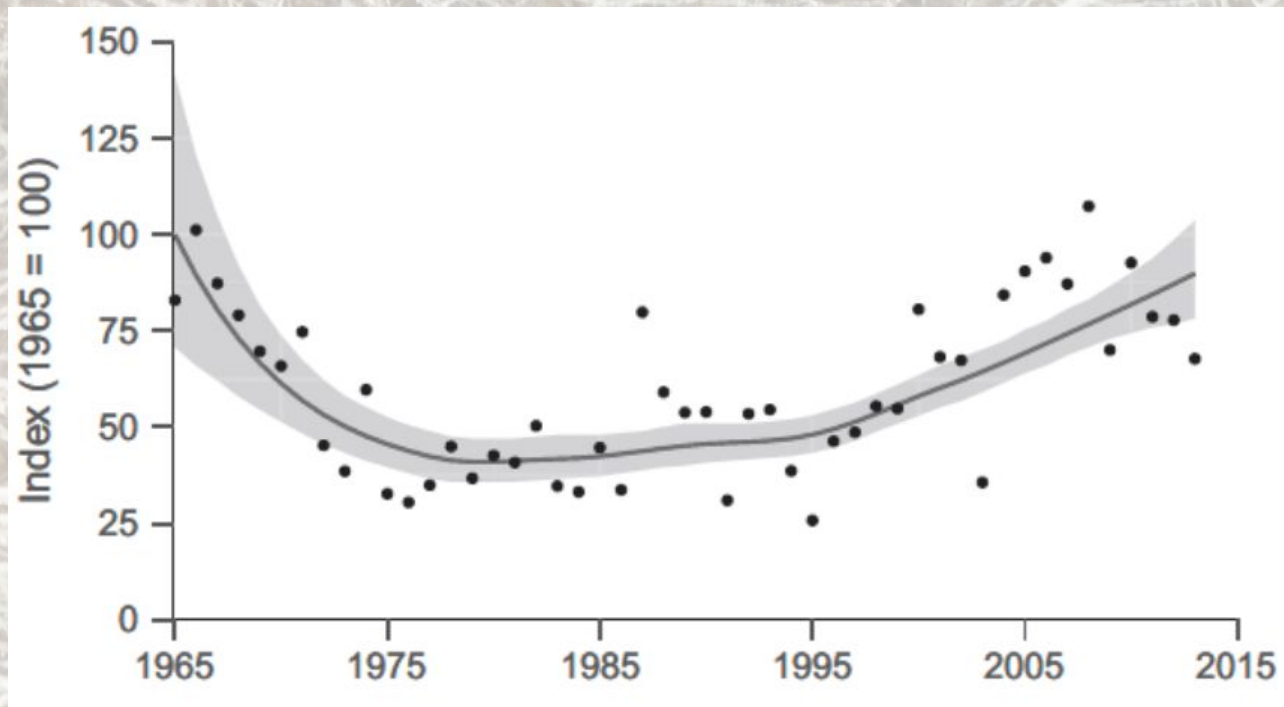
Bosparelmoervlinder. Foto: Vroege Vogels

**Bosparelmoervlinder is afhankelijk van hengel** als waardplant. Leiden verschuivingen in de N:P-verhouding in bomen tot verschuivingen in N:P-verhouding in hengel en daardoor in de geschiktheid als waardplant?

## Bosparelmoervlinder

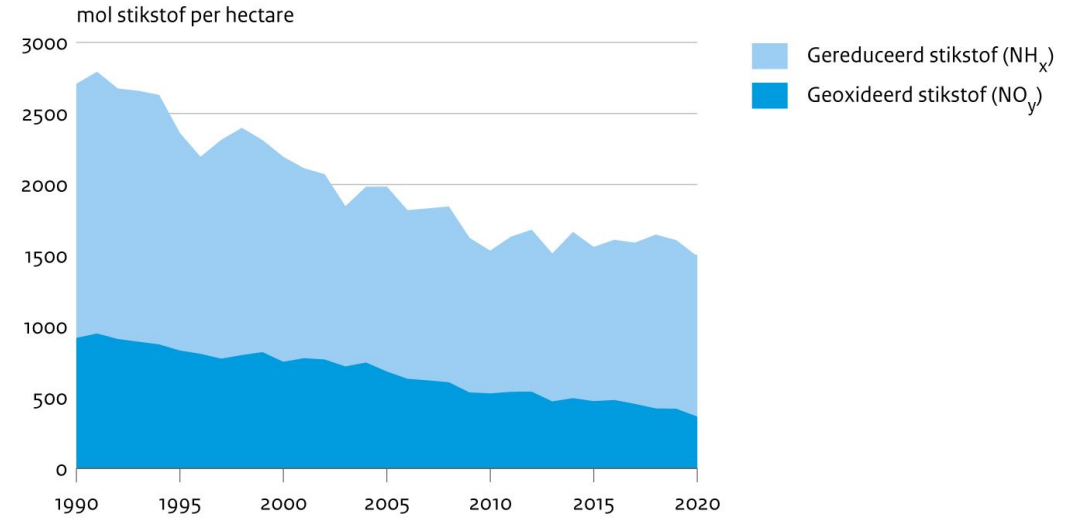
achteruitgegaan  
(75-90%)





Bron: Van Strien et al., J. appl. Ecol. 2018

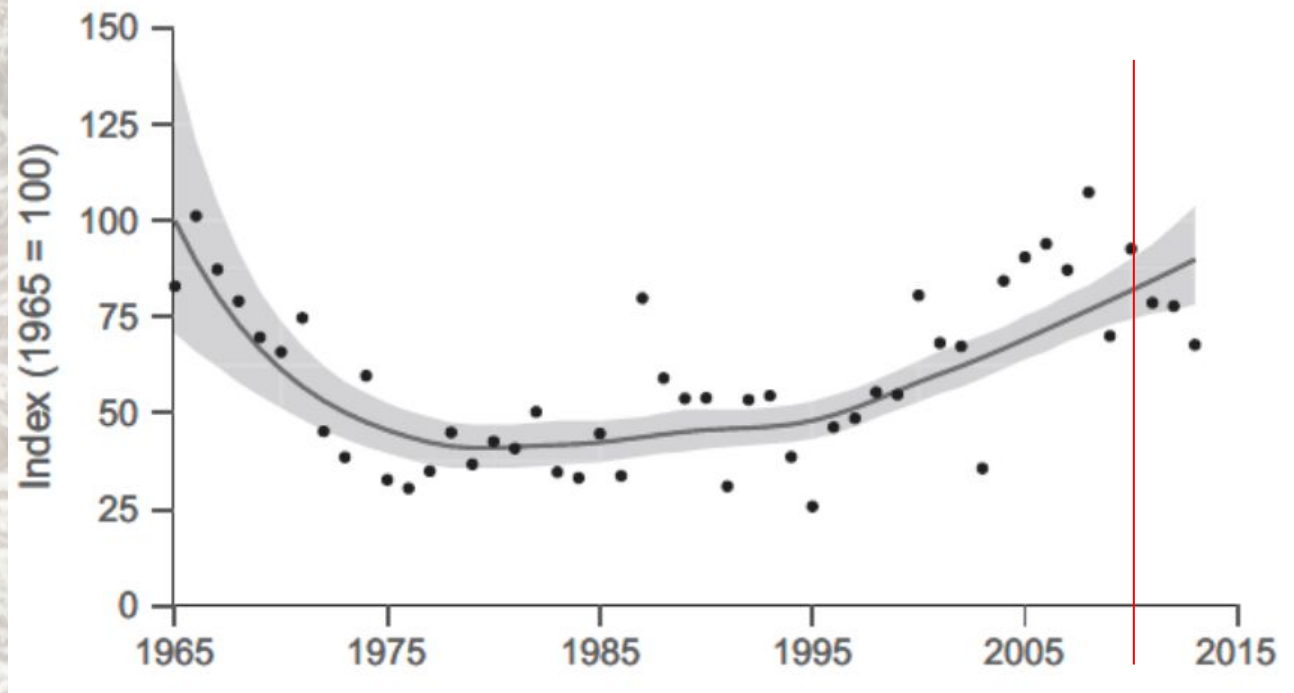
### Stikstofdepositie



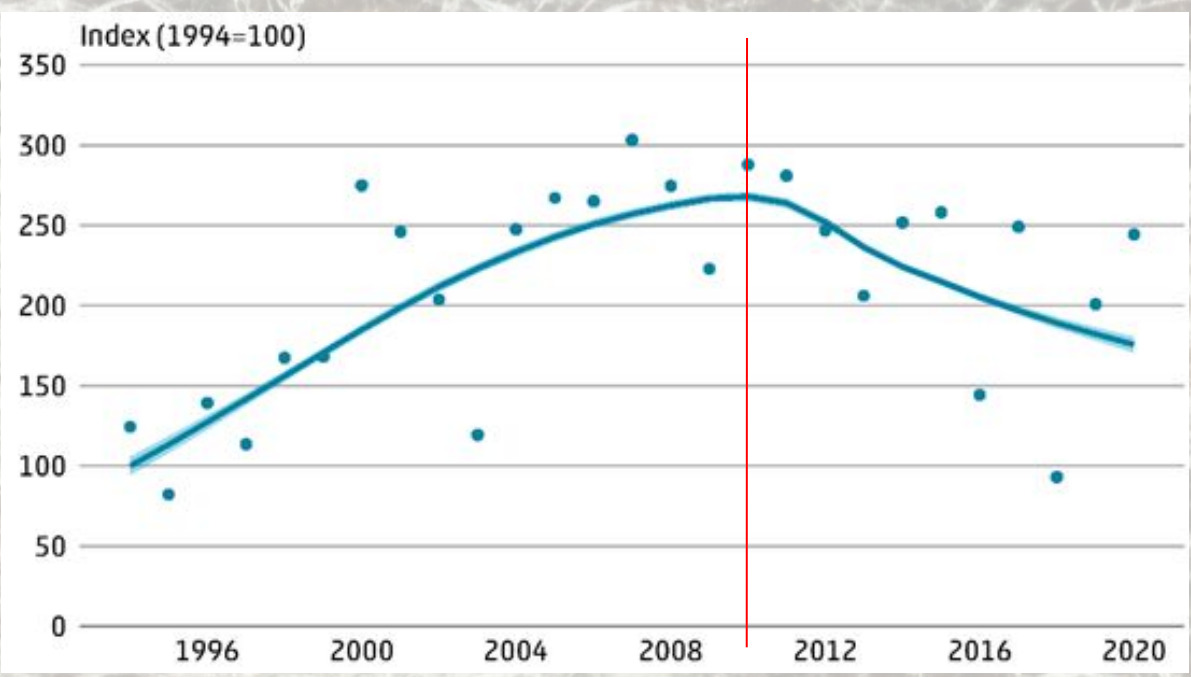
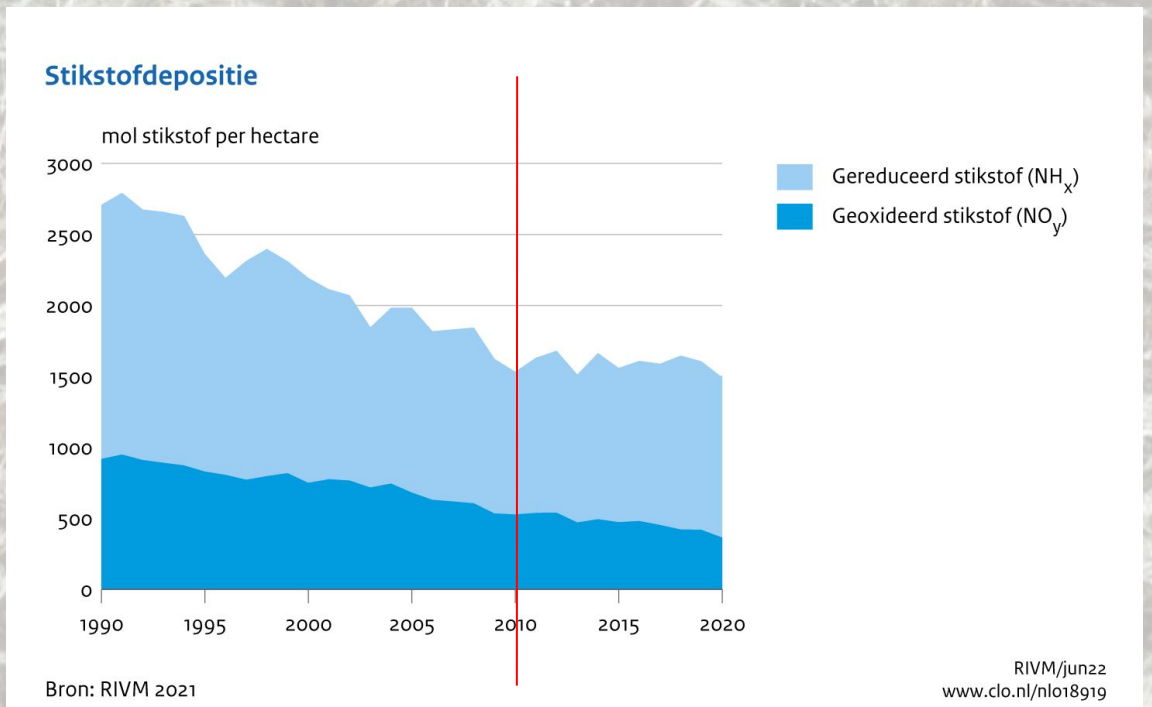
Bron: RIVM 2021

RIVM/jun22  
www.clo.nl/nl018919

## Herstel van ectomycorrhizapaddenstoelen?



Bron: Van Strien et al., J. appl. Ecol. 2018

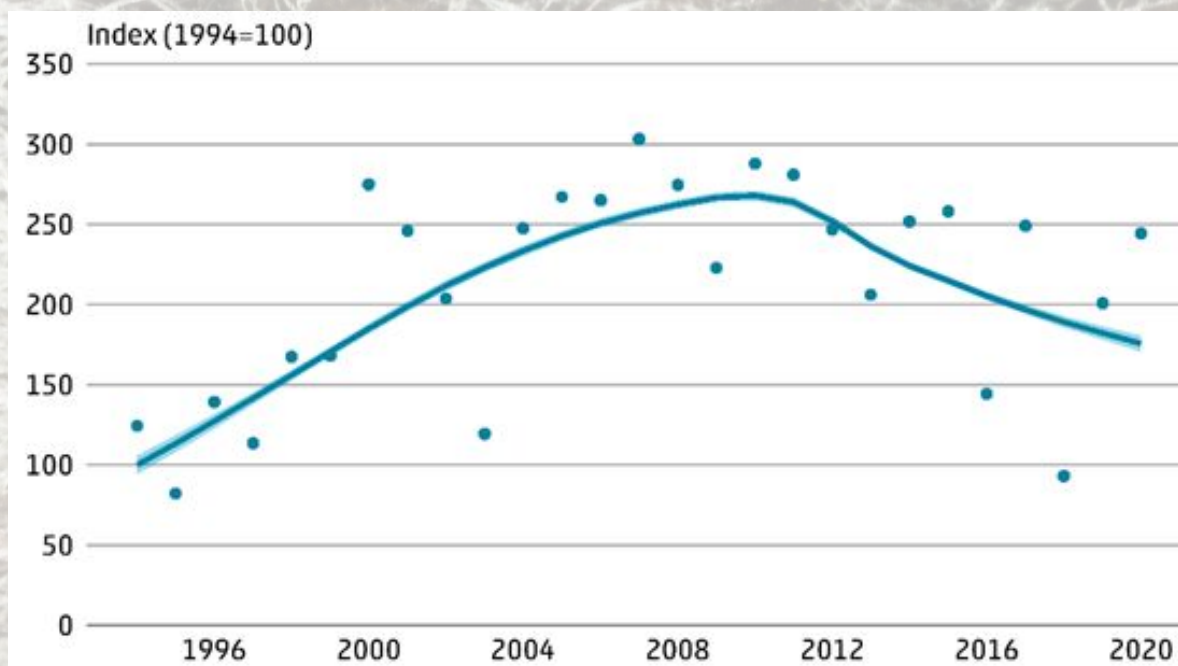


Het belang van langjarige meetreeksen...

Bron: NDFF, NEM (NMV, CBS), 2021

## Herstel stagneert: is dat een effect van klimaatverandering?

- Er bestaat wellicht een neiging om beide effecten (N-depositie, klimaatverandering) als onafhankelijk te beschouwen, maar...
- Bij N-depositie verminderen de wortelstelsels en de hoeveelheid mycorrhiza en daardoor het vermogen gebruik te maken van het beschikbare water en...
- Bij N-depositie hoopt zich strooisel op (dat bovendien meer waterafstotend is), waardoor minder regen de bodem kan binnendringen



Bron: NDFF, NEM (NMV, CBS), 2021



Gepeperde melkzwam. Foto: Nico Dam (afname 65% sinds 1990)



Rimpelende melkzwam. Foto: Nico Dam (toename 100% sinds 1990)

Nemen soorten taken van elkaar over als de een verdwijnt en de ander toeneemt?

Het is zeer onwaarschijnlijk dat soorten die overblijven bij N depositie relatief belangrijker zijn voor droogteresistentie of de opname van fosfaat.

Bron: Suz & Kuyper, Forests 2023

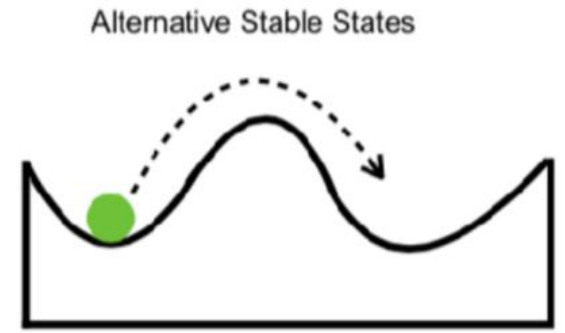
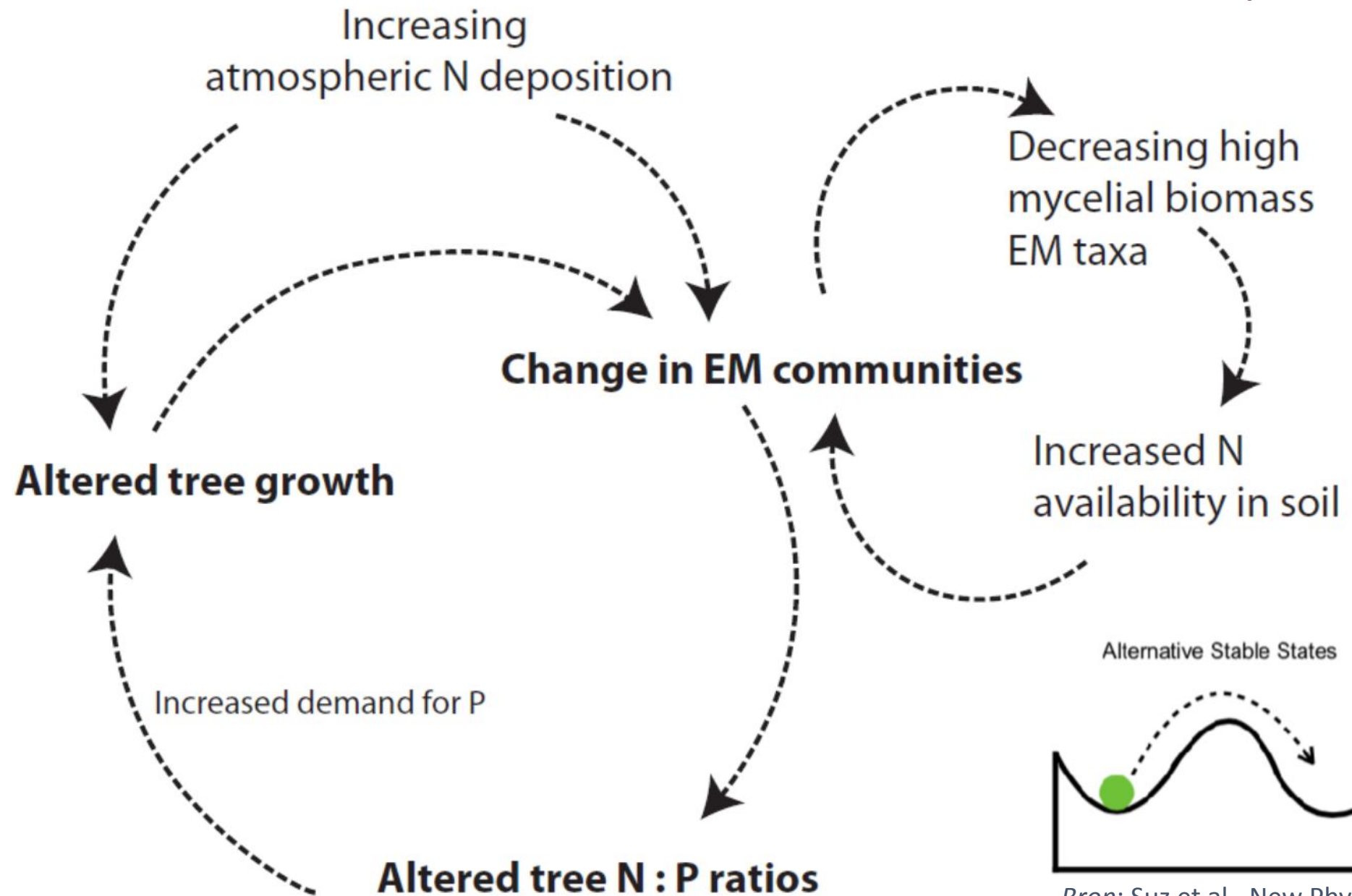
## Stikstofdepositie over de tijd

- **De bodem herinnert zich...**
- We drukken stikstofdepositie uit in kg N per hectare per jaar, maar voor de bodem geldt dat de totale hoeveelheid die opgehoopt is belangrijker is
- Als de stikstofdepositie wordt verminderd, maar de totale hoeveelheid in de bodem niet of nauwelijks, is herstel minder waarschijnlijk

Prietzal et al., GCB 2020

Van Diepen et al., Ecosphere, 2015

# Kantelpunten?



Bron: Suz et al., New Phyt 2021

## **CONCLUSIES: Overmaat aan stikstof...**

- Leidt tot omzetting van ammonium in nitraat (nitrificatie) en uitspoeling van nitraat na regen
- Uitspoeling van nitraat gaat gepaard met minder sterke binding van basische voedingsstoffen aan humus en uiteindelijk verlies van kalium, calcium en magnesium
- Uitspoeling van nitraat gaat gepaard met verzuring, waardoor de fosfaatbeschikbaarheid afneemt en de aluminiumbeschikbaarheid toeneemt (aluminium is giftig en remt de wortelgroei)
- Leidt tot een uiteindelijk gebrek aan of onbalans in voedingsstoffen in bladeren en naalden, die gevoeliger worden voor aantasting



## **CONCLUSIES: Overmaat aan stikstof leidt tot...**

- Achteruitgang van de activiteit van mycorrhizapaddenstoelen (die belangrijk zijn van fosfaat en basische voedingsstoffen, zoals kalium, magnesium en calcium)
- Achteruitgang van vooral stikstofmijdende soorten (die vaak een uitgebreid netwerk in de bodem vormen en tevens belangrijk zijn voor de opname van water)
- Achteruitgang van saprotrofe paddenstoelen die strooisel volledig kunnen afbreken (en toename van opportunisten), waardoor strooiselophoping plaatsvindt en de voedingsstoffenkringloop wordt verstoord
- Ophoping van stikstofrijk strooisel, wat weer negatief werkt op de activiteiten van mycorrhizapaddenstoelen

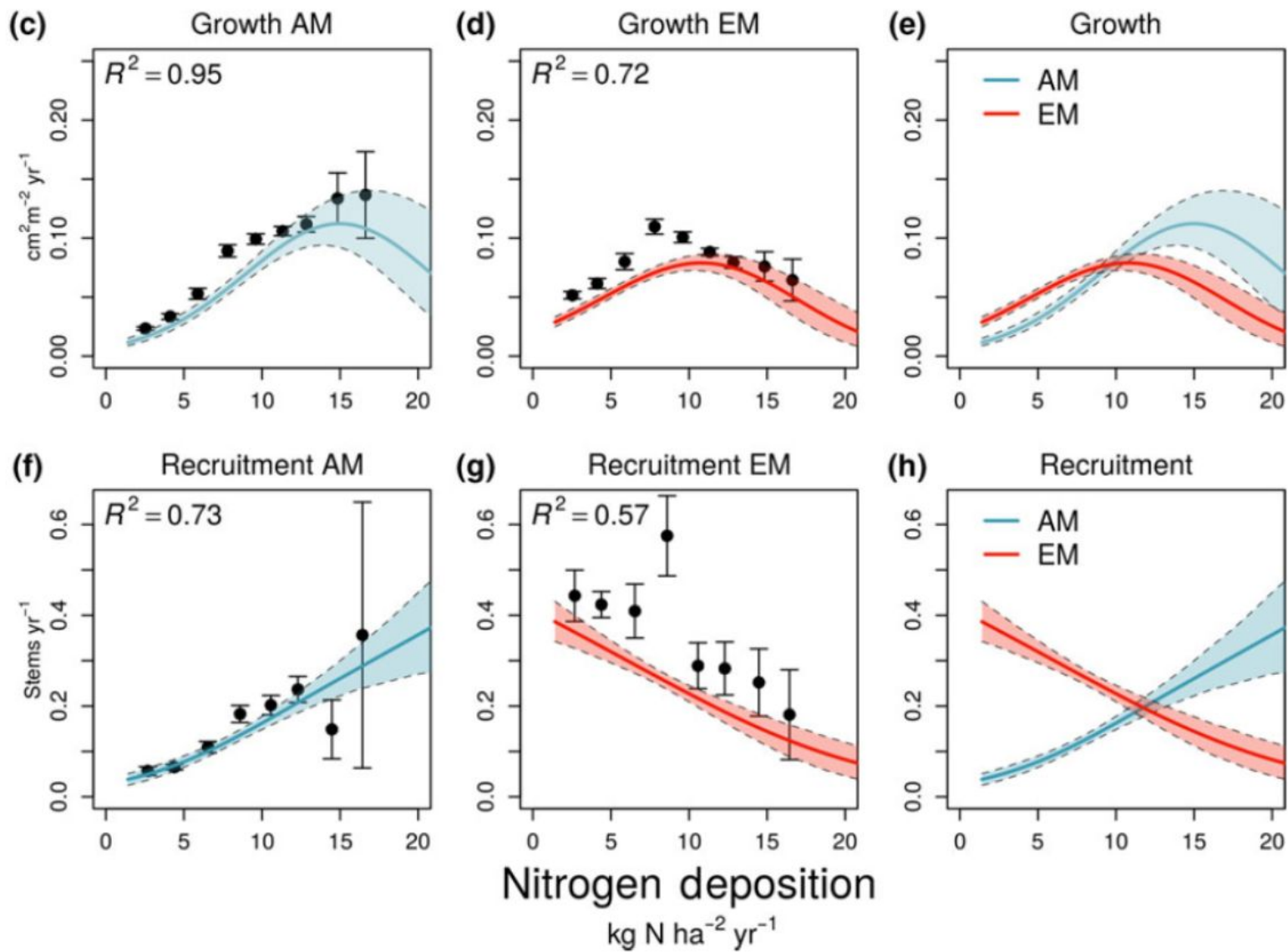
## **CONCLUSIES: Overmaat aan stikstof...**

- Leidt tot planten met hoge stikstofgehalten in de bladeren en vaak tot snelle groei (en meer bladeren/naalden die voor extra strooisel zorgen)
- Leidt tot een relatieve achteruitgang van wortelstelsels
- Het gevolg van de achteruitgang van mycorrhizapaddenstoelen en het kleinere wortelstelsel is een grotere gevoeligheid voor droogte en omvallen bij stormen
- Het gevolg van de achteruitgang van mycorrhizapaddenstoelen en de verzuring is een afname van de opname van fosfaat, waardoor de voedingstoestand onevenwichtig wordt
- DUS: hardlopers zijn doodlopers!

# Is al ons bos dan ten dode opgeschreven?

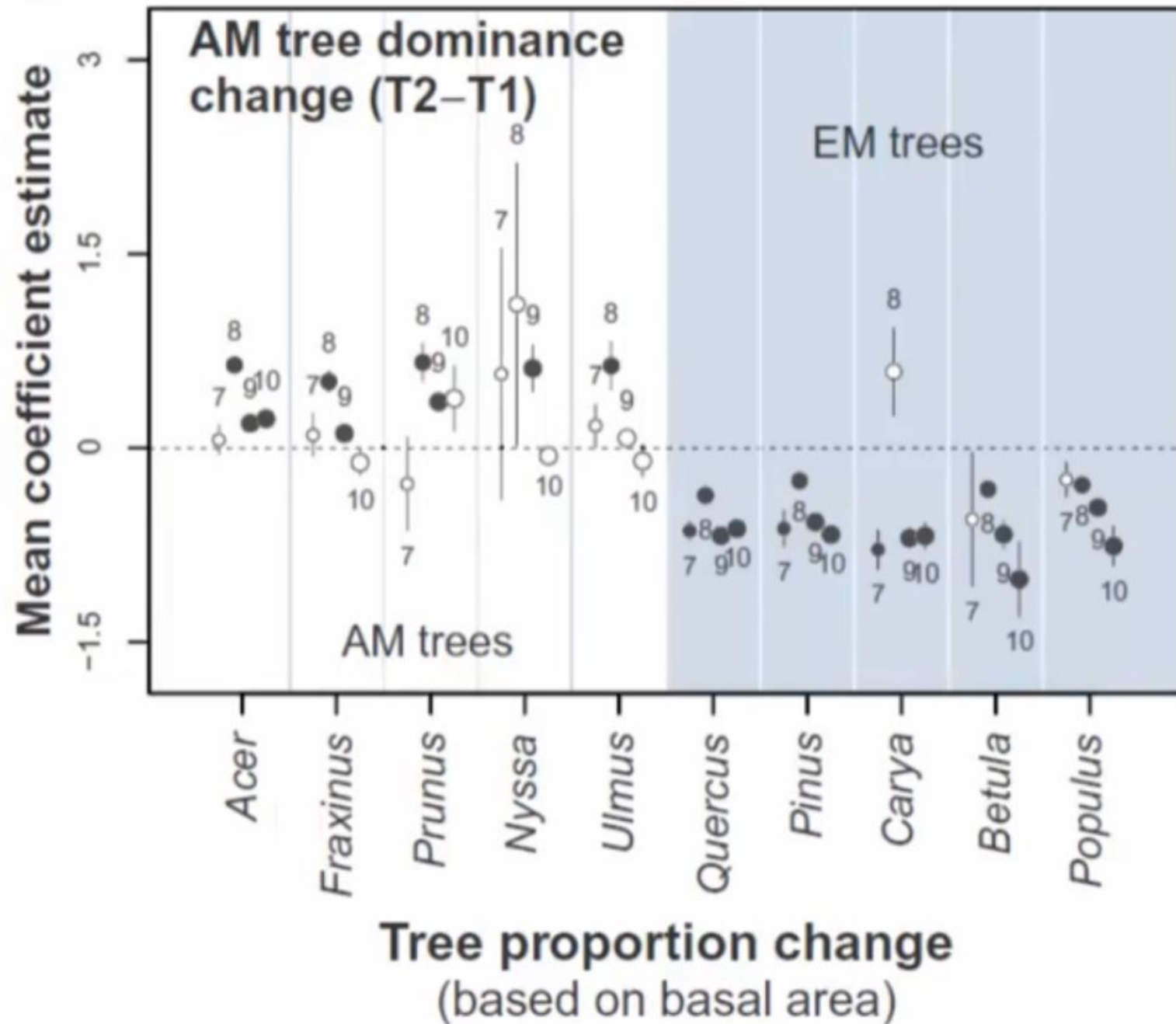
Door stikstofdepositie krijgen bomen die **arbusculaire mycorrhiza** vormen een concurrentievoordeel boven bomen die **ectomycorrhiza** vormen.

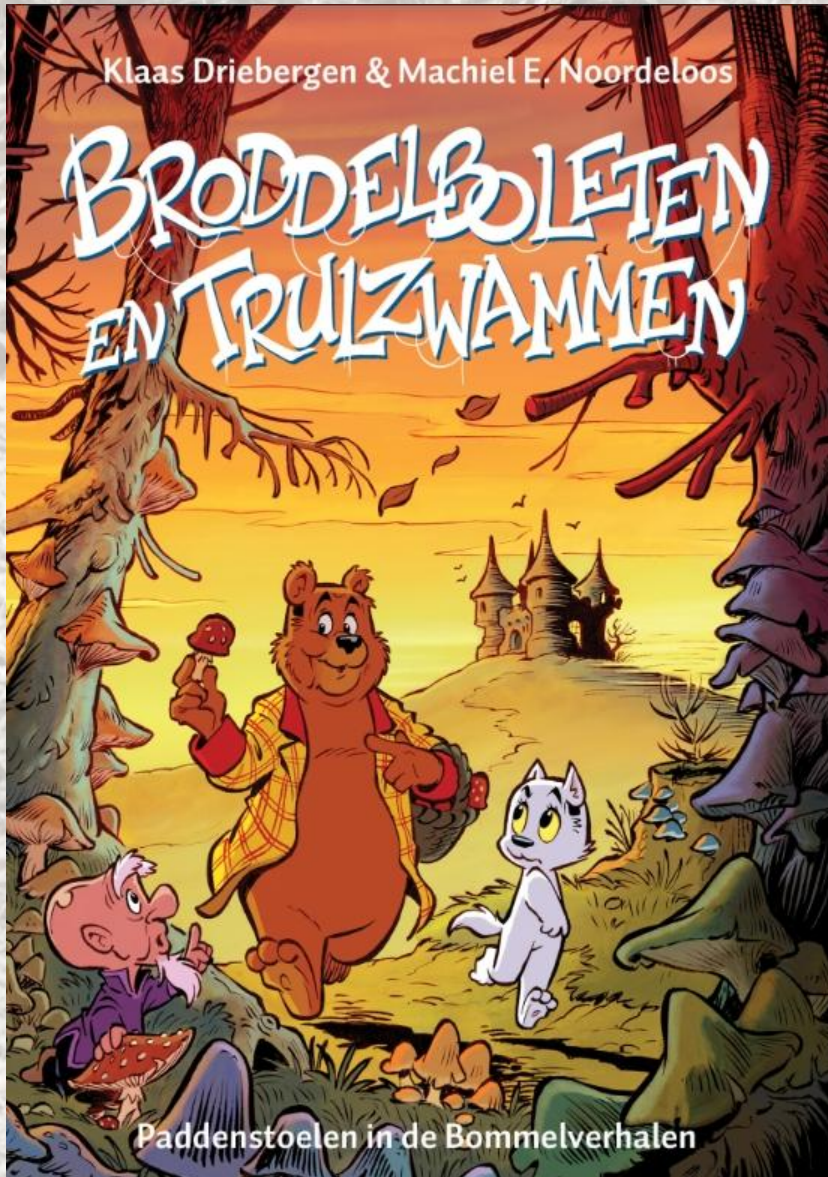
AM = arbusculaire mycorrhiza  
EM = ectomycorrhiza



Door stikstofdepositie krijgen bomen die **arbusculaire** mycorrhiza vormen een concurrentievoordeel boven bomen die **ectomycorrhiza** vormen.

AM = arbusculaire mycorrhiza  
EM = ectomycorrhiza





## Toonder (vanaf najaar 1975): *De weetmuts*

*Onder de Zwarte bergen bevindt zich de onderwereld. Daar wonen de Kwillen, een levensvorm die nog niet door geleerden ontdekt is en daarom wetenschappelijk niet bestaat.*





Egmond Aan Zee

Nautilus aan Zee

Hotel Zuiderduin

Zeeweg

De Zilvermeeuw

**Naar buiten!**

Parkeerplaats Oldenborgweg

Camping De Bleek

Camping de Croft

Manege Groot

Manege De Hoef

Rinnegom

Rinnegom Landschapsbeheer

Monasterium Sint Lioba

Groepsaccommodatie "Broekakkers"

Tennisclub "Hoged"

Pensionstal De H

N512

N512

Heilooër Zeeweg

Heilooër Zeeweg