

Hoe voedzaam is het voedsel in onze bossen?

Arnold van den Burg

Door het ouder worden van bossen en het laten staan en liggen van dood hout zou de kwaliteit van bossen voor fauna vooruit moeten gaan. Uitbreiding van middelste bonte specht en boomklever wijzen hier ook op. Toch zijn op veel plekken problemen te zien, zoals eikensterfte, kalkgebrek bij mezen en een achteruitgang van bosvogels als sperwer, havik, wielewaal, kuifmees en zwarte mees. Met het dode hout kraakt de leefgemeenschap van het bos. Hoewel er geen gedetailleerd overzicht van alle oorzaken voor al deze populatietrends is, hebben zich onder invloed van verzuring en vermessing wel veranderingen voltrokken in de voedselkwaliteit die funest zijn voor sommige soorten, terwijl andere soorten er geen last van ondervinden. Om dit te begrijpen moeten we ons verdiepen in de voedingsbehoeften en fysiologie van dieren. Aan de hand van 25 jaar onderzoek naar het mislukken van sperwerveieren en de daaraan gekoppelde effecten van verzuring en vermessing op voedselkwaliteit probeer ik de complexiteit te laten zien van het begrip voedselkwaliteit en uit te leggen waarom aantasting van voedselkwaliteit anders uitpakt voor verschillende diergroepen in boscystemen.

Alle dieren hebben voedsel nodig, maar voor iedere soort geldt dat slechts een klein deel van de in de natuur aanwezige biomassa geschikt is om als voedsel te dienen. Dieren zijn noodzakelijk gespecialiseerd op bepaalde typen voedsel, omdat verschillende voedselbronnen nu eenmaal andere aanpassingen vergen om het te bemachtigen en te verteren. Voor ieder dier moet het dieet aan minimale kwaliteitseisen voldoen: het moet verteerbaar zijn en weinig gifstoffen bevatten, maar wel voldoende energie en de volledige set essentiële voedingsstoffen opleveren. Voedingsstoffen die dieren niet zelf kunnen maken, zoals mineralen, vitaminen en een deel van de aminozuren (de bouwstenen van eiwitten), worden de essentiële voedingsstoffen genoemd. Ze worden onderin de voedselketen gemaakt door planten en bacteriën en in voedselketens doorgegeven van het lagere naar het hogere trofische niveau. Hierbij veranderen de gehalten als gevolg van accumulatie en verbruik. Dieren zijn hierop van nature aangepast, maar door verzuring en vermessing is de balans van essentiële voedingsstoffen in het voedsel verschoven en kan de voedselkwaliteit tekort schieten (bijv. Vogels et al., 2011; van den Burg et al., 2014, 2015). Hierdoor kunnen dieren tekorten oplopen en populaties ineenzakken.

Essentiële voedingsstoffen

Niet alle diersoorten hebben dezelfde set aan essentiële voedingsstoffen nodig. Gewervelde dieren, als mensen en ratten kennen bijvoorbeeld tien essentiële aminozuren, terwijl voor bladluizen slechts drie aminozuren in het dieet aanwezig moeten zijn (Chapman, 1998). De variatie in essentiële voedingsstoffen ontstaat vooral door de aan- of afwezigheid van symbiotische bacteriën die helpen met de productie van deze stoffen (foto 1). In het floëmsap dat als voedsel dient voor bladluizen, komen vooral aminozuren voor die betrokken zijn bij het stikstoftransport in de plant. Dit zijn vaak stikstofrijke aminozuren, zoals arginine. De aminozuurvoorziening vanuit het voedsel van bladluizen is dus altijd in onbalans ten opzichte van wat de bladluis zelf aan aminozuren nodig heeft. Symbiotische bacteriën in het darmstelsel van de bladluis vullen de onbalans aan, met uitzondering van methionine, histidine en isoleucine (Chapman, 1998).

Alle anorganische voedingsstoffen ('mineralen' in de voedingsleer) zijn (logischerwijs) essentiële voedingsstoffen, omdat er geen organisme is dat ze zelf kan maken. De B-vitaminen zijn bijvoorbeeld ook voor bijna alle dieren essentieel, hoewel ook hier voorbeelden bestaan dat het dieet gecompliceerd wordt met behulp van symbiotische

bacteriën, bijvoorbeeld bij kakkerlakken (Chapman, 1998).

Sommige groepen kunnen bepaalde essentiële voedingsstoffen accumuleren, terwijl andere dieren dit niet kunnen. Insecten hebben in dit opzicht duidelijk andere eigenschappen dan gewervelden. Gewervelde dieren kunnen bijvoorbeeld wateroplosbare (B-) vitaminen niet in het lichaam accumuleren, terwijl insecten dit wel kunnen. De vitamine wordt tijdens de opslag (en ook tijdens transport in het lichaam) geïnactiveerd door dragereiwitten (Deeming & Ferguson, 1991). Gewervelde dieren breken overschotten aan wateroplosbare vitaminen af en scheiden ze uit via de nieren. Veel insecten, zoals rupsen en muggenlarven, verzamelen belangrijke voedingsstoffen als de B-vitaminen, terwijl ze in het dieet van de volwassen dieren ontbreken (foto 2). Accumulatie en een goed opslagmechanisme zijn dan ook van levensbelang voor deze soorten.

Als er alleen accumulatie van essentiële voedingsstoffen zou optreden, zou de voedselkwaliteit voor dieren aan de top van de voedselketen beter zijn dan op lagere niveaus. Sommige voedingsstoffen, zoals calcium, accumuleren inderdaad door de gehele voedselketen, maar andere worden verbruikt waardoor ze niet beschikbaar zijn voor het hogere trofische niveau, zoals het essentiële aminozuur tryptofaan. Dit is een schaars aminozuur in planten en het wordt door dieren ook nog eens gebruikt om vitamine B₃ (nicotinezuur) van te maken (Oser, 1965). Hiermee verdwijnt het tryptofaan als bouwsteen voor eiwitten en vitamine B₃. Een tryptofaan gebrek in het voedsel (bijvoorbeeld door een eenzijdig dieet van maïs) leidt dan ook tot vitamine B₃ tekorten (Oser, 1965). Een ander voorbeeld van het 'verlies' van essentiële voedingsstoffen is het gebruik ervan in veren en haren, met een heel lage verteerbaarheid. Hiermee gaan bijvoorbeeld zwavelhoudende aminozuren methionine en cysteine verloren voor gebruik op een hoger trofisch niveau.

Voedselkwaliteit is weliswaar complex maar toch zijn er tal van voorbeelden waar voedselkwaliteit een beperkende factor blijkt te zijn voor de overleving en voortplanting van dieren. Op basis van eigen onderzoek in bossen op de droge zandgronden kan ik dit illustreren aan de hand van een mineraal, een vitamine en aminozuren.

Sterk met calcium

Mineralengebreken, zoals calciumtekorten, zijn relatief eenvoudig te doorgronden. Planten nemen calcium op en geven ze door aan



Foto 1. Soorten met een dieet dat van nature arm is aan essentiële voedingsstoffen, zoals hout etende boktorlarven, maken vaak gebruik van bacteriën in het darmstelsel om in hun behoefte aan vitaminen en aminozuren te voorzien (foto: Arnold van den Burg).



Foto 2. De tauwinder (*Aglia tau*) eet niet als volwassen insect. Alle energie, maar ook de essentiële voedingsstoffen, moeten gedurende het rupsenstadium zijn opgeslagen om als adult te kunnen overleven en voert te planten (foto: Arnold van den Burg).

Foto 3. Gebroken bot bij een jonge koolmees welke weer onder een hoek aaneen is gegroeid. Door verzuring verdwijnen de huisjesslakken uit de bossen, waardoor een belangrijke kalkbron voor mezen wegvalt (foto: Arnold van den Burg).

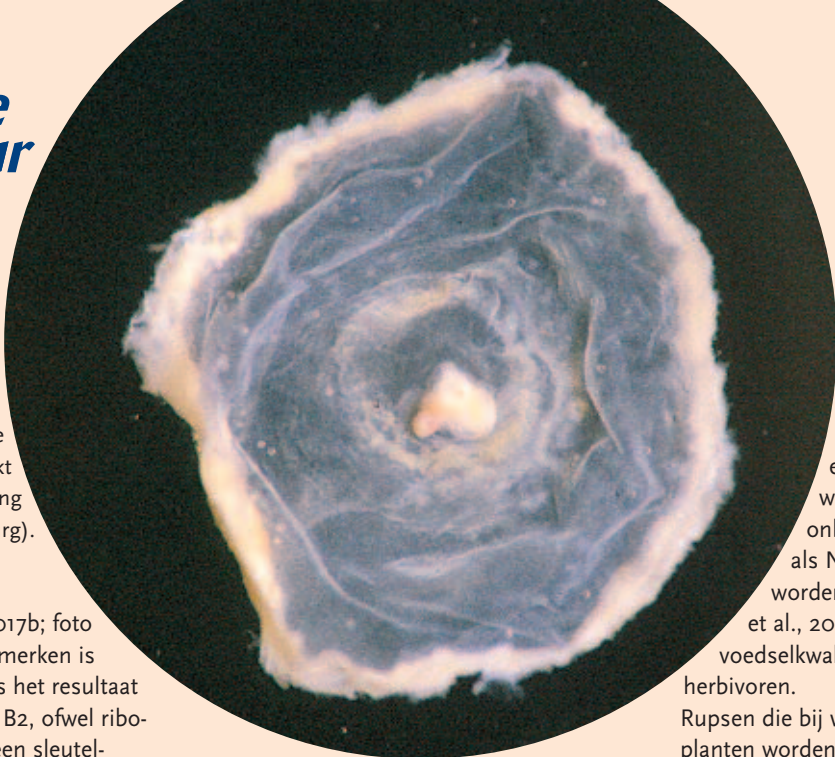


herbivoren. In afwezigheid van voor dieren toegankelijke, natuurlijke kalkbronnen als een kalkrijke stenige bodem of mineralenrijk grondwater, wat in de droge bossen op zandgronden het geval is, is de route via planten verreweg de belangrijkste. De calciumbehoefte bij dieren is vooral groot voor diergroepen die kalk gebruiken om hun skelet te verstevigen. Dat geldt natuurlijk voor gewervelde dieren, maar ook voor huisjesslakken, miljoenpoten en pissebedden. Predatoren kunnen gebruik maken van het calcium dat herbivoren hebben geaccumuleerd, bijvoorbeeld door slakkenhuisjes te eten. Door verzuring nemen de populaties van miljoenpoten en huisjesslakken echter sterk af, waarmee ook belangrijke calciumbronnen voor bijvoorbeeld vogels verdwijnen. Enkele soorten pissebedden komen nog wel voor in sterk verzuurde bossen (bijvoorbeeld *Oniscus asellus*, *Porcellio scaber*), maar zijn dan vooral te vinden achter boomschors en niet in het strooisel waardoor ze voor veel vogelsoorten niet of moeilijk te vinden zijn. De groene specht weet ze echter te vinden en voert zijn jongen mieren, aangevuld met pissebedden (van den Burg, ongepubliceerde data). Koolmezen daarentegen eten geen pissebedden en als ook miljoenpoten schaars zijn, lopen ze in verzuurde bossen een groot risico op kalkgebrek (Graveland, 1995; van den Burg, 2017a). Hier zien we dus twee insectivoren, een specialist (groene specht) en een generalist (koolmees) die in hetzelfde gebied leven, waarbij de generalist het grootste risico loopt op kalkgebrek, vanwege een schijnbaar klein detail in de exacte voedselkeuze van beide soorten. Helaas zien we nu ernstig kalkgebrek bij mezen optreden waarbij zowel veel eieren niet uitkomen (tot ongeveer 30% van de gelegde eieren) als dat jongen hun poten breken in het nest (in ongeveer 30% van de nesten) (van den Burg, 2017a; foto 3). Doordat gewervelde dieren allemaal calcium accumuleren, vormt kalkgebrek geen probleem voor de voedselkwaliteit van toppredatoren. Via het vlees en bot van hun prooidieren krijgen zij altijd voldoende calcium binnen.

Een sleutelfunctie voor vitamine B2?

De calciumvoorziening van toppredatoren mag dan in orde zijn, toch is de stand van een aantal soorten, zoals buizerd, boomvalk, havik en sperwer sterk gedaald in bossen van de droge zandgronden. Bij het openmaken van niet uitgekomen sperweiereieren viel op dat embryo's vaak dwerggroeï vertoonden, met een dichte weefselring in de extra-embryonale vliezen en de afwezigheid van

Foto 4. Sperwerembryo uit een niet uitgekomen ei. Als gevolg van vitamine B2 gebrek is het embryo achtergebleven in groei en in de embryonale vliezen ontbreekt de bloedvatontwikkeling (foto: Arnold van den Burg).



bloedvaten (van den Burg, 2017b; foto 4). Deze combinatie van kenmerken is beschreven voor pluimvee als het resultaat van een gebrek aan vitamine B2, ofwel riboflavine. Omdat vitamine B2 een sleutelfunctie heeft in de verbranding van vetten (Deeming & Ferguson, 1991) en dit de enige manier is voor een vogelembryo om energie uit de dooier te onttrekken, is het logisch dat een vitaminegebrek leidt tot dwerggroei. Metingen aan het vitamine-gehalte in de eieren van sperwers lieten zien dat de gehalten inderdaad laag waren (4-12 microgram/gram in sperwers in vergelijking met 16-28 microgram/gram bij koolmezen) (van den Burg et al., 2014).

Een eerste verklaring voor de lage gehalten vitamine B2 in sperwereieren is simpelweg hun plek in de voedselketen. Insecten, de prooien van bijvoorbeeld koolmezen, accumuleren de vitamine, maar de gewervelde prooidieren van sperwers kunnen dit niet. Sperwers hebben dus voedsel met een lager vitamine B2 gehalte dan mezen, wat gereflecteerd is in de ei-concentratie. Bijvoererexperimenten met vitamine B2 bij sperwers en koolmezen leidden er echter niet toe dat de vogels meer vitamine in de eieren gingen investeren (van den Burg et al., 2014). Het vitaminegehalte in het voedsel was niet de beperkende factor, maar wel de mogelijkheid tot accumulatie in de dooier (eierdooiers zijn de enige locaties waarin vogels vitamine B2 kunnen accumuleren), welke afhankelijk is van dragereiwitten en dus van aminozuren. Tevens bleek dat er in sperwernesten waarin één of meerdere eieren niet uitkwamen een relatie bestond tussen het aantal niet-uitgekomen eieren en het vitaminegehalte, maar dat deze relatie niet bleef bestaan als ook alle nesten waarvan alle eieren wel uitkwamen in de analyse werden meegenomen. Er bleek sprake te zijn van een getrappt effect als gevolg van de aminozuurvoorziening van het ei: als de aminozuurvoorziening in orde was, kon het embryo zich bij lage vitamine B2 gehalten ontwikkelen, maar als er een probleem was met de aminozuren, werden de

tekenen van vitamine B2 gebrek dodelijk zichtbaar (van den Burg et al., 2014). Kortom, in sperwereieren werd weliswaar embryonale sterfte door vitamine B2 gebrek zichtbaar, maar dit werd veroorzaakt door problemen in de aminozuurvoorziening.

Aminozuren als bouwstenen

Een dier kan pas een functioneel eiwit maken als alle aminozuren waaruit het eiwit is opgebouwd ook daadwerkelijk beschikbaar zijn. Dit betekent dat niet alleen de hoeveelheid en compleetheid van aminozuren in het dieet van belang zijn, maar ook de relatieve verhoudingen. Als de verhoudingen niet kloppen op het moment dat een vogel een ei moet produceren, halen vogels de relatief schaarse aminozuren uit hun eigen vliegspieren (Selman & Houston, 1996). Bij sperwers is dit tot in het extreme toe zichtbaar: veel vijfjes in bossen op de droge zandgronden zijn broodmager op het borstbeen (waar de vliegspieren aanhechten) na de eileg (van den Burg et al., 2014). Dit is des te opmerkelijker, omdat het dieet van sperwers vooral uit dierlijk eiwit (en dus aminozuren) bestaat. De tekorten ontstaan al onderin de voedselketen, waar de aminozuren worden gemaakt.

Door de combinatie van overvloedige stikstof als gevolg van stikstofdepositie en het verlies van mineralen door verzuring, worden bomen in bossen op droge zandgronden nu vooral beperkt door de mineralenbeschikbaarheid. Mineralen zijn in de plant nodig voor de verwerking van stikstof in aminozuren en eiwitten. Belangrijke stappen die bijvoorbeeld door mangaan beperkt worden, zijn de reductie van nitraat en de omzettingen van verschillende aminozuren in andere aminozuren (Millaleo et al., 2010). Doordat de snelheid van deze processen door mine-

ralentekort wordt afgeremd, zien we in planten dat vrije, stikstofrijke aminozuren zich ophopen (Pérez-Soba, 1995), de eiwitsynthese daalt, en dat planten de stikstof verwerken in andere, tot noch toe onbekende verbindingen, die als Non Protein Nitrogen (NPN) worden aangeduid (van den Burg et al., 2014). Hiermee vermindert de voedselkwaliteit van de planten voor herbivoren.

Rupsen die bij wijze van experiment op planten worden gezet met lage eiwitconcentraties en hoge NPN gehalten, kennen een slechte overleving of zelfs totale sterfte (Vogels et al., 2011; van den Burg et al., 2014). Dit is ook terug te zien in het veld, waar we al in 2004 vaststelden dat zomereiken onder deze condities nauwelijks rupsenpopulaties hadden, van onder andere de kleine (*Operophtera brumata*) en grote wintervlinder (*Erannis defoliaria*). In struikheide treedt precies hetzelfde mechanisme op met desastreuze gevolgen voor de overleving van rupsen van de kleine nachtpauwoog (*Saturnia pavonia*) (Vogels et al., 2011). Het lijkt er niet op dat de sterfte bij rupsen wordt veroorzaakt door lage eiwitgehalten, maar eerder door het hoge gehalte NPN, wat een stikstofbron vormt die de meeste insectensoorten niet kunnen aanwenden voor hun groei en ontwikkeling.

Doordat de eiwitgehalten in de planten afnemen, is te verwachten dat insecten ook meer moeite hebben om voldoende van de schaarse, essentiële aminozuren binnen te krijgen. Ook dieren die van deze insecten leven, lopen het risico aminozuurtekorten op te doen. Bij koolmezen zien we dit bijvoorbeeld terug in de veergroei van de jongen. In de bossen op nutriëntenarme bodems is de veergroei van de jongen vertraagd ten opzichte van bossen op stuwwallen. Uit bijvoererexperimenten blijkt dat de veergroei versneld kan worden met behulp van zwavelhoudende aminozuren (van den Burg, ongepubliceerde data). Nog een trapje hoger in de voedselketen, bij sperwers, zien we de gevolgen van aminozuurgebreken nog veel sterker. De vrouwtjes lopen tegen de grens van het gebruik van de borstspier om eileg mogelijk te maken en de ei-uitkomst is gerelateerd aan de aminozuurinvesteringen in de eieren. Ten opzichte van het voedsel en de eigen borstspier is het zwavelhoudende cysteïne het aminozuur dat

het meest gelimiteerd is (van den Burg, in prep.). Populaties van sperwers in de grotere boscomplexen op de nutriëntenarme, zandige bodems van de Veluwe zijn nagenoeg verdwenen. Tegelijkertijd lijken de bosuilen het uitstekend te doen en is bij deze soort geen aantalsdaling vastgesteld, terwijl dit in analogie van de trends van dagroofvogels wel te verwachten was (van den Burg, 2009). Uit onderzoek blijkt dat bosuilen hun borstspieren niet gebruiken om de eileg mogelijk te maken. In tegenstelling tot roofvogels hebben uilen blindzakken aan hun darmen waarin bacteriën urinezuur dat door de nieren is uitgescheiden, omzetten in aminozuren. Het aminozuurmengsel dat hier wordt gemaakt, komt meer overeen met hetgeen bosuilen voor hun eileg nodig hebben dan hun voedsel (bosmuizen) en hun eigen vliegsieren (van den Burg, in prep.). Ook de zwavelhoudende aminozuren worden in de blindzakken aangemaakt in gunstige verhoudingen. Door dit 'detail' in de anatomie en fysiologie van uilen kunnen zij goed leven onder omstandigheden van aminozuurlimitatie, terwijl dit voor andere roofvogels veel moeilijker is.

Voedselkwaliteit schiet tekort

Verzuring van droge bossen op zandgrond levert mineralengebreken op en vermisting veroorzaakt een stikstofoverschot wat leidt tot een verhoging van onbruikbaar stikstof voor dieren (NPN) in planten en een lagere aminozuurbeschikbaarheid. Tezamen is dit de basis voor grove tekortkomingen in de voedselkwaliteit voor veel diersoorten, waardoor levensgemeenschappen sterk negatief worden beïnvloed. We hebben gezien dat (kleine) variaties in het dieet en de fysiologie van dieren een grote impact kunnen hebben op de mate waarin soorten gevoelig zijn. Sommige diersoorten kunnen zelfs sterk profiteren van verzuring en vermisting, bijvoorbeeld als ze bacteriën bij zich dragen die NPN kunnen omzetten in aminozuren. Hierin schuilt mogelijk het succes van heidehaantjes (*Lochmaea suturalis*) en eikenprachtkevers (*Agrilus biguttatus*); het succes van deze soorten kan echter niet opwegen tegen de teloorgang van het heide- en bosecosysteem. Het is hoog tijd om de bosecosystemen te herstellen door de last van verzuring en vermisting sterk te verminderen.

Literatuur

Burg, A.B. van den, 2017a. Rammelende eieren en brekebenen bij de koolmees: verzuring terug bij af? Vakblad voor Bos, Natuur en Landschap 136: 3-7.

Burg, A.B. van den, 2017b. Het onderzoeken van niet-uitgekomen vogeleieren. Biosphere Science Productions, Otterlo. ISBN978-90-822934-2-5.

Burg, A. van den, in prep. The quality of protein sources for egg production in Tawny Owls and Sparrowhawks.

Burg, A.B. van den, A. Dees, T. Huigens, R. J. Bijlsma & R. de Waal, 2014. Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hoge zandgronden. Den Haag. Directie AgroKennis, Ministerie van Economische Zaken. Rapport 2014/OBN186-DZ.

Burg, A.B. van den, R.J. Bijlsma & R. Bobbink, 2015. Arme bossen verdienen beter. OBN Deskundigenteam Droog zandlandschap. KNNV Publishing, Zeist.

Chapman, R.F., 1998. The insects, structure and function (4th ed.). Cambridge. Cambridge University Press.

Deeming, D.C. & M.W.J. Ferguson, 1991. Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge.

Graveland, J., 1995. The quest for Calcium, Calcium limitation in the reproduction of forest passerines in relation to snail abundance and soil acidification. Groningen, Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen (ISBN 90-9008 131-3).

Millaleo, R., M. Reyes-Díaz, A.G. Ivanov, M.L. Mora & M. Alberdi, 2010. Manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms. Journal of Soil Science and Plant Nutrition 10: 476 - 494.

Oser, B.L. (ed.), 1965. Hawk's physiological chemistry 14th ed. New York. McGraw-Hill Book Company.

Pérez-Soba, M., 1995. Physiological modulation of the vitality of Scots pine trees by atmospheric ammonia deposition. Groningen. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen (ISBN 90-9008087-2).

Selman, R.G. & D.C. Houston, 1996. The effect of pre-breeding diet on reproductive investment in birds. Proceedings Royal Society Series B263: 1585-1588.

Vogels, J., A. van den Burg, E. Remke & H. Siepel, 2011. Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen. Evaluatie en ontwerp van bestaande en nieuwe herstelmaatregelen (2006-2010). Den Haag. Directie Kennis en Innovatie, Ministerie van Economische zaken, Landbouw en Innovatie. (Rapport 2011/OBN152-DZ).

Summary

How nutritious is food in our forests?

Animal life depends on food of sufficient quality. One important aspect of food quality is that an animal should be able to extract sufficient essential nutrients from its entire diet. These are compounds which animals

cannot produce by themselves, more specifically minerals, vitamins and some of the amino acids. However, as a result of soil acidification and nitrogen deposition, forest ecosystems on nutrient-poor soils have become increasingly mineral limited whilst facing excessive amounts of nitrogen. These unnatural conditions result in changing plant physiology and deteriorating food quality for herbivores.

In some cases, such food quality issues are further propelled into the food chain up to the level of top-predators.

Problems concerning food quality are in this paper illustrated centered upon a mineral (calcium), a vitamin (B2) and amino acids. Calcium shortages due to acidification and mineral leaching result in declining snail numbers and hence poor egg formation and poor fledgling numbers in some bird species.

Other species, which differ only slightly in diet, supplement their diet with alternative calcium-rich prey, as to avoid calcium deficiency.

Whereas top predators such as Sparrowhawks in nutrient-poor forests showed signs of vitamin B2 deficiency, the underlying mechanism was failure to accumulate vitamin B2, which depends on amino acids. Amino acid and protein formation were reduced in forests which were mineral limited and received high levels of nitrogen deposition. As amino acids are irretrievably used at each level in the food chain, also (or especially) top-predators are vulnerable to amino acid deficiencies.

Sparrowhawks declined greatly in numbers and were limited in their reproduction by particular amino acids, especially cysteine. Whereas diurnal birds of prey incur amino acid deficiencies, this is not the case in owls. Unlike raptors, owls possess caecal blind sacs in which uric acid is transformed to amino acids, the composition of which benefits egg formation better compared to other protein sources available to owls. So, soil acidification and nitrogen deposition cause alterations of food quality throughout the forest ecosystem, but the vulnerability of particular species depends on 'details' in their ecology, behavior and physiology.

Food quality in nutrient poor forests is declining and we know enough to conclude that pressures of soil acidification and nitrogen deposition should be lifted to ensure future restoration and survival of our forest wildlife communities.

Dr. Ir. A.B. van den Burg
Stichting Biosfeer
Onderlangs 17
6731 BK Otterlo
bsp@upcmail.nl