

DE ROL VAN ECTOMYCORRHIZA-SCHIMMELS IN DE NUTRIËNTENKRINGLOOP

Mededeling 424 van het Biologisch Station Wijster

Thomas W. Kuyper, Biologisch Station, Kampsweg 27, 9418 PD Wijster

The role of ectomycorrhizal fungi in nutrient cycling is reviewed. Although ectomycorrhizas possess limited capabilities for degradation of complex organic compounds, it seems unlikely that they derive sufficient nutrients or energy from the decomposition process. Humus is not degraded by ectomycorrhizal fungi. Interactions between saprotrophic and ectomycorrhizal fungi can retard or enhance decomposition, but a general explanation for this phenomenon is not yet possible. Data from North America indicate that a large part of nitrogen (and phosphorus) is recycled through the mycorrhizal component. The slow nutrient cycle through the saprotrophic community is necessary to continue this fast cycle through the ectomycorrhizas. Decrease of ectomycorrhizas will likely slow down nutrient cycling.

Ondanks het vele onderzoek aan de voordelen van ectomycorrhiza voor de nutriëntenvoorziening van de boom, is ons inzicht in de rol van ectomycorrhiza bij de kringloop van nutriënten nog zeer beperkt. Dit wordt veroorzaakt doordat bij onderzoek naar nutriëntenkringlopen weinig naar de ondergrondse component (wortels en ectomycorrhiza's) is gekeken, en doordat de studie van ectomycorrhiza onder natuurlijke omstandigheden arbeidsintensief is. In deze bijdrage hoop ik aan te tonen dat ectomycorrhiza-schimmels een belangrijke bijdrage aan de nutriëntenkringloop leveren. Dit artikel is een bewerking van een voordracht op 15 april 1989 tijdens de Floradag van de N.M.V.

De organische stikstoftheorie

Mycorrhizaschimmels krijgen hun koolhydraten (energie) van de plant in de vorm van eenvoudige suikers geleverd en zijn dus niet afhankelijk van strooiselafbraak voor hun energievoorziening. Toch is de gedachte dat ectomycorrhizaschimmels een rol spelen bij de afbraak van organisch materiaal al oud. Frank (1894) nam waar dat de grootste hoeveelheid mycorrhiza's zich in de organische bodemlagen bevond, en niet in de minerale ondergrond. Frank leidde daaruit af dat ectomycorrhiza's juist daar voorkomen, doordat ze de nutriënten uit die laag kunnen gebruiken. Aangezien stikstof de belangrijkste nutriënt in het strooisel is, veronderstelde Frank ook dat de ectomycorrhizaschimmel in staat is deze organische stikstof te assimileren. Deze veronderstelling staat bekend als de "organische stikstoftheorie".

Onderzoek naar de vraag of ectomycorrhizaschimmels in staat zijn om stikstof uit humus vrij te maken is uitgevoerd door Lundeborg (1970). Hij stelde daarbij vast dat ectomycorrhizaschimmels in reïncultuur niet in staat waren de

stikstof uit de humus op te nemen. Gemycorrhizeerde wortels waren daarentegen wel in staat om stikstof uit de humus op te nemen. Kwantitatief is dit echter van zeer weinig betekenis, zodat de oorspronkelijke theorie van Frank verworpen moest worden.

Men ging er sindsdien van uit dat mycorrhiza's slechts stikstof in de minerale vorm (meestal ammonium, soms ook nitraat) opnamen. De laatste jaren is het vraagstuk van de stikstofopname door ectomycorrhizaschimmels opnieuw in de belangstelling gekomen, met name dankzij het werk van Read (1987; zie ook Read & al., 1989). Hij toonde in laboratoriumexperimenten aan dat sommige ectomycorrhizaschimmels (bijv. *Amanita muscaria*, *Suillus bovinus*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Paxillus involutus*) gebruik maakten van de stikstof die in eiwitten aanwezig is. De eiwitten werden door de ectomycorrhizaschimmel gesplitst in de afzonderlijke aminozuren en deze aminozuren werden geassimileerd en aan de boom doorgegeven. Het is niet duidelijk of opname van organische stikstof ook in het veld (bij concurrentie met saprotrofe schimmels) optreedt, en of dit ook kwantitatief (voldoende eiwitten en aminozuren in de organische lagen) een belangrijke rol speelt.

Als ectomycorrhiza-schimmels organische stikstof assimileren, verkrijgen zij daarmee tegelijkertijd ook energie, onafhankelijk van de gastheer. Daardoor vermindert ook de belasting op de boom.

Afbraak van cellulose en lignine

Ectomycorrhizaschimmels kunnen ook anderszins de afhankelijkheid van hun gastheer verminderen door het afbreken van celstof (cellulose) en houtstof (lignine). Linkins & Antibus (1982) toonden aan dat ectomycorrhizaschimmels van wilg (*Salix rotundifolia*) in de arctische zone in staat waren om cellulose af te breken. Ook Lundeberg (1970) toonde afbraak van cellulose bij ectomycorrhizaschimmels aan, zij het dat de activiteit van de cellulases (enzymen die betrokken zijn bij de afbraak van cellulose) veel lager was dan bij saprotrofe schimmels (vaak slechts zo'n 10%). Alleen *Clitopilus prunulus* bleek een hoge cellulase-activiteit te bezitten. En hoewel Lundeberg ook mycorrhiza bij een ander isolaat van deze soort kon vervaardigen, twijfelde hij er toch aan of de soort tot de mycorrhizaschimmels gerekend moet worden. Of cellulose-afbraak door mycorrhiza-schimmels in het veld een belangrijke rol speelt, is echter twijfelachtig, doordat de afbraak onderdrukt wordt in aanwezigheid van vrije suikers (die door de boom geleverd worden). Met andere woorden: cellulose-afbraak kan niet in levende mycorrhiza's plaatsvinden, wel eventueel in afgestorven wortels, waar dit een overlevingsstrategie voor de schimmel kan zijn.

Ook kunnen sommige ectomycorrhizaschimmels in cultuur lignine afbreken (Trojanowski & al., 1984), zij het twee tot vier maal zo langzaam als saprotrofe schimmels. De sterkste afbraak van lignine vonden zij bij *Cenococcum geophilum* en *Amanita muscaria*. Bij verschillende ectomycorrhiza-schimmels zijn polyphenol-oxydases (enzymen die waarschijnlijk een rol spelen bij de afbraak van lignine) aangetoond, met name bij soorten van de geslachten *Lactarius* en *Russula* (Giltrap,

1982). Het is opvallend dat juist bij soorten van deze geslachten de mycorrhiza's een voorkeur hebben voor organische stikstof boven minerale stikstof en dat zij een gladde mantel met zeer weinig uitgaande hyfen hebben, waardoor het aannemelijk is dat dit mycorrhiza-type vooral belangrijk is voor de opname van organische stikstof. Het feit dat sommige soorten van *Russula* (*R. ochroleuca*) en *Lactarius* (*L. hepaticus*) ook in bossen met een dikke strooisellaag voorkomen, is eveneens hiermee in overeenstemming.

Ook veldwaarnemingen wijzen er op dat ectomycorrhizaschimmels organisch materiaal kunnen afbreken. Kropp (1982) rapporteerde het voorkomen van een aantal soorten mycorrhizafungi op hout. In ons land worden *Paxillus involutus* en *Scleroderma citrinum* regelmatig op hout aangetroffen. Harvey en medewerkers (1976) vonden dat in een bos zo'n 20% van de mycorrhiza's in het dode hout voorkwam, en ook hier lijkt het waarschijnlijk dat de schimmels een deel van hun energie en nutriënten via houtafbraak verkrijgen. Ectomycorrhizaschimmels zouden op deze manier ook op dode fijne wortels kunnen voortleven. Uit onderzoek bleek dat mycorrhiza's 9-24 maanden na het afsterven van de wortel nog leefden, zodat we kunnen aannemen dat de mycorrhizaschimmel een deel van de energie via afbraak van organisch materiaal krijgt. Juist bij wortelafbraak zijn mycorrhiza-schimmels in het voordeel, doordat ze het gehele worteloppervlak met een mantel omgeven hebben, zodat andere schimmels dit substraat moeilijk kunnen koloniseren. Zelf heb ik mycorrhiza's van *Cenococcum geophilum* waargenomen, die er nog vitaal uitzagen, maar waarbij de wortel vrijwel hol (en dus afgebroken) was. Wellicht is de schimmel in staat om de voedingsstoffen, die bij de wortelafbraak vrijkomen, via hyfen naar levende wortels te transporteren. Op deze wijze kunnen nutriënten uitermate efficiënt worden gecirculeerd.

Invloed op strooiselafbraak

Het is dus aannemelijk dat de interacties tussen mycorrhizaschimmels en saprotrofe schimmels onder veldomstandigheden de afbraak van organisch materiaal beïnvloeden. Gadgil & Gadgil (1975) rapporteerden uit een dennenbos (*Pinus radiata*) in Nieuw-Zeeland dat de afbraak van strooisel werd geremd in aanwezigheid van ectomycorrhiza's. Na doorhakken van de wortels werd er een minder dikke strooisellaag waargenomen. Ook waarnemingen uit Cameroen (Newberry & al., 1988) en Zuid-Amerika (Singer, 1988; Singer & Araujo, 1979) wijzen erop dat in bossen met ectomycorrhiza accumulatie van strooisel optreedt en de strooiselafbraak misschien wordt geremd. Bij onderzoek in Zweden kon men een dergelijk verband overigens niet vinden.

De conclusie dat ectomycorrhiza strooiselafbraak remt, mag niet zonder meer uit deze veldwaarnemingen afgeleid worden. Toename van de afbraaksnelheid na doorhakken van wortels is geen voldoende argument. Bij doorhakken van wortels komen er niet alleen aanzienlijke hoeveelheden nutriënten vrij (wat de afbraak soms kan versnellen), maar bovendien verandert ook de waterbalans (doordat intacte wortels grote hoeveelheden water onttrekken; na doorhakken wordt het substraat dus minder droog). Bovendien wordt ook de productie van strooisel door

afgestorven wortels na doorhakken veranderd. De theorie dat ectomycorrhiza's de afbraak van strooisel remmen, is daarom zeer moeilijk in het veld te toetsen. In het laboratorium is dit veel gemakkelijker te doen.

Dighton en medewerkers (1987) bestudeerden de afzonderlijke effecten en de interacties tussen de effecten van wortels, ectomycorrhizaschimmels (*Suillus luteus* en *Hebeloma crustuliniforme*), en een saprotrofe schimmel (*Mycena galopus*) op de afbraak van organisch materiaal. Hoewel de substraten (katoen, huidpoeder, chitine) weinig verband lijken te hebben met veldomstandigheden, geven ze toch een indruk van wat er in het veld kan gebeuren. Uit hun resultaten blijkt dat in aanwezigheid van een wortelsysteem de afbraak gestimuleerd wordt. In afwezigheid van jonge boompjes blijken de drie soorten het katoen ongeveer even goed af te breken. In aanwezigheid van een boompje blijkt *Suillus* echter veel meer organisch materiaal af te breken. In tegenstelling tot Gadgil & Gadgil (1975) vonden zij juist dat toevoegen van *Mycena* aan het systeem boom plus *Suillus* de afbraak vertraagde. De boompjes blijken beter te groeien in aanwezigheid van *Mycena* dan van *Suillus* of *Hebeloma*, waarschijnlijk doordat de saprofyt voor de plant de grootste hoeveelheden nutriënten oplevert.

Het lijkt er dus op dat ectomycorrhizafungi strooisel kunnen afbreken, maar dat effect wordt onderdrukt in aanwezigheid van een saprotrofe schimmel.

Ook kunnen we concluderen dat de scheiding tussen ectomycorrhiza- en saprotrofe schimmels niet absoluut is. Verrassend is deze conclusie nauwelijks: van verschillende soorten (bijv. *Paxillus involutus*, *Laccaria laccata*) is bekend dat ze zowel mycorrhiza kunnen vormen als strooisel af kunnen breken. Van *Xerocomus subtomentosus* zijn stammen bekend die hetzij exclusief mycorrhiza-vormend hetzij exclusief strooisel afbrekend zijn (Lundeborg, 1970).

Nu we onze visie op de rol van ectomycorrhiza-schimmels hebben verruimd, kunnen we proberen de vraag te beantwoorden welke bijdrage de ectomycorrhizaschimmels leveren aan de circulatie van nutriënten. Onderzoek hiernaar is gedaan in naaldbossen in Noord-Amerika. In het kader van het zure-regenprogramma wordt geprobeerd om de bijdrage van mycorrhiza-schimmels aan de nutriëntenkringloop ook voor Nederland te kwantificeren (Annelies Jansen, pers. meded.).

Ectomycorrhiza-schimmels en de stikstofkringloop

Om de bijdrage van ectomycorrhiza aan het kringloopproces te kwantificeren, moeten we beschikken over cijfers van (i) hoeveelheden planten- en schimmelweefsel, waarbij ik heb aangenomen dat bij fijne wortels 40% van het gewicht door de schimmel wordt bepaald (Harley, 1989); (ii) jaarlijkse strooiselproductie van boom en schimmel; (iii) afbraaksnelheid van de verschillende componenten; en (iv) de nutriëntengehaltes van de verschillende substraten.

Vogt en haar medewerkers (1982) hebben voor twee opstanden (23 en 180 jaar) van Zilverspar (*Abies amabilis*) in het noordwesten van de Verenigde Staten de bijdrage van ectomycorrhiza's aan de nutriëntenkringloop geschat. Hetzelfde is gedaan door Fogel (1980) en Fogel & Hunt (1983) voor een bos van Douglasspar

(*Pseudotsuga menziesii*). Deze auteurs komen onafhankelijk van Vogt tot vergelijkbare uitkomsten. Dit geeft enig vertrouwen in de betrouwbaarheid van deze cijfers.

Hoewel de totale biomassa grotendeels bovengronds voorkomt (75%), vindt de jaarlijkse strooiselproductie hoofdzakelijk onder de grond plaats (70%). De bijdrage van schimmels aan de biomassa is vrijwel verwaarloosbaar (< 1%), maar van de jaarlijkse strooiselproductie nemen ectomycorrhizaschimmels 15% voor hun rekening. Als we nu kijken naar de nutriëntengehaltes, dan zien we dat schimmels veel rijker zijn aan stikstof dan plantaardig materiaal. Vooral vruchtlichamen bevatten verhoudingsgewijs veel stikstof (4%), maar ook hyfen en sclerotiën zijn stikstofrijker (1-2%) dan het dode plantemateriaal (0,5%). Levende naalden en fijne wortels bevatten ook meer stikstof, maar deze stikstof wordt intern in de plant gecirculeerd en teruggetrokken voordat de naalden vallen en de wortels afsterven. Van hout is bekend dat het buitengewoon arm aan stikstof is. Van belang is tot slot hoe snel de verschillende componenten worden afgebroken. Boomstammen worden vaak pas na honderd(en) jaren afgebroken, naalden na zo'n 5 jaar, terwijl fijne wortels, mycorrhiza's, sclerotiën, hyfen en vruchtlichamen al na één jaar afgebroken zijn.

Voor de productie en circulatie van stikstof betekent dit dat zo'n 60% (Zilverspar) tot 75% (Douglasspar) van de stikstof jaarlijks vrijkomt bij de afbraak van mycorrhiza's, hyfen, sclerotiën en vruchtlichamen, en zo'n 15-30% bij de afbraak van de fijne wortels (die gemycorrhizeerd zijn, en waarbij de mycorrhizaschimmels een deel van de afbraak voor hun rekening nemen). Voor fosfor zijn deze getallen vergelijkbaar (50-60% via de schimmel en 20-25% via de afbraak van fijne wortels).

In deze Amerikaanse bossen behoort een groot gedeelte van de vruchtlichamen tot de truffels en schijntruffels. De belangrijkste rol bij de nutriëntencirculatie spelen de mycorrhiza's en sclerotiën van *Cenococcum geophilum*, en het is uitermate belangrijk dat ook in onze bossen de bijdrage van deze soort zo goed mogelijk wordt gekwantificeerd. Schattingen over biomassa, jaarlijkse productie en afbraak van sclerotiën van *Cenococcum* zijn essentieel om tot een redelijke schatting van de nutriëntenkringloop te komen.

Deze hoge cijfers zijn wellicht typisch voor natuurlijke bossen op voedselarme grond, doordat daar de productie van mycorrhiza's en fijne wortels zo geweldig groot is. Voor bossen op rijkere grond zijn deze cijfers lager. Doordat de strooiselafbraak daar sneller verloopt, komen er per tijdseenheid meer nutriënten vrij bij de afbraak van bladeren, waardoor de bijdrage van schimmels geringer is.

Het blijkt dus uit deze, enigszins speculatieve cijfers, dat ectomycorrhizaschimmels een buitengewoon belangrijke rol spelen bij de circulatie van nutriënten. Het voortbestaan van deze snelle cyclus (Coleman & al., 1983) kan echter alleen gewaarborgd worden indien ook op langere termijn voldoende nutriënten beschikbaar blijven, en dit kan alleen als door middel van strooiselafbraak ook de moeilijk afbreekbare componenten worden afgebroken. Bij dit proces, dat veel langzamer verloopt, spelen de saprotrofe schimmels de hoofdrol.

De cijfers geven voorts aan dat de achteruitgang van ectomycorrhizaschimmels niet alleen kan leiden tot een verminderde nutriëntenvoorziening voor de boom, maar vrijwel zeker ook tot vertraging van de circulatiesnelheid van nutriënten in het bos.

Met dank aan Annelies Jansen en Peter-Jan Keizer voor hun kritische commentaar op een eerdere versie van dit manuscript.

LITERATUUR

- Coleman, D.C., Reid, C.P.P. & Cole, C.V. (1983). Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. *Adv. ecol. Res.* 13: 1-55.
- Dighton, J., Thomas, E.D. & Latter, P.M. (1987). Interactions between tree roots, mycorrhizas, a saprotrophic fungus and the decomposition of organic substrates in a microcosm. *Biol. Fertil. Soils* 4: 145-150.
- Fogel, R. (1980). Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems. *New Phytol.* 86: 199-212.
- Fogel, R. & Hunt, G. (1983). Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Can. J. For. Res.* 13: 219-232.
- Frank, A.B. (1894). Die Bedeutung der Mykorrhizapilze für die gemeine Kiefer. *Forstw. Cbl.* 16: 1852-1890.
- Gadgil, R.L. & Gadgil, P.D. (1975). Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *New Z. J. For. Sci.* 5: 35-41.
- Giltrap, N.J. (1982). Production of polyphenol oxydases by ectomycorrhizal fungi with special reference to *Lactarius* spp. *Trans. Br. mycol. Soc.* 78: 75-81.
- Harley, J.L. (1989). The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.* 92: 129-139.
- Harvey, A.E., Jurgensen, M.F. & Larsen, M.J. (1976). Distribution of ectomycorrhizae in a mature Douglas-fir/larch forest in western Montana. *For. Sci.* 22: 393-398.
- Kropp, B.R. (1982). Fungi from decayed wood as ectomycorrhizal symbionts of western hemlock. *Can. J. For. Res.* 12: 36-39.
- Linkins, A.E. & Antibus, R.K. (1982). Mycorrhizae of *Salix rotundifolia* in coastal arctic tundra. In Laursen & Ammirati (Eds), *Arctic and Alpine Mycology* 1: 509-531.
- Lundeberg, G. (1970). Utilization of various nitrogen sources, in particular bound soil nitrogen, by mycorrhizal fungi. *Stud. forest. suec.* 79: 1-95.
- Newberry, D.M., Alexander, I.J., Thomas, D.W. & Gartlan, J.S. (1988). Ectomycorrhizal rain-forest legumes and soil phosphorus in Korup National Park, Cameroon. *New Phytol.* 109: 433-450.
- Read, D.J. (1987). In support of Frank's organic nitrogen theory. *Angew. Bot.* 61: 25-37.
- Read, D.J., Leake, J.R. & Langdale, A.R. (1989). The nitrogen nutrition of mycorrhizal fungi and their host plants. In Boddy, Marchant & Read (Eds), *Nitrogen, phosphorus and sulphur utilization by fungi*: 181-204. Cambridge.
- Singer, R. (1988). The role of fungi in periodically inundated Amazonian forests. *Vegetatio* 78: 27-30.
- Singer, R. & Araujo, I. (1979). Litter decomposition and ectomycorrhiza in Amazonian forests. *Acta amazon.* 9: 25-41.
- Trojanowski, J., Haider, K. & Hüttermann, A. (1984). Decomposition of ¹⁴C-labelled lignin, holocellulose and lignocellulose by mycorrhizal fungi. *Arch. Microbiol.* 139: 202-206.
- Vogt, K.A., Grier, C.C., Meier, C.E. & Edmonds, R.L. (1982). Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology* 63: 370-380.