

OECOLOGIE VAN PADDESTOELEN EN SCHIMMELS 2

Inleiding tot de oecologie van de mycorrhizavormende schimmels

Aad J. Termorshuizen & Gerrit J. Bollen, Vakgroep Fytopathologie,
Postbus 8025, 6700 EE Wageningen.

An introduction to the ecology of mycorrhizal fungi is presented. Morphology, occurrence and functioning of the five main groups, the ectomycorrhiza, vesicular-arbuscular mycorrhiza, orchidaceous mycorrhiza, ericoid mycorrhiza and arbutoid mycorrhiza are presented.

Inleiding

Praktisch alle planten, van mos, varen en paardestaart tot boom, hebben een symbiose tussen hun wortels of rhizoïden (bij mossen) en bepaalde schimmels. Deze symbiose is gewoonlijk tot voordeel voor zowel de plant als de schimmel, en wordt mycorrhiza genoemd. Mycorrhiza betekent letterlijk schimmelwortel. Een mycorrhiza is dus het resultaat van een interactie tussen plant en schimmel. De bij deze interactie betrokken plant wordt in dat geval de **fyto**biont genoemd, en de schimmel de **myco**biont. Uiteraard zijn er ook schimmels die wel in de wortels voorkomen maar geen mycorrhiza vormen. Dit zijn dan meestal de pathogene wortelschimmels. Deze zijn van mycorrhiza te onderscheiden door het ontbreken van de karakteristieke structuren die de verschillende mycorrhizatypen vormen. Deze komen hieronder uitgebreid aan de orde.

Voor de plant is de symbiose tot voordeel doordat de schimmel veel efficiënter dan de plant water en daarin opgeloste nutriënten opneemt. Deze meer efficiënte opname kan op verschillende manieren verklaard worden:

- 1 de verhouding tussen oppervlak en inhoud van schimmelhyfen is veel groter dan die van plantewortels. Dit betekent dat per hoeveelheid biomassa een hyfe veel meer blootgesteld is aan haar omgeving dan een wortel;
- 2 schimmelhyfen kunnen nauwere poriën in de grond binnendringen dan plantewortels;
- 3 schimmels zijn in staat organische verbindingen op te nemen en deze om te zetten in een voor planten opneembare vorm.

Naast effecten van de mycobiont op de nutriëntenhuishouding van de plant kan de symbiose de plant beschermen tegen aantasting door pathogene organismen. Deze bescherming wordt veroorzaakt door:

- 1 de genoemde verbeterde nutriëntenhuishouding van de plant;
- 2 inductie door de mycorrhizavormende schimmel van een verhoogde afweerreactie door de plant tegen latere binnendringers;
- 3 de geringere productie van exsudaten (uitscheidingsprodukten) door de wortel (deze exsudaten zijn rijk aan koolhydraten en daarom aantrekkelijk voor pathogene organismen) omdat de mycobiont deze wortel-exsudaten opneemt;
- 4 de fysieke aanwezigheid van schimmelweefsel van de mycobiont, die een mechanische barrière voor pathogene organismen vormt. Dit geldt alleen voor mycorrhizatypen die een laag van schimmelweefsel rondom de wortel vormen;

- 5 de geringere groei van wortelsystemen die geïnfecteerd zijn met mycorrhizavormende schimmels, waardoor de kans op een ontmoeting met een pathogeen organisme afneemt. De geringere groei wordt verklaard door de verbeterde nutriëntenhuishouding van de plant (zie punt 1).

Ook verhogen sommige mycobionten de tolerantie van de plant voor toxische stoffen. Voor de schimmel is de symbiose van voordeel omdat deze kan beschikken over door de plant geproduceerde koolhydraten. Koolhydraten zijn nodig voor de energievoorziening voor de schimmel en voor de bouw van nieuwe celwanden. Koolhydraten kunnen ook opgeslagen worden als reserve in de vorm van bijvoorbeeld glycogeen of trehalose.

Bij de bladgroenloze planten is de richting van de stroom van koolhydraten tussen fyto- en mycobiont echter omgekeerd. Hier onttrekt de fyto-biont aan de mycobiont koolhydraten. Op zijn beurt onttrekt de mycobiont in dat geval weer koolhydraten van een andere waardplant of van dood organisch materiaal.

Er worden verschillende typen mycorrhiza onderscheiden, waarvan de vijf meest belangrijke zijn de ectomycorrhiza, de vesiculair-arbusculaire mycorrhiza, de heidemycorrhiza, de arbutoïde mycorrhiza en de orchideeënmycorrhiza. Deze vijf hoofdgroepen verschillen sterk van elkaar en zijn nooit met elkaar te verwarren. De term endomycorrhiza is een verouderde term waaronder vroeger de vesiculair-arbusculaire, heide-, arbutoïde en orchideeënmycorrhiza vervat werden.

Ectomycorrhiza

De ectomycorrhiza komt bij vele houtige plantesoorten voor op alle plaatsen waar deze soorten aanwezig zijn. Er zijn enkele kruidachtige plantesoorten bekend die ectomycorrhiza vormen (bijv. *Polygonum viviparum*). In Nederland zijn bekende geslachten die ectomycorrhiza vormen Berk, Beuk, Den, Eik, Els en Spar. Er zijn boomsoorten (bijv. Populier en Wilg) die zowel ectomycorrhiza als vesiculair-arbusculaire mycorrhiza vormen.

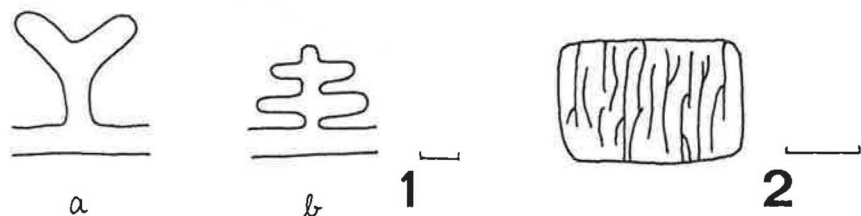
De meeste mycobionten die ectomycorrhiza vormen behoren tot de basidiomyceten, en een beperkt aantal tot de ascomyceten. Bekende geslachten van ectomycorrhizavormende schimmels zijn *Boletus*, *Cantharellus*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Laccaria*, *Lactarius*, *Russula*, *Scleroderma* en *Tuber*. Onder de mycobionten zijn er zowel geslachten die heel gemakkelijk op een kunstmatige voedingsbodem groeien (bijv. *Xerocomus*) als die moeilijk (*Cortinarius*) of niet (*Russula*) cultiveerbaar zijn. Opmerkelijk is dat het tot op heden nog steeds niet gelukt is om mycorrhizavormende schimmels onder gecontroleerde omstandigheden vruchtlichamen te laten vormen, terwijl dit voor vele saprotrofe schimmels wel lukt (bijv. *Agaricus*, *Pleurotus*).

Alle ectomycorrhizavormende schimmels zijn oecologisch obligate mycorrhizavormers. Dit betekent dat deze schimmels in de natuur uitsluitend voorkomen als ze mycorrhiza gevormd hebben met een waardplant. Aanwezigheid van vruchtlichamen van ectomycorrhizavormende schimmels verraadt dus de aanwezigheid van mycorrhiza's. Omgekeerd betekent de afwezigheid van vruchtlichamen niet dat er geen mycorrhiza's ondergronds aanwezig zijn. De vorming van vruchtlichamen wordt onder andere beïnvloed door de conditie van de bomen. Zo vonden Last et al. (1979) dat het handmatig ontbladeren van berken binnen drie dagen een sterk negatief effect had op de produktie van vruchtlichamen door de mycobionten.

Onder de mycobionten zijn soorten die sterk gebonden zijn aan een bepaalde waardplant (bijv. *Suillus grevillei* bij *Larix*), of die minder of geen waardplantpreferentie hebben (bijv. *Xerocomus badius*). Het bodemprofiel is ook van invloed op de mycobionten. Op gestoorde bodemprofielen komt bijvoorbeeld *Thelephora terrestris* heel veel voor, terwijl op oudere bodemprofielen *Lactarius hepaticus* talrijk is. Tot slot speelt bij de verspreiding van mycobionten ook de leeftijd van de boom een rol. Dit kan worden waargenomen door het volgen van de mycoflora rondom geïsoleerde bomen, zoals berk. Uit onderzoek is gebleken dat jonge bomen andere soorten mycobionten hebben dan oude bomen. Mycobionten die typisch zijn voor oude bomen kunnen ook wel mycorrhiza's vormen met jonge bomen, maar ze moeten dan ook met oude bomen verbonden zijn. Het verbreken van deze verbinding, bijvoorbeeld door het graven van een greppel, doet deze mycorrhiza's bij jonge bomen verdwijnen. Hieruit blijkt dat de mycobiont een netwerk tussen verschillende bomen vormt. Op deze manier is het denkbaar dat enigszins verzwakte bomen van de mycorrhiza meer dan evenredig kunnen profiteren, omdat de mycobiont de koolhydraten van andere, relatief gezonde bomen kan betrekken. Deze hypothese is echter nog niet bewezen.

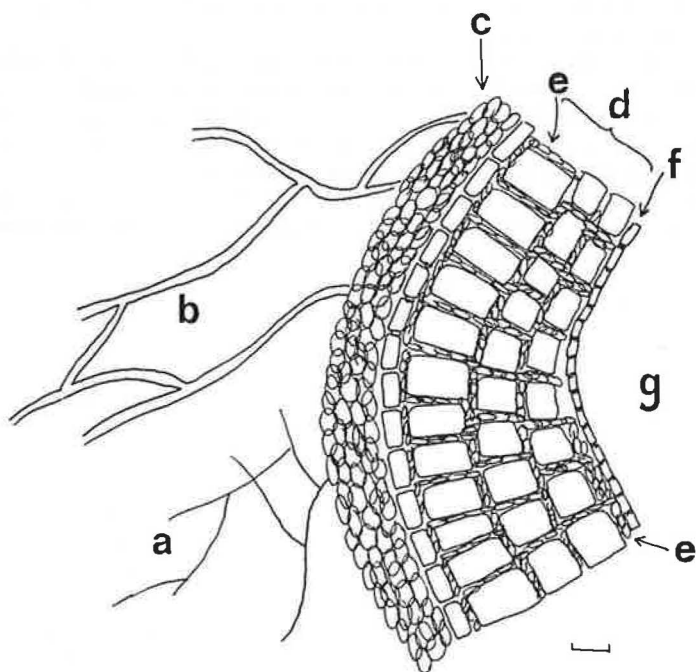
Bij de ectomycorrhiza groeit de schimmel rondom de wortel en tussen de cellen van de schors van de wortel van de fytoïont. De schors bestaat uit de buitenste cellagen van de wortel. De **centrale cilinder**, waarin het verticale transport van water en nutriënten plaats heeft, kan door mycorrhizavormende schimmels niet worden gepenetreerd door de aanwezigheid van een cellaag, die de **endodermis** wordt genoemd.

Ectomycorrhiza is gemakkelijk te herkennen aan de korte, vertakte worteltjes. Wortelharen ontbreken. De vertakking wordt veroorzaakt door productie van hormonen door de mycobiont. Er zijn twee vertakkingswijzen (figuur 1). De dichotome vertakkingswijze komt voor bij alle *Pinus*-soorten en de geveerde vertakkingswijze bij alle andere boomsoorten. Mycorrhizavormende schimmels die zowel *Pinus*-soorten als andere soorten kunnen infecteren, zoals *Laccaria proxima*, veroorzaken dus bij verschillende waardplanten verschillende vertakkingswijzen van de wortel. Ook de beperkte groei van de worteltjes wordt veroorzaakt door de mycobiont. De worteltjes bereiken gewoonlijk een lengte van maximaal 7-10 mm.



Figuur 1. De twee vertakkingsstypen bij ectomycorrhiza: a. dichotome vertakking; b. geveerde vertakking (maatbalkje: 1 mm). Figuur 2. Hartig net op een parenchymcel van de wortel in een pletpreparaat. De omtrek is een cel uit de schors van de wortel. Op deze cel ligt een deken van schimmelweefsel, die het Hartig net genoemd wordt. Dit Hartig net is in een pletpreparaat te zien in de vorm van een zeer karakteristiek patroon van lijntjes (maatbalkje: 50 μ m).

De mycorrhizaworteltjes zijn omgeven door een dicht web van schimmelweefsel, dat op dwarsdoorsnede een voor de soort karakteristieke structuur heeft. Deze laag om de wortel wordt de **mantel** genoemd (Fig. 3). De mantel kan behoorlijk dik zijn (0,1-0,5 mm), waardoor het wortelweefsel onzichtbaar is. In het algemeen is de mantel bruin. De kleur kan echter bij jonge mycorrhiza's heel karakteristiek zijn. Soms komen tinten in de mantel overeen met die in het vruchtlichaam. Zo hebben mycorrhiza's van *Laccaria bicolor* vaak een zweem van roze, en zijn mycorrhiza's van *Scleroderma citrinum* geelachtig bruin. Aan de mantel zitten vaak rhizomorfen (*Paxillus involutus*) of karakteristieke hyfen (*Cenococcum graniforme*, *Dermocybe semisanguinea*) bevestigd. Dit kenmerk is soortspecifiek, en treedt bijvoorbeeld niet op bij *Lactarius hepaticus*. De enige andere opvallende structuur van ectomycorrhiza's die wij kennen zijn de kleine (diam. 0,5-1,0 mm), lichtbruine sclerotiën van *Paxillus involutus* op hyfen en rhizomorfen in de nabijheid van mycorrhiza's.



Figuur 3. Halfschematische dwarsdoorsnede door een ectomycorrhiza: a. hyfen van de schimmel; b. rhizomorfen van de schimmel; c. mantel van de schimmel; d. schorslaag van de wortel met Hartig net; e. Hartig net; f. endodermis; g. plaats van de centrale cylinder met vaatbundels (niet getekend) (maatbalkje: 100 μ m).

Bij veel soorten Boleten hebben mycorrhiza's de vorm van bolletjes met een diameter van 5-10 mm. Op dwarsdoorsnede zijn ongeveer tien tegen elkaar aanliggende worteltjes te zien, die omgeven zijn door een gemeenschappelijke mantel. Het bolletje is het resultaat van een zeer intensieve vertakking van de wortel. In het Duits hebben deze boletemycorrhiza's een aparte naam: Knollenmycorrhiza.

Bij ectomycorrhiza heeft de uitwisseling van nutriënten plaats bij het mycelium dat tussen de cellen van de schors van de wortel zit. Hier heeft de mycobiont de individuele parenchymcellen van de fyto-biont omsponnen met een deken van schimmelweefsel, die een heel karakteristieke structuur heeft. Deze deken van schimmelweefsel (fig. 2) wordt het **Hartig net** genoemd, naar de ontdekker van deze structuur, T. Hartig (1805-1880).

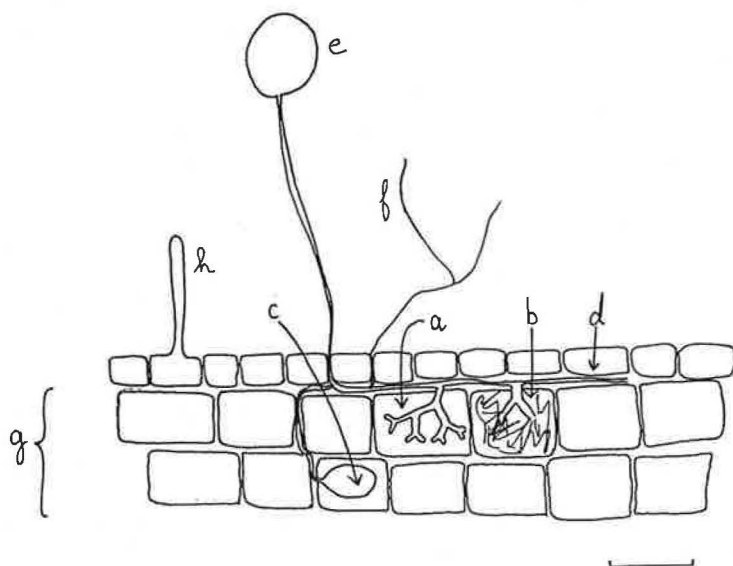
Voor de fyto-biont is de ectomycorrhiza vooral van belang vanwege de verbeterde beschikbaarheid van stikstof. De praktische betekenis van ectomycorrhiza is in veel gevallen overschat geweest, maar in sommige gevallen bleek het toevoegen van mycorrhizavormende schimmels in een boomkwekerij essentieel voor het welslagen van een aanplant. De meest spectaculaire resultaten verkreeg Marx (USA) (in Harley & Smith, 1983), die ontdekte dat inoculatie van bomen in de boomkwekerij met *Pisolithus tinctorius* noodzakelijk was bij de aanplant van verlaten mijnontginningen. Deze schimmel bleek de tolerantie van de bomen voor de in de mijnen aanwezige hoge concentraties van zware metalen sterk te verhogen. Verder zijn ectomycorrhiza's soms van belang bij de aanplant van exotische plantensoorten.

De term ectendomycorrhiza wordt gebruikt voor mycorrhizasymbioses die overeenkomen met ectomycorrhiza, maar waarbij tevens de schorscellen van de wortel worden geïnfecteerd door de schimmel. De precieze status van dit mycorrhizatypen is onduidelijk. Sommige auteurs beschouwen het als identiek aan ectomycorrhiza, waarbij infectie van de schorscellen plaats heeft in oude mycorrhizawortels. Anderen menen echter dat hier voor ectendomycorrhiza specifieke soorten schimmels bij betrokken zijn.

Vesiculair-arbusculaire mycorrhiza

De vesiculair-arbusculaire mycorrhiza (VAM) is verreweg het meest algemeen voorkomende mycorrhizatypen en komt voor bij bijna alle mossen, wolfsklauwen, paardestaarten, varens, kruidachtige planten en bij vele boomsoorten. Deze mycorrhiza wordt in mindere mate aangetroffen bij de Caryophyllaceae, Cruciferae, Chenopodiaceae, Urticaceae en een aantal waterplanten. Van de houtige planten vormen o.a. Populier en Wilg zowel vesiculair-arbusculaire mycorrhiza als ectomycorrhiza. Daarnaast zijn er vele soorten die uitsluitend vesiculair-arbusculaire mycorrhiza vormen, waaronder de in Nederland voorkomende soorten uit de geslachten *Iep*, *Linde* en *Tamme Kastanje*.

De schimmels die vesiculair-arbusculaire mycorrhiza vormen behoren alle tot de Endogonaceae (klasse zygomyceten). Alle soorten die tot deze familie behoren vormen vesiculair-arbusculaire mycorrhiza, behalve *Endogone*-soorten. De taxonomische status van deze mycorrhizavormende schimmels is niet helemaal duidelijk, omdat sexueel gevormde sporen ontbreken. De bekendste geslachten zijn *Gigaspora* en *Glomus*. Voor onderzoek en gerichte toepassing van deze schimmels is het een handicap dat ze niet te kweken zijn op een kunstmatige voedingsbodem. Ze worden in cultuur gehouden op de waardplant en daarmee wordt het entmateriaal verstrekt. De mycobionten hebben, in tegenstelling tot vele ectomycorrhizavormende schimmelsoorten, een heel brede waardplantenreeks.



Figuur 4. Halfschematische tekening van een pletpreparaat van een arbusculaire mycorrhiza: a. boompje, jong stadium, met karakteristieke dichotome vertakking; b. boompje, ouder stadium; c. blaasje; d. intercellulaire hyfe; e. azygospore; f. schimmelhyfen; g. schors van de wortel; h. wortelhaar (maatbalkje: 50 μm).

Bij de vesiculair-arbusculaire mycorrhiza bevinden de karakteristieke mycorrhiza-structuren zich uitsluitend in de wortel (figuur 4). Wortelharen zijn gewoonlijk aanwezig. Macroscopisch hebben vesiculair-arbusculaire mycorrhiza's geen karakteristieke structuren. Vanuit een penetratiepunt in de wortel groeit de mycobiont met hyfen zowel in de richting van de worteltop als van de worteltop af, en penetreert afzonderlijke cellen in de wortelschors. In deze cellen vormt de mycobiont een stelsel van dichotoom vertakte hyfen, die, met wat goede wil, het uiterlijk hebben van een boompje met zeer fijne eindvertakkingen (*arbusculum* = boom). Aangenomen wordt dat hier de uitwisseling van voedingsstoffen plaats heeft. Voor de fytoïont is de vesiculair arbusculaire mycorrhiza vooral van belang vanwege de verbeterde beschikbaarheid van fosfor. Verder vormt de mycobiont na verloop van tijd tussen of in de schorscellen blaasjes (*vesiculum* = blaasje), waarvan de functie onduidelijk is. (Overigens vormen niet alle vesiculair-arbusculaire mycorrhizavormende schimmels deze blaasjes. Om deze reden wordt in de recente literatuur dit type mycorrhiza ook wel genoemd arbusculaire mycorrhiza.) Buiten de wortel worden asexueel gevormde overlevingsstructuren gevormd, die azygosporen genoemd worden. Deze naam is ontleend aan de sexueel gevormde sporen in de zygomyc-

ceten, de zygosporen. Azygosporen zijn ronde, eencellige structuren, die enorme afmetingen kunnen bereiken (diam. 300 μm).

De praktische betekenis van vesiculair-arbusculaire mycorrhiza in de intensieve landbouw is gering, omdat de infectie door het hoge niveau van bemesting in het algemeen laag is. Het hoge aanbod van fosfaat maakt de mycorrhiza in feite overbodig. In de biologische landbouw met minder bemesting is deze mycorrhiza echter van veel groter belang. Dat geldt eveneens voor de extensieve landbouw zoals die in grote delen van de wereld wordt bedreven. Aangezien vatbare planten van nature al worden geïnfecteerd met deze mycorrhiza, is toevoeging van mycobionten aan planten meestal niet zinvol.

Mycorrhiza bij heide-achtigen

Bij de heide-achtigen worden twee mycorrhizatypen onderscheiden: de heidemycorrhiza (bij Bosbes, Dophei, Rododendron en Struikhei) en de arbutoïde mycorrhiza (bij Arbutus, Beredruif, Stofzaad en Wintergroen).

Heidemycorrhiza's hebben macroscopisch geen karakteristieke structuren. Microscopisch kunnen heidemycorrhiza's direct worden waargenomen. De mycobiont is zichtbaar als een op het oppervlak van de haarwortels aanwezig gesepteerd mycelium en in de cellen van de schors van de wortel als sterk gewonden mycelium. Geïnfecteerde schorscellen kunnen tot 80% van hun celinhoud bezet zijn met de mycobiont. Wortelharen ontbreken. Over de mycobiont is maar weinig bekend. Er zijn zowel enige ascomyceten (*Gymnascella dankaliensis*, *Hymenoscyphus ericae*, *Myxotrichum setosum*, *Pseudogymnascella roseus*) als enkele deuteromyceten (*Oidiodendron spp.*) bekend als mycobiont bij heide-achtigen. Het voordeel voor de plant is de verbeterde voorziening van stikstof.

Arbutoïde mycorrhiza's hebben net als ectomycorrhiza's een mantel en een Hartig net. In tegenstelling tot de ectomycorrhiza dringt het mycelium echter evenals bij de vesiculair-arbusculaire mycorrhiza de buitenste cellen van de schors binnen. Deze cellen kunnen helemaal gevuld zijn met sterk gewonden mycelium van de mycobiont. De identiteit van de mycobionten is onbekend. Verwacht wordt dat het om dezelfde soorten gaat als die, welke ectomycorrhiza vormen. Onder de fytoïonten neemt het Stofzaad (*Monotropa hypopitys*) een bijzondere plaats in, omdat het geen bladgroen heeft en dus in ruil voor stikstof en andere verbindingen geen koolhydraten aan de schimmel levert. Aangenomen wordt dat het koolhydraten onttrekt aan de mycobiont, die op zijn beurt weer koolhydraten onttrekt aan een andere fytoïont (ofwel een bladgroenbevattende heide-achtige, ofwel een ectomycorrhizavormende plantesoort). De bij Stofzaad voorkomende mycorrhiza wordt soms ook wel tot een afzonderlijk mycorrhizatype gerekend, dat dan het monotropoïde mycorrhizatype genoemd wordt.

Bij de bladgroenbevattende planten is het voordeel voor de schimmel net als bij de ectomycorrhiza de beschikbaarheid over door de plant geproduceerde koolhydraten. Bij de half-bladgroenloze planten is dit voordeel niet zo duidelijk, en bij de geheel bladgroenloze is het nog maar de vraag of er enig voordeel is voor de schimmel. Waarschijnlijk is de relatie hier parasitair van aard, waarbij de plant parasiteert op de schimmel.

Orchideeënmycorrhiza

De orchideeënmycorrhiza wijkt in veel opzichten sterk af van de hiervoor besproken mycorrhizatypen. Terwijl de stroom van koolhydraten bij de hierboven besproken vier mycorrhizatypen van fyto- naar mycobiont loopt (uitgezonderd de mycorrhiza die bij

Stofzaad voorkomt, zie boven), is dit bij de orchideeënmycorrhiza omgekeerd. Zaden van orchideeën zijn buitengewoon klein en krijgen geen voedingsstoffen mee van de moederplant. Voor een geslaagde kieming zijn vele soorten afhankelijk van een mycorrhizavormende schimmel. De mycorrhizavormende schimmel ontleent zijn koolhydraten aan levend of dood organisch materiaal. Onder de mycosymbionten zijn de pathogene schimmels *Armillaria mellea* en *Rhizoctonia solani* bekende voorbeelden. Isolaten van *R. solani*, geïsoleerd van tomaat, bleken de kieming van Purperorchis te stimuleren. Orchideeënsoorten die grotere zaden bezitten blijken bij de kieming niet zo sterk afhankelijk te zijn van infectie door een mycobiont, maar in latere stadia blijkt de mycobiont de groei en ontwikkeling sterk te stimuleren.

Bij de orchideeënmycorrhiza parasiteert de plant dus op de schimmel. Bij de bladgroenbevattende orchideeënsoorten keert de koolhydratenstroom in een later stadium om ten gunste van de mycobiont, maar bij de bladgroenloze orchideeënsoorten, zoals de Vogelnestorchis, parasiteert de fytoïont de gehele levenscyclus op de schimmel.

Kennis over dit mycorrhizatype is van essentieel belang voor de teelt van orchideeën.

Aanbevolen literatuur

Een algemene, bondige inleiding is geschreven door Jackson & Mason (1984). Voor de meer geïnteresseerde is het standaardwerk van Harley & Smith (1983) sterk aan te bevelen. Een meer recent werk is van Allen (1992).

Met dank aan Dorine Dekkers (vakgroep Ecologische Landbouw, Landbouwuniversiteit Wageningen) voor het becommentariëren van de paragraaf over vesiculair-arbusculair mycorrhiza.

LITERATUUR

- Allen, M.J., 1992. Mycorrhizal functioning. London.
 Harley, J.L. & S.E. Smith, 1983. Mycorrhizal symbiosis. London.
 Jackson, R.M. & P.A. Mason, 1984. Mycorrhiza. Studies in Biology no. 159. London.
 Last, F.T., J. Pelham, P.A. Mason, & K. Ingleby. 1979. Influence of leaves on sporophores by fungi forming sheathing mycorrhizas with *Betula* spp. Nature 280: 168-169.

BOEKAANKONDIGINGEN

Nieuwe catalogus van de NMV-bibliotheek

Deze is bij onze bibliothecaris Huub van der Aa te verkrijgen. Prijs f 15,- excl. porto (binnenland f 3,50; buitenland f 4,10). De catalogus is ook te koop tijdens NMV-bijeenkomsten.

J. van Brummelen, 1995. A world-monograph of the genus *Pseudombrophila* (Pezizales, Ascomycotina). Libri Botanici 14. IHW-Verlag, Eching. Prijs: DM 98.

Een bespreking van deze zojuist verschenen monografie volgt nog. Dit boek is ook te koop bij Chiel Noordeloos, Rijksherbarium te Leiden (tot medio augustus nog Schelpenkade 6 en tel. 071-130541).