

OECOLOGIE VAN PADDESTOELEN EN SCHIMMELS 3

Arbusculaire mycorrhiza schimmels

Dorine Dekkers, Vakgroep Ecologische Landbouw, Haarweg 333, 6709 RZ Wageningen.

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) occur in symbiosis with a wide range of host plants and play an important role in natural and agricultural ecosystems. AMF belong to six genera in three families in the order Glomales. Spore characteristics and differences in sequence of nucleic acids are used for the identification of the species. Roots of plants with AMF are more branched than roots without AMF and this ramification implies a better uptake of nutrients. In agriculture plants with AMF give better crops than plants without; AMF protect the host plants against infection by nematodes and soil pathogens. Intensive agricultural practices have a negative effect on the number of infections by AMF.

Inleiding

In het vorige nummer van Coolia hebben Termorshuizen & Bollen (1995) een inleiding gegeven over de oecologie van de vijf belangrijkste typen mycorrhiza. In dit artikel wordt dieper ingegaan op de groep mycorrhiza die tot voor kort vesiculair-arbusculaire mycorrhiza (vaak afgekort tot VAM) werd genoemd. Op dit moment wordt deze groep internationaal aangeduid met arbusculaire mycorrhiza-vormende schimmels (in het Engels **arbuscular mycorrhizal fungi**, afgekort tot **AMF**). De reden hiervoor is dat de vesicels (zie figuur 4 in Termorshuizen & Bollen, 1995) niet in alle soorten van de arbusculaire mycorrhiza-vormende schimmels worden gevormd, en dus minder karakteristiek zijn voor deze mycorrhiza-groep dan tot nu toe werd gedacht.

Voorkomen

De waardplantenreeks voor AMF is zeer breed, zoals Termorshuizen & Bollen (1995) reeds aangaven. Gerdemann (1968) stelde het aldus: 'it is easier to name families and genera which do not form vesicular-arbuscular mycorrhizas than those which do'. De waardplant is in meer of mindere mate mycotroof, wat betekent dat opname van water en voedsel (deels) via de schimmel verloopt. De mate van mycotrofie is afhankelijk van de fosfaatbehoefte van de waardplant en wordt bepaald door:

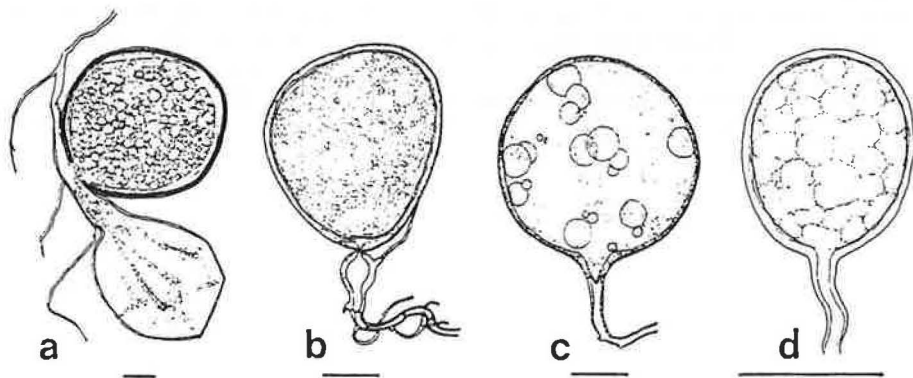
- 1 het fosfaatgehalte van het zaad;
- 2 de morfologie van de wortel en mate van vorming van wortelharen;
- 3 de aanwezigheid van mechanismen (zoals bijvoorbeeld uitscheiding van bepaalde zuren door wortels van mosterdzaad) voor het vrijmaken en opnemen van fosfaat door de plant.

Over het algemeen zijn waardplanten met een beperkt wortelstelsel zonder wortelharen, met kleine zaden en zonder andere mechanismen voor het vrijmaken van fosfaat (zoals uien en prei) meer mycotroof dan waardplanten met een uitgebreid wortelstelsel en grote zaden (zoals granen) (Joner, 1994; Mosse, 1986).

Taxonomie

Thaxter (1922) legde de basis voor de taxonomie van AMF en bracht zowel mycorrhiza- als niet-mycorrhiza-vormende schimmels onder in het geslacht *Endogone* (orde Mucorales, klasse Zygomyceten). Mosse (1953) legde voor het eerst het verband tussen *Endogone*-soorten en de structuren van een mycorrhiza-vormende schimmel. Tientallen jaren van verdere definitie van de familie Endogonaceae en beschrijvingen van nieuwe soorten volgden. In totaal werden 7 geslachten beschreven: *Endogone*, *Glomus*, *Sclerocystis*, *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Entrophospora* en *Scutellospora*. *Endogone* omvat alle soorten uit de familie die geen mycorrhiza-structuren vormen. Om deze reden is door Morton & Benny (1990) het geslacht *Endogone* gescheiden van de andere geslachten en opgenomen in een eigen familie (Endogonaceae) en orde (Endogonales). De zes overblijvende geslachten behoren nu tot de orde Glomales. Binnen deze orde zijn 126 soorten beschreven (Morton, 1988). In tabel 1 wordt een overzicht gegeven van de huidige taxonomie van de orde van de Glomales (Morton & Benny, 1990).

De taxonomie van de orde Glomales is gebaseerd op de morfologie van de sporen. De belangrijkste criteria zijn de grootte, vorm, kleur, algemene structuur, ornamentatie en celwandstructuur (of structuur van de celwandlagen) van de sporen. Ter illustratie geeft figuur 1 een dwarsdoorsnede van enkele sporen.



Figuur 1. Voorbeelden van sporen van arbusculaire mycorrhizaschimmels (Trappe & Schenck, 1982). a: *Acaulospora laevis*. Sporen ontwikkelen zijdelings nabij het einde van hyfen, waarvan de top is opgezwollen. Gewoonlijk opvallend dikke celwand; b: *Gigaspora calospora*. Sporen worden op het eind van hyfen gevormd. Sporen zijn gescheiden van de hyfen door middel van een septum. Een deel van de hyfe blijft aan de spore vastzitten; c: *Glomus mosseae* en d: *Glomus fasciculatum* behoren tot de meest algemene vertegenwoordigers van AMF. Kenmerken als bij *Gigaspora calospora*, maar de wijze van vorming van de sporen is anders. Maatbalkje: 50 μ m.

Orde: Glomales Morton & Benny	
Suborde: Glomineae Morton & Benny	
Familie:	Glomaceae Pirozynski & Dalpé
	Geslacht: <i>Glomus</i> Tulasne & Tulasne
	Geslacht: <i>Sclerocystis</i> (Berkeley & Broome) Almeida & Schenck
Familie:	Acaulosporaceae Morton & Benny
	Geslacht: <i>Acaulospora</i> (Gerdemann & Trappe) Berch
	Geslacht: <i>Entrophospora</i> Ames & Schneider
Suborde: Gigasporineae Morton & Benny	
Familie:	Gigasporaceae Morton & Benny
	Geslacht: <i>Gigaspora</i> (Gerdemann & Trappe) Walker & Sanders
	Geslacht: <i>Scutellospora</i> Walker & Sanders

Tabel 1. De huidige taxonomie van de orde Glomales volgens Morton & Benny (1990).

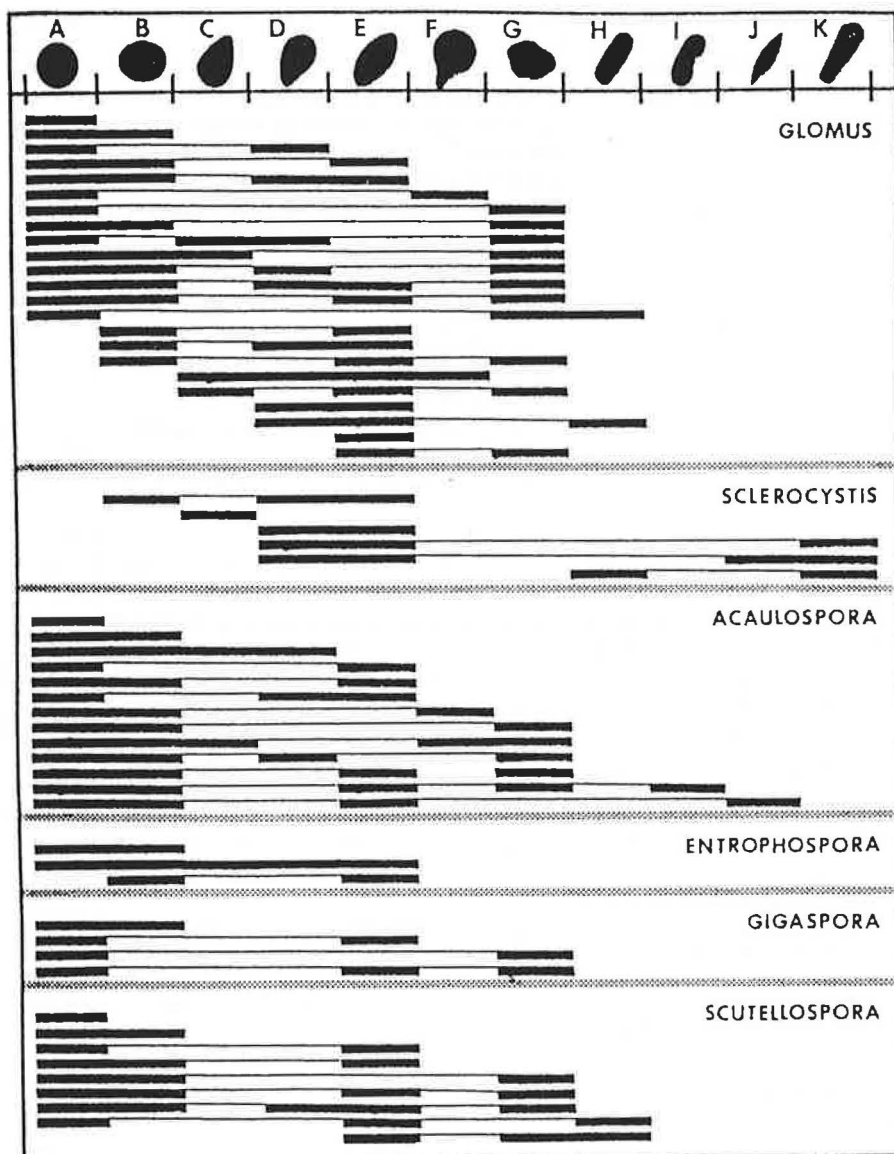
Eén van de meest gebruikte methoden om sporen uit de grond te extraheren is het nat zeven van de grond. Hierbij wordt grond (herhaaldelijk) geschud in water en gezeefd. Sporen en organisch materiaal blijven achter op de zeef en worden gescheiden door middel van centrifugeren in een sucrose-oplossing. Deze methode is relatief makkelijk uit te voeren maar is alleen kwalitatief bruikbaar. In veldmonsters zitten gemiddeld 100-500 sporen/100 g grond. In potten waar AMF in wordt gekweekt worden enkele duizenden sporen/100 g grond gevonden (Hayman, 1984).

De determinatie tot op soort wordt op dit moment uitgevoerd door enkele internationale specialisten; een eenvoudige determineertabel is in ontwikkeling. Figuur 2 geeft een voorbeeld van de verschillende vormen van sporen zoals deze voorkomen binnen de geslachten van de orde Glomales. Elke horizontale balk stelt een soort voor waarbij de verdikte delen aangeven welke vormen van sporen deze soort kan aannemen. De veelheid van vormen die de sporen van één soort kunnen aannemen laat zien dat determineren van AMF een specialisme is (Morton, 1988).

Naast de morfologie van de sporen wordt tegenwoordig voor de taxonomie ook gebruik gemaakt van moleculaire technieken. Op basis van verschillen in nucleïnezuuren in bepaalde delen van het DNA en enkele andere methoden zijn inmiddels enige taxonomische problemen opgelost. Overigens blijken deze moleculaire technieken tot nu toe de huidige taxonomische indeling te bevestigen (Rosendahl et al., 1994).

Involed van AMF op de morfologie van de wortel

De effecten van AMF op de morfologie van wortels zijn minder extreem dan de effecten van ectomycorrhiza. Sinds kort is bekend dat het wortelstelsel van planten met AMF meer vertakkingen heeft. Deze vertakkingen zijn korter en hebben een grotere diameter ten opzichte van vertakkingen van wortels zonder AMF. Het verschil in het aantal vertakkingen tussen geïnfecteerde en niet-geïnfecteerde wortels wordt groter naarmate de orde van de vertakking toeneemt. Zo hebben geïnfecteerde wortels van de



Figuur 2. Verscheidenheid aan vormen die sporen van soorten in de orde Glomales kunnen aannemen. De horizontale balken geven één soort weer en de verdikte delen van een balk de verscheidenheid aan vormen binnen één soort.

eerste orde 180% meer vertakkingen en geïnfecteerde wortels van de derde orde 700% meer vertakkingen dan niet-geïnfecteerde wortels (Hooker et al., 1992). (Een eerste orde wortel is een zijwortel die aan de hoofdwortel groeit; een tweede orde wortel is een zijwortel die aan een eerste orde wortel groeit.) Daarnaast is de grootte van het 'vertakkingseffect' positief gecorreleerd met het infectiepercentage van AMF in de wortels.

De ontwikkeling van het wortelstelsel is in het algemeen afhankelijk van de aanleg van wortelprimordia, het groeien van primordia, en deling, groei en dood van wortelcellen. Geïnfecteerde wortels vormen meer primordia en hebben een verhoogde deling, groei en dood van wortelcellen. Waarschijnlijk wordt dit effect veroorzaakt door hormonen omdat geïnfecteerde wortels een verhoogde concentratie aan cytokininen en auxinen bevatten (Atkinson et al., 1994).

De invloed van AMF op de morfologie van de wortel betekent een verbetering voor de nutriëntenopname. Daarnaast heeft het op de lange termijn een effect op de ontwikkeling van het wortelstelsel van meerjarige houtige gewassen. Elk jaar overleeft een deel van de boomwortels, waarbij de overlevingskans het grootst is voor eerste en tweede orde wortels. De wortels die afsterven veroorzaken een stroom van koolstof naar de bodem. Aangezien geïnfecteerde wortels een verhoging geven van het aantal vertakkingen van de wortels van een hoge orde, verhoogt AMF het aandeel wortels dat afsterft. Dit heeft tot gevolg dat meer koolstof in de bodem terecht komt. Volgens Atkinson et al. (1994) betekent dit op de lange termijn dat geïnfecteerde boomwortels voor meer dynamiek in de bodem zorgen.

Effecten van AMF op planten

Termorshuizen & Bollen (1995) noemden reeds een aantal voordelen en mechanismen van de symbiose voor de plant. Samenvattend zijn deze voordelen:

- 1 verhoogde nutriëntenopname;
- 2 verhoogde resistentie tegen wortelpathogenen;
- 3 verbeterde wateropname en verhoogde droogtetolerantie;
- 4 verbeterd watertransport in de wortel;
- 5 verhoogde tolerantie tegen toxische stoffen en extreme temperaturen.

In aansluiting hierop kan ook nog (6) een verbeterde aggregatie van bodemdeeltjes genoemd worden (Jackson & Mason, 1984).

Hieronder worden enkele resultaten gegeven die de effecten van AMF op de opbrengst van planten en de invloed van AMF op ziektes illustreren.

Tabel 2 geeft een overzicht van de opbrengst van verschillende gewassen die geïnfecteerd zijn met AMF. Hieruit blijkt dat planten met AMF een hogere opbrengst hebben dan planten zonder AMF. Gewassen met een hogere fosfaatbehoefte (zoals ui) laten een grotere opbrengstverhoging zien dan gewassen met een lagere fosfaatbehoefte (zoals kouseband) (Jackson & Mason, 1984).

Gewas	Soort AMF	Op- brengst	Land	Referentie
Maïs	<i>Glomus mosseae</i>	x 2,3	Pakistan	Khan (1972)
Tarwe	<i>Glomus mosseae</i>	x 3	Pakistan	Khan (1975)
Gerst	<i>Glomus mosseae</i>	x 4	Pakistan	Saif & Khan (1977)
Gerst	<i>Glomus caledonius</i>	x 1,3	Engeland	Owusu-Bennoah et al. (1979)
Ui	<i>Glomus caledonius</i>	x 6	Engeland	Owusu-Bennoah et al. (1979)
Luzerne	<i>Glomus caledonius</i>	x 4	Engeland	Owusu-Bennoah et al. (1979)
Mais	<i>Glomus mosseae</i>	x 1,3	Nigeria	Islam (1977)
Kouseband	<i>Glomus mosseae</i>	x 1,3	Nigeria	Islam (1977)
Katoen	<i>Glomus fasciculatus</i>	x 2,2	India	Bagyaraj et al. (1980)
Kouseband	<i>Glomus fasciculatus</i>	x 1,5	India	Bagyaraj et al. (1980)
Gierst	<i>Glomus fasciculatus</i>	x 3,2	India	Bagyaraj et al. (1980)

Tabel 2. Opbrengst van verschillende gewassen geïnfecteerd met AMF ten opzichte van planten die niet zijn geïnfecteerd. De aangehaalde referenties zijn vermeld in Jackson & Mason (1984).

Pathogene schimmel/nematode	Gastheer	Effect	Referentie
Schimmelsoorten:			
<i>Aphanomyces euteiches</i>	Erwt	-	Rosendahl (1985)
<i>Fusarium oxysporum</i>	Ui	-	Dehne (1982)
<i>Phytophthora sp.</i>	Citrus-vrucht	+	Davis & Menge (1980)
<i>Fusarium solani</i>	Sojaboon	-	Zambolin & Schenck (1983)
<i>Phytophthora cinnamomi</i>	Avocado	-	Davis et al. (1978)
<i>Sclerotium rolfsii</i>	Pinda	-	Krishna & Bagyaraj (1983)
<i>Thielaviopsis basicola</i>	Tabak	-	Baltruschat et al. (1975)
Nematodesoorten:			
<i>Paratylenchus penetrans</i>	Duiveboon	+	Elliott et al. (1984)
<i>Rotylenchus reniformis</i>	Tomaat	-	Sitaramaiah & Sikora (1982)
<i>Paratylenchus brachyurus</i>	Katoen	-	Hussey & Roncardori (1982)
<i>Meloidogyne hapla</i>	Ui	-	MacGuidwin et al. (1985)

Tabel 3. Invloed van AMF-kolonisatie op ziektes veroorzaakt door enkele schimmels en nematoden. De aangehaalde referenties zijn vermeld in Hooker et al. (1994). -: reductie van de ziekte ten gevolge van infectie door AMF; +: toename van de ziekte ten gevolge van infectie door AMF.

Tabel 3 geeft een overzicht van de invloed van kolonisatie door AMF op de ziektes veroorzaakt door bodempathogenen en nematoden. Hieruit blijkt duidelijk dat:

- 1 kolonisatie van wortels met AMF bescherming biedt tegen bodempathogenen;
- 2 de infectie van wortels door nematoden meestal wordt gereduceerd als de wortels zijn gekoloniseerd met AMF (Hooker et al., 1994).

Invloed van landbouwkundige maatregelen op AMF

Tot nu toe is beschreven welke invloed AMF kan hebben op de wortelmorfologie en op de plant als geheel. Op haar beurt wordt AMF beïnvloed door haar omgeving. Tabel 4 laat zien dat in vergelijkbare velden de aantallen soorten AMF die worden gevonden verminderen bij een meer intensief beheer (Sieverding, 1989).

Land	Natuurlijk ecosysteem	Extensief bedrijfs-systeem*	Intensief bedrijfs-systeem**
Brazilië	16	11	6
Colombia	21	10-15	
Colombia	16	10	
Zaire	20	15	9
Duitsland		17	4

Tabel 4. Aantallen en diversiteit van AMF soorten in vergelijkbare velden onder verschillend beheer (Sieverding, 1989). *: landbouwbedrijf zonder gebruik van kunstmest en pesticiden; **: landbouwbedrijf met gebruik van kunstmest en pesticiden.

Ook zijn er veel studies verricht naar de invloed van landbouwkundige maatregelen op het voorkomen van AMF. Abbott & Robson hebben in 1994 een deel van dit onderzoek samengevat in een overzichtsartikel. Uit dit artikel blijkt dat landbouwkundige maatregelen als gebruik van kunstmest (zowel fosfaat en stikstof), gebruik van herbiciden, grondbewerking, gewasrotatie, braak en begrazing AMF in de meeste gevallen negatief beïnvloeden.

Uit bovenstaand verhaal kan geconcludeerd worden dat AMF een belangrijke rol speelt in natuurlijke ecosystemen en landbouwsystemen. Een rol die belangrijk is omdat AMF een brug slaat tussen plant en bodem. De schimmel penetreert en koloniseert de wortelcellen van de gastheerplant, terwijl de hyfen in de bodem contact maken met bodemaggregaten. Voor AMF is het van belang dat het landbouwsysteem goed wordt beheerd. Agrariërs dienen daarom in hun bedrijfsmanagement rekening te houden met de complexe biologische processen die zich afspelen in de bodem (zoals in de biologische landbouw al gebeurt). Voor AMF betekent dit dat er meer informatie nodig is over de oecologie van AMF in landbouwsystemen en naar de landbouwkundige maatregelen die de ontwikkeling van AMF optimaliseren.

LITERATUUR

- Abbott, L.K. & A.D. Robson, 1994. The impact of agricultural practices on mycorrhizal fungi. In: Pankhurst, C.E., B.M. Doube, V.V.S.R. Gupta & P.R. Grace. Soil biota. Management in sustainable farming systems. CSIRO, Australia. 88-95.
- Atkinson, D., G. Berta & J.E. Hooker, 1994. Impact of mycorrhizal colonisation on root architecture, root longevity and the formation of growth regulators. In: Gianinazzi, S. & H. Schüepp. Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Birkhauser Verlag, Basel. 89-99.
- Gerdemann, J.W., 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. Ann. Rev. Phytopath. 6: 397-418.
- Hayman, D.S., 1984. Methods for evaluating manipulating vesicular-arbuscular mycorrhiza. Techn. Ser. Soc. Appli. Bact. 19: 95-117.
- Hooker, J.E., M. Munro & D. Atkinson, 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi induced alteration in poplar root system morphology. Plant Soil 145: 207-214.
- Hooker, J.E., M. Jaizme-Vega & D. Atkinson, 1994. Biocontrol of plant pathogens using arbuscular mycorrhizal fungi. In: Gianinazzi, S. & H. Schüepp. Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Birkhauser Verlag, Basel. 191-200.
- Jackson, R.M. & P.A. Mason, 1984. Mycorrhiza. Studies in Biology, London, no. 159.
- Joner, E.J., 1994. Arbuscular mycorrhiza and plant utilization of organic phosphorus in soil. Agricultural University of Norway. Doctor Scientiarum Theses 1994: 16.
- Morton, J.B., 1988. Taxonomy of VAMycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification. Mycotaxon 32: 267-324.
- Morton, J.B. & G.L. Benny, 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Zygomycetes*): A new order, *Glomales*, two new suborders, *Glomineae* and *Gigasporineae*, and two new families, *Acaulosporaceae*, and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. Mycotaxon 37: 471-491.
- Mosse, B., 1953. Fructifications associated with mycorrhizal strawberry roots. Nature 171: 974.
- Mosse, B., 1986. Mycorrhiza in a sustainable agriculture. Biol. Agric. Hortic. 3: 191-209.
- Rosendahl, S., J.C. Dodd & C. Walker, 1994. Taxonomy and phylogeny of the *Glomales*. In: Gianinazzi, S. & H. Schüepp. Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Birkhauser Verlag, Basel. 1-12.
- Sieverding, E., 1989. Ecology of VAM fungi in Tropical Agrosystems. Agriculture, Ecosystems and Environment 29: 369-390.
- Termorshuizen, A.J. & G.J. Bollen, 1995. Oecologie van paddestoelen en schimmels 2. Inleiding tot de oecologie van de mycorrhizavormende schimmels. Coolia 38: 141-148.
- Thaxter, R., 1922. A revision of the *Endogonaceae*. Proc. Amer. Acad. Arts. Sci. 57: 291-351.
- Trappe, J.M. & N.C. Schenck, 1982. Taxonomy of the fungi forming endomycorrhizae. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi (Endogonales). In: Schenck, N.C. Methods and principles of mycorrhizal research. The American Phytopathological Soc., Minnesota. 1-9.

Nagekomen mededeling: Caputcollege Mycologie

Van af half november geeft Dr. M.E. Noordeloos een algemeen college mycologie voor studenten en andere belangstellenden. Het college wordt gegeven op woensdagochtenden van 10 tot 12 uur, in een nog nader te bepalen collegezaal van het Rijksherbarium. Leden van de NMV die dit college willen bijwonen, moeten zich vantevoren aanmelden bij Machiel Noordeloos (tel. 071-5274736; thuis: 0182-538684). Er zijn geen kosten aan verbonden.