

ONVERWACHTE CONCURRENTEN

Thomas W. Kuyper

sectie Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 8005, 6700 EC Wageningen

Kuyper, Th.W. 2003. Unexpected competitors. *Coolia* 46(1): 3-5.

The author summarises recent literature on research into the competition for nutrients between saprotrophic, mycorrhizal and parasitic fungal mycelia. Which of these functional groups predominates depends at least partly on the size of the (available) territory colonized. In re-afforestation projects after non-selective felling, mycorrhiza-forming saplings and fungi are more successful when the stumps of felled trees are removed. Remaining stumps provide large nutrient territories for saprotrophic fungi competing with mycorrhizal species.

Dit artikel is het tweede in een serie over recent ecologisch onderzoek aan paddestoelen, in het bijzonder de soorten die mycorrhiza's vormen of die leven als afbrekers van strooisel of hout. De besproken artikelen zijn in de bibliotheek van de NMV aanwezig. Voor reacties op deze rubriek houd ik mij aanbevolen.

Een bekend onderscheid in de schimmelecoïologie is dat van de verschillende functionele groepen: saprotrofen, mycorrhizaschimmels en parasieten. Saprotrofen leven van koolstofverbindingen afkomstig van dood organisch materiaal, mycorrhizaschimmels leven van koolstofverbindingen die in een wederzijds voordelige symbiose van een levende plant worden betrokken, en parasieten leven van koolstofverbindingen die eveneens van een levende plant worden betrokken, maar waarbij die plant uiteindelijk ten gronde gaat, waarna de schimmel eventueel nog op het dode plantenmateriaal kan voortleven. In deze indeling gebruiken saprotrofen en mycorrhizaschimmels verschillende koolstofbronnen. Daardoor concurreren ze dus niet met elkaar om koolstof. De ecologische theorie gaat er van uit dat paddestoelen en schimmels in hun groei en activiteit beperkt worden door de beschikbaarheid van energierijke (koolstof)verbindingen. Dat zou kunnen betekenen dat er dus ook geen concurrentie optreedt tussen saprotrofen en mycorrhizaschimmels om nutriënten als stikstof en fosfor, omdat ze uit verschillende bronnen putten.

Uit naaldbossen in Zweden is gerapporteerd dat zo'n 20% van de stikstof en fosfor zich bevinden in het levende en dode mycelium. Daarmee zijn deze mycelia niet alleen aantrekkelijke voedingsbronnen voor bodemdieren, maar mogelijk ook voor concurrerende schimmelsoorten. Om die reden is het misschien toch interessant om eens onderzoek te doen naar de interactie tussen mycelia van schimmelsoorten die tot verschillende functionele groepen behoren. Zulk onderzoek is het gemakkelijkst onder gecontroleerde omstandigheden in het laboratorium uit te voeren. De resultaten van dat onderzoek roepen nieuwe vragen op en aan de beantwoording hiervan kunnen veldwaarnemingen een belangrijke bijdrage leveren.

Zo'n concurrentieproef is relatief eenvoudig op te zetten. Men neme een kleine langwerpige bak die gevuld wordt met bosgrond. Aan de ene kant van de bak wordt een houten blokje geplaatst waarop een houtafbrekende schimmel is geënt, aan de andere kant wordt een klein boompje geplaatst dat met een ectomycorrhizaschimmel is beënt. Vanuit het houtblokje en vanuit het wortelstelsel van het gekoloniseerde boompje zullen mycelia uitgroeien die op een gegeven ogenblik met elkaar in contact komen. Vaak worden in zo'n

contactzone veranderingen in het mycelium van één of van beide soorten waargenomen, zoals myceliumverdichtingen of de vorming van zwarte demarcatielijntjes. Beide zijn een uitdrukking van een verdedigingsstrategie van schimmelsoorten waarbij het eigen territorium relatief ondoordringbaar wordt gemaakt voor de concurrent. Het optreden van zulke veranderingen is dus een eerste aanwijzing dat er om de ruimte zelf, met de daarbij aanwezige voedingsstoffen, geconcentreerd wordt. Door gebruik te maken van radioactief gemarkeerde koolstof (aan de kant van het houtblokje of via de kooldioxide (CO₂) die door het boompje wordt vastgelegd en naar de ectomycorizaschimmel getransporteerd) of radioactief gemarkeerde fosfor, en na te gaan of dit zich door de bak verplaatst (van de kant van het blokje naar de ectomycorizaschimmel of van de kant van de mycorizaschimmel naar de saprotrofe schimmel), kunnen we nagaan wat de gevolgen van de concurrentie tussen beide soorten zijn. Bij onderzoek naar de concurrentie tussen *Phanerochaete velutina* (Ruig huidje) en *Suillus bovinus* (Koeienboleet) bleek de korstzwam in staat een deel van de koolstof die door de boom was vastgelegd en naar de Koeienboleet getransporteerd, op deze laatste soort te veroveren (Leake *et al.* 2001). Bij een studie naar de interactie tussen *Psilocybe fascicularis* (Gewone zwavelkop) en *Suillus variegatus* (Fijnschubbige boleet) of *Paxillus involutus* (Gewone krulzoom) gebeurde echter het tegenovergestelde: hier bleek de mycorizaschimmel in staat een deel van de fosfor in het territorium van de zwavelkop te veroveren, maar bleek de zwavelkop nauwelijks in staat een deel van de fosfor in het territorium van de mycorizaschimmel te veroveren (Lindahl *et al.* 1999).

Twee onderzoeken met diametraal tegenovergestelde uitkomsten dus. Betekent dit dat het resultaat van de interactie soortspecifiek is en we dus geen algemene uitspraken kunnen doen? Of hebben we wellicht andere factoren die de concurrentie kunnen beïnvloeden over het hoofd gezien?

De rol van de thuisbasis

In een nieuw experiment hebben Lindahl *et al.* (2001) onderzocht of de grootte van het houtblokje (en daardoor de hoeveelheid schimmelmateriaal dat door dat houtblokje gevoed kan worden) van belang is. Opnieuw werden *Psilocybe fascicularis* (Gewone zwavelkop) en *Suillus variegatus* (Fijnschubbige boleet) gebruikt. Uit dit onderzoek bleek dat de grootte van het houtblokje (de thuisbasis van het foeragerende mycelium) een zeer belangrijke factor is. Bij kleine houtblokjes bleek in tweederde van de gevallen de ectomycorizaschimmel in de interactiezone (het strijdperk) te winnen; bij grote houtblokjes won de zwavelkop 14 van de 15 confrontaties. Bij kleine blokjes ging er tweemaal zoveel fosfor van de zwavelkop naar de boleet (en vervolgens de boom in) dan in omgekeerde richting; bij grote blokken ging er driemaal zoveel fosfor van de boleet naar de zwavelkop (en vervolgens het blok in) dan omgekeerd.

Op grond van deze proef mogen we dus vaststellen dat er wel degelijk concurrentie tussen mycelia van schimmelsoorten die tot verschillende functionele groepen behoren, optreedt. De uitkomst van die concurrentie hangt af van de grootte van het territorium dat beide soorten kunnen bezetten. Daarmee is een verbinding gelegd met concurrentie in het veld. De grootte van het territorium in het veld wordt bij houtbewoners bepaald door de grootte van de thuisbasis: kleine territoria bij kleinere houtfragmenten, grotere territoria bij dode stammen en stronken als die door een soort gekoloniseerd zijn. Bij ectomycorizaschimmels hangt de grootte van het territorium af van de grootte van de koolstofstroom die naar de schimmel getransporteerd wordt. Het gevolg is dat jonge

boompjes meestal kleine territoria van mycorrizaschimmels bevatten, volwassen bomen veel grotere en oudere (tot meer dan honderd jaar) territoria.

Na bosbeheeringrepen (kap) kan het dan afhangen van de grootte van het territorium van soorten van beide functionele groepen wat er vervolgens gebeurt. Bij kaalkap waarbij de stronken achterblijven verwachten we dan grote territoria voor de houtbewoners en kleine voor de mycorrizaschimmels; maar bij kaalkap waarbij de stronken ook worden weggehaald zijn de territoria van de houtbewoners veel kleiner en de kansen voor de mycorrizaschimmels in de concurrentiestrijd veel groter. In Scandinavië is inderdaad waargenomen dat na verwijderen van de stronken na kaalkap de mycorrizaschimmels beter functioneerden en de jonge boompjes beter groeiden. Uiteraard is dit slechts één aspect van de interactie, en dit gegeven mag dus niet als exclusief argument voor bepaalde vormen van bosbeheer worden opgevat. Wanneer grote bomen (met oude en grote territoria van mycorrizaschimmels) blijven staan, zijn de concurrentieverhoudingen voor de mycorrizaschimmels natuurlijk ook gunstiger. Ook voor andere organismen zijn vormen van bosbeheer waar selectief gekapt wordt aan te bevelen boven kaalkap.

Op dode liggende stammen worden soms zaailingen van boomsoorten aangetroffen. Zulke boomstammen worden 'nurse logs' genoemd. Liggende stammen zijn uiteraard ook een goed substraat voor houtbewoners. Op welke wijze concurreren de houtbewoners en de mycorrizaschimmels met elkaar? Onder welke omstandigheden zijn de mycorrizaschimmels, en dus de boompjes, voldoende concurrentiekrachtig? Tijdens de afbraak van hout neemt de kwaliteit van het substraat langzaam af, doordat houtschimmels de energierijkere verbindingen bij voorkeur afbreken. Op een gegeven ogenblik wordt de kwaliteit van het overblijvende materiaal zo laag dat houtschimmels zich niet meer kunnen handhaven. Die kwaliteitsachteruitgang gaat vermoedelijk sneller bij bruinrotschimmels (die cellulose afbreken en de lignine niet afbreken) dan bij witrotschimmels (die cellulose en lignine beide afbreken). Dat zou betekenen dat nurse logs eerder een kans hebben bij stammen die gekoloniseerd zijn door bruinrotschimmels dan door witrotschimmels. Wie onderzoekt die voorspelling eens in het Nederlandse bos?

Literatuur

- Leake, J.R., Donnelly, D.P., Saunders, E.M., Boddy, L. & Read, D.J. 2001. Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following ^{14}C pulse labeling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus. *Tree Physiology* 21: 71-82.
- Lindahl, B., Stenlid, J. & Finlay, R. 2001. Effects of resource availability on mycelial interactions and ^{32}P transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms. *FEMS Microbiology Ecology* 38: 43-52.
- Lindahl, B., Stenlid, J., Olsson, S. & Finlay, R. 1999. Translocation of ^{32}P between interacting mycelia of a wood-decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytologist* 144: 183-193.