

MYCORRHIZAVORMENDE SCHIMMELS EN ORCHIDEËN¹

Thomas W. Kuyper

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

Kuyper, Th.W. 2004. Mycorrhiza forming fungi and orchids. *Coolia* 47(4): 207-210.

Orchids were generally held to form a special kind of mycorrhiza, called orchid mycorrhiza. This association is formed between orchids and fungi of the form genus *Rhizoctonia*. Research on achlorophyllous orchids has shown that the orchid genera *Corallorhiza*, *Neottia* and *Hexalectris* are associated with ectomycorrhizal fungi and usually exhibit great specificity. Recent investigations on a few close relatives of the genus *Neottia*, including green orchids of the genera *Epipactis* and *Cephalanthera* have also demonstrated the occurrence of ectomycorrhizal fungi in their root systems. Stable isotope analysis provides further support for the hypothesis that both the achlorophyllous and the chlorophyllous orchids that associate with ectomycorrhizal fungi, obtain their carbon through nearby ectomycorrhizal plants via the ectomycorrhizal fungus.

In een eerdere aflevering in deze reeks heb ik de interacties tussen ectomycorrhizaschimmels en bladgroenloze planten van de heidefamilie (stofzaad en verwanten in Noord-Amerika) beschreven. Daarbij bleek dat de mycorrhizaschimmel als een doorgeefluik functioneert voor koolstof die van de boom via de schimmel naar stofzaad wordt getransporteerd, terwijl plantenvoedende stoffen zoals stikstof en fosfor naar zowel boom als stofzaad getransporteerd worden. Doordat er geen rechtstreeks contact is tussen boom en stofzaad en doordat de boom ook zelf voordeel heeft van de mycorrhizaschimmel, zijn de mogelijkheden om deze combinatie van wederzijds voordelige symbiose en parasitisme te doorbreken, voor de boom feitelijk afwezig. En het lijkt mogelijk dat de mycorrhizaschimmel rechtstreeks profiteert, doordat hij in grotere dichtheden wordt waargenomen op plaatsen waar stofzaad en verwanten groeien dan op plaatsen waar deze soorten afwezig zijn.

Nu zijn niet alle bladgroenloze planten afhankelijk van mycorrhizaschimmels. Soorten van het geslacht bremraap (*Orobancha*) zitten rechtstreeks op de wortels van de gastheerplanten. In het geval van bremraap (maar ook in het geval van verwante geslachten die wel bladgroen hebben, zoals bij de geslachten ratelaar (*Rhinanthus*), hengel (*Melampyrum*), ogentroost (*Euphrasia*) en kartelblad (*Pedicularis*)) wordt er geen mycorrhiza gevormd. Bladgroenloze orchideeën vormen, zoals vrijwel alle orchideeënsoorten, daarentegen wel mycorrhiza. Deze orchideeënmycorrhiza is van een bijzonder type, doordat het voordeel voor de plant veel groter is dan dat voor de schimmel (waarvan hoogst twijfelachtig is dat hij er überhaupt voordeel aan ontleent). Er is geen hard bewijs dat er koolstof van de orchidee naar de schimmel wordt getransporteerd. Feitelijk parasiteert de orchidee dus op de schimmel, maar het is nu eenmaal gebruikelijk de associatie desondanks als een type van mycorrhiza te beschouwen. Dat parasitaire karakter van orchideeënmycorrhiza is het duidelijkst waarneembaar in het kiemplantenstadium. Zaden van orchideeën zijn extreem klein en bevatten geen reservestoffen. De kiemplant is voor haar voedingsstoffen maar ook voor haar koolstof volledig afhankelijk van de schimmel. De vrijlevende verwanten van de schimmels die orchideeënmycorrhiza vormen zijn meestal

¹ Deel 7 in de reeks over recent ecologisch onderzoek aan schimmels.

saprotroof of parasitair. De koolstof die via de schimmel naar de kiemende orchidee gaat, komt in zulke gevallen dan ook van de afbraak van organische stof. Na succesvolle vestiging vormen de meeste orchideeën wel bladeren, zodat de afhankelijkheid van de orchidee van de mycorrhizaschimmel zou kunnen afnemen. Dat laatste geldt natuurlijk niet voor de bladgroenloze orchideeën, waarvan er in Europa verschillende geslachten voorkomen, zoals koraalwortel (*Corallorhiza*) en vogelnestje (*Neottia*). De vraag kan dan ook gesteld worden hoe deze orchideeën aan hun koolstof komen. Hoe slagen ze daarin in vergelijking met hun verwante soorten met bladgroen? Blijven ze wel altijd afhankelijk van orchideeënmycorrhiza?

De groep schimmels die orchideeënmycorrhiza vormt is taxonomisch heterogeen. De soorten werden vroeger tot het vormgeslacht *Rhizoctonia* gerekend. Inmiddels is duidelijk dat dit vormgeslacht uit enkele niet-verwante groepen bestaat. De schimmels die orchideeënmycorrhiza vormen, behoren voor een groot deel tot twee groepen, namelijk Ceratobasidiales (het vormgeslacht *Ceratorhiza*) en Tulasnellales (het vormgeslacht *Epulorhiza*). Maar ook sommige Agaricales (*Mycena*, *Trogia*, *Armillaria*) kunnen orchideeënmycorrhiza vormen (Rasmussen, 2002). Wanneer we met een gewone lichtmicroscop naar de mycorrhizaschimmels in orchideeënwortels kijken, lijkt het lastig om verschillende soorten te onderscheiden. Desondanks zijn er sterke aanwijzingen voor het voorkomen van verschillende soorten, doordat sommige schimmels alleen met bepaalde orchideeën een effectieve symbiose aangaan. Maar met behulp van moleculaire methoden bleek het tamelijk eenvoudig te zijn om zulke schimmels op naam te brengen en hun taxonomische verwantschappen te bepalen.

Toen de mycorrhizaschimmels van twee Amerikaanse bladgroenloze orchideeën werden bestudeerd, leidde dat tot verrassende uitkomsten. Beide soorten, *Corallorhiza maculata* (een soort koraalwortel) en *Cephalanthera austinae* (een soort bosvogeltje) bleken beide niet gekoloniseerd door orchideeënmycorrhizaschimmels, maar door ectomycorrhizaschimmels! Aangezien beide geslachten van de orchideeën niet verwant zijn, moeten we aannemen dat de gastheerwisseling naar ectomycorrhizaschimmels onafhankelijk ontstaan is. Op de koraalwortel werden uitsluitend soorten uit de geslachten *Russula* en *Lactarius* aangetroffen, op het bosvogeltje uitsluitend soorten van de Thelephoraceae. Ook waar beide soorten orchideeën samen voorkwamen werd geen gastheerwisseling waargenomen (Taylor & Bruns, 1997). Net als in het geval van stofzaad, was er sprake van grote specificiteit. Een vergelijking van twee soorten koraalwortels leerde dat bij *C. maculata* 20 soorten uit de Russulaceae voorkwamen, bij *C. mertensiana* slechts 3 soorten (Taylor & Bruns, 1999). Onderzoek aan bladgroenloze orchideeën in Europa liet zien dat deze soorten eveneens met ectomycorrhizaschimmels geassocieerd zijn. Koraalwortel (*Corallorhiza trifida*) bleek geassocieerd met soorten van het geslacht *Tomentella* (McKendrick *et al.*, 2000) en vogelnestje (*Neottia nidus-avis*) met soorten van het geslacht *Sebacina* (Selosse *et al.*, 2002b). Soorten van de Sebacinaceae werden ook aangetroffen in de bladgroenloze orchideeën van het in Noord-Amerika voorkomende geslacht *Hexalectris* (Taylor *et al.*, 2003). Voor het overgrote deel betreft het hier dezelfde taxa als bij het vogelnestje. Van soorten van de Sebacinaceae (*S. vermifera*, door sommigen in het nieuwe geslacht *Serendipita* geplaatst) was al bekend dat ze orchideeënmycorrhiza konden vormen naast ectomycorrhiza met Myrtaceae. Maar het bleek dat het geslacht *Sebacina* erg heterogeen was, en dat sommige soorten weliswaar orchideeënmycorrhiza vormen (*S. vermifera*), maar dat de soort die bij vogelnestje werd aangetroffen ook bij bomen ectomycorrhiza kan

vormen (Selosse *et al.*, 2002a, Urban *et al.*, 2003). Recent is van nog een andere soort *Sebacina* (verwant aan, maar op soortniveau verschillend van *S. vermifera*) het regelmatige voorkomen in heidewortels gerapporteerd, maar het is niet bekend of deze soort ook heidemycorrhiza's kan vormen (Allen *et al.*, 2003). Voor taxonomen ligt er nu de opdracht om het geslacht *Sebacina* (inclusief *Tremelloscypha*, *Tremellodendron*, *Efibulobasidium* en *Craterocolla*) beter te ontrafelen. Mogelijk geeft ook hier de ecologie nieuwe aanwijzingen over verwantschapsrelaties.

Voor evolutionaire ecologen doet zich een ander interessant probleem voor. Als bladgroenloze orchideeën geassocieerd zijn met ectomycorrhizaschimmels en andere orchideeën met orchideeënymycorrhizaschimmels, hoe moet dan de evolutie verlopen zijn? Was er eerst verlies van bladgroen en bleek een daarna optredende gastheerwisseling naar ectomycorrhizaschimmels een succesvollere strategie om aan voldoende koolstof te komen? Het maakt immers nogal verschil of je een kiemplant van een orchidee van koolstof moet voorzien of een 50 cm hoog, volwassen exemplaar van koraalwortel. Of bleek de gastheerwisseling naar ectomycorrhizaschimmels al eerder opgetreden, waarna het verlies van bladgroen geen probleem meer hoefde te zijn doordat de koolstof toch gratis werd geleverd? Om die vraag te beantwoorden, moeten we naaste verwanten van bladgroenloze orchideeën te bekijken. Verwanten van het vogelnestje zijn soorten van de geslachten aspergeorchis (*Limodorum* – die overigens maar weinig bladgroen vormt), bosvogeltje (waarbij één soort zonder bladgroen is), wespenorchis (*Epipactis* – waarbij albino exemplaren bekend zijn) en keverorchis (*Listera*) (Cameron *et al.*, 1999). Bij moleculair onderzoek naar hun mycorrhizaschimmels bleken ook daar ectomycorrhizavormende schimmels voor te komen: *Russula*-soorten bij aspergeorchis (Girlanda *et al.*, 2003), en *Tuber*-soorten bij de wespenorchissen *Epipactis microphylla* en *E. helleborine* (Selosse *et al.*, 2004). Verder onderzoek naar andere soorten is nog gaande. Achteraf zijn deze waarnemingen wellicht niet geheel verrassend. Want waar zou het bosvogeltje zijn naam aan te danken hebben? Orchideeënkenners weten dat de breedbladige wespenorchis altijd bij bomen voorkomt. De moeraswespenorchis (*E. palustris*) ken ik zelf van vegetaties met kruipwilg. Ik veronderstelde dat dat wel altijd zou opgaan, maar nadat ik vorige week in een tuincentrum de moeraswespenorchis te koop zag aangeboden, ben ik niet meer geheel zeker. Zijn er Nederlandse mycologen die de moeraswespenorchis kennen van vegetaties waarin geen planten met ectomycorrhiza staan? In verschillende Europese landen zijn vormen bekend van wespenorchis met ongepigmenteerde, chlorofyl-loze bladeren (Leake, 1994). In het hierboven genoemde onderzoek van Selosse *et al.* (2004) bleken bladgroenloze en groenbebladerde exemplaren van de wespenorchis dezelfde schimmels in hun wortels te hebben.

Die ontdekking dat sommige (maar niet alle!) andere orchideeën met ectomycorrhizaschimmels geassocieerd zijn, roept weer een verdere vraag op. Als koraalwortel voor 100% van zijn koolstofvoorziening van de schimmel afhankelijk is, hoe staat dat dan met wespenorchissen, keverorchissen en bosvogeltjes die wel groene bladeren hebben? Die vraag is recent door Gebauer & Meyer (2003) beantwoord. Met behulp van stabiele koolstofisotopen stelden ze vast dat ook wespenorchissen en bosvogeltjes voor een belangrijk deel (tot 85% bij het bleek bosvogeltje, *C. damasonium*) hun koolstof via de schimmel verkrijgen en niet via fotosynthese. Ook voor de keverorchis zou dit het geval kunnen zijn, hoewel hun gegevens daar minder duidelijk zijn. Blijkbaar geldt de uitdrukking 'liever lui dan moe' ook voor orchideeën. Want niet alleen wordt de

koolstofvoorziening door de mycorrhizaschimmels verzorgd (of liever via de schimmel aan een boom onttrokken), maar ook blijkt de stikstofvoorziening tussen de 50 en 100% via de schimmel te verlopen.

Literatuur

- Allen, T.R., Millar, T., Berch, S.M. & Berbee, M.L. 2003. Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots. *New Phytologist* 160: 255-272.
- Cameron, K.M., Chase, M.W., Whitten, W.M., Kores, P.J., Jarrell, D.C., Albert, V.A., Yukawa, T., Hills, H.G. & Goldman, D.H. 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 86: 208-224.
- Gebauer, G. & Meyer, M. 2003. ^{15}N and ^{13}C natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytologist* 160: 209-223.
- Girlanda, M., Fabbian, R., Cafasso, D., Selosse, M.-A., Bonfante, P., Cozzolino, S. & Perotto, S. 2003. Biodiversity of mycorrhizal fungi in the mycoheterotrophic orchid *Limodorum abortivum*. Abstracts, Fourth International Conference on Mycorrhizas, Montréal, p. 489.
- Leake, J.R. 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprotrophic') plants. *New Phytologist* 127: 171-216.
- McKendrick, S.L., Leake, J.R., Taylor, D.L. & Read, D.J. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 145: 523-537.
- Rasmussen, H.N. 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant and Soil* 24: 149-163.
- Selosse, M.-A., Bauer, R. & Moyersoen, B. 2002a. Basal hymenomycetes belonging to the Sebacinaceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees *in silva*. *New Phytologist* 155: 183-195.
- Selosse, M.-A., Weiß, M., Jany, J. & Tillier, A. 2002b. Communities and populations of sebacinoid basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* (L.) L.C.M. Rich. and neighbouring tree ectomycorrhizae. *Molecular Ecology* 11: 1831-1844.
- Selosse, M.-A., Faccio, A., Scappaticci, G. & Bonfante, P. 2004. Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. *Microbial Ecology* (in druk).
- Taylor, D.L. & Bruns, T.D. 1997. Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 4510-4515.
- Taylor, D.L. & Bruns, T.D. 1999. Population, habitat and genetic correlates of mycorrhizal specialization in the 'cheating' orchids *Corallorhiza maculata* and *C. mertensiana*. *Molecular Ecology* 8: 1719-1732.
- Taylor, D.L., Bruns, T.D., Szaro, T.M. & Hodges, S.A. 2003. Divergence in mycorrhizal specialization within *Hexalectris spicata* (Orchidaceae), a nonphotosynthetic desert orchid. *American Journal of Botany* 90: 1168-1179.
- Urban, A., Weiß, M. & Bauer, R. 2003. Ectomycorrhizas involving sebacinoid mycobionts. *Mycological Research* 107: 3-14.