

EEN EENVOUDIGE (?) DOCH VOEDZAME MAALTIJD ¹

Thomas W. Kuyper

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

Kuyper, Th.W. 2005. A simple (?) but nutritious meal. *Coolia* 48(1): 12-15.

The traditional view of the nitrogen cycle has recently been changing, to a large extent as a consequence of studies on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of organic nitrogen. Ectomycorrhizal fungi have the ability to take up simple organic nitrogen forms, but the availability of such forms in litter and soil is often low because most simple organic nitrogen compounds precipitate with phenolic compounds, rendering them unavailable to ectomycorrhizal fungi. There are various sources of organic nitrogen to which ectomycorrhizal fungi seem to have good access, viz. organic nitrogen in pollen and in necromass of soil fauna. Ectomycorrhizal fungi could even be predators of live collembolans. A large part of the organic nitrogen acquired is transferred to the ectomycorrhizal tree.

In Nederland is de overmaat aan stikstof, die met atmosferische depositie in de bodem terechtkomt, de voornaamste oorzaak van de achteruitgang van ectomycorrhizapaddestoelen. Beheersmaatregelen die moeten leiden tot herstel van de ectomycorrhizapaddestoelen hebben dan ook vaak betrekking op het verlagen van de voorraad of van de dynamiek van stikstof in de bodem. Maar bij te weinig stikstof in de bodem kunnen ectomycorrhizaschimmels uiteraard ook niet functioneren. Als bodems zeer schaars aan stikstof zijn zal er concurrentie op kunnen treden tussen verschillende bodemorganismen om die stikstof. Het vraagstuk naar de rol van concurrentie om stikstof tussen strooisel-afbrekende schimmels, mycorrhizaschimmels en planten die van die mycorrhizaschimmels afhankelijk zijn, heeft ecologen lang beziggehouden. De vuistregel daarbij was dat strooiselafbrekende schimmels en mycorrhizaschimmels toegang hadden tot verschillende stikstofbronnen. Strooiselafbrekende schimmels zouden leven van stikstof in organische vorm, terwijl mycorrhizaschimmels zouden leven van stikstof in minerale vorm (ammonium, nitraat) die vrijgemaakt werd via de afbraak van organisch materiaal (strooisel, humus) met de bijbehorende stikstof. Volgens die vuistregel concurreren beide functionele schimmels dus noch om koolstof, noch om stikstof. (De mogelijke concurrentie tussen beide om ruimte heb ik in een eerdere bijdrage in deze serie behandeld; zie *Coolia* 46(1), 3-5, 2003.) De verdeling van de minerale stikstof tussen mycorrhizaschimmel en plant is een functie van de ruilverhouding waarmee schimmel en plant koolstof en stikstof uitwisselen. Bij een 'dure' schimmel als *Laccaria bicolor* (Tweekleurige fopzwam) geeft de schimmel relatief weinig stikstof af en houdt veel voor het eigen mycelium, bij een 'goedkope' schimmel als *Suillus bovinus* (Koeienboleet) legt de schimmel weinig in het mycelium vast en geeft dus meer aan de plant door (Gorissen & Kuyper, 2000).

Maar deze vuistregel is de laatste jaren onder vuur komen te liggen, en onderzoek naar het functioneren van mycorrhizaschimmels heeft een belangrijke rol gespeeld bij de nieuwe inzichten in de stikstofkringloop (Schimel & Bennett, 2004; Read & Perez-Moreno, 2003; Read *et al.*, 2004). Het was al langere tijd bekend dat stikstofbalansen in boreale en

¹ Deel 8 in de reeks over recent ecologisch onderzoek aan schimmels. Deel 7 verscheen in *Coolia* 47(4): 207-210 (2004).

arctische ecosystemen niet klopten, dat wil zeggen dat de hoeveelheid stikstof die jaarlijks door de vegetatie werd opgenomen groter was dan de hoeveelheid stikstof die jaarlijks in minerale vorm vrijkwam na afbraak van strooisel en humus. Blijkbaar konden de dominante plantensoorten in deze vegetaties (naaldbomen in boreale streken, berken en wilgen in arctische streken – dus allemaal bomen en struiken met ectomycorrhiza) ook stikstof in de organische vorm opnemen en aan de plant doorleveren. Die hypothese is ook gemakkelijk in het lab te onderzoeken: je kweekt een boom met ectomycorrhizaschimmel onder omstandigheden waar geen andere organismen aanwezig zijn, voegt organische stikstof als enige stikstofbron toe, en bepaalt vervolgens of deze stikstof in de plant wordt gevonden. Zulke proeven hebben duidelijk gemaakt dat ectomycorrhizaschimmels zonder problemen sommige organische stikstofverbindingen op kunnen nemen.

Slechts zelden zijn proeven onder gecontroleerde omstandigheden zowel simpel genoeg voor de onderzoeker als ook ingewikkeld genoeg om na te bootsen wat er in de natuur gebeurt. De voor de hand liggende vraag is of zulke stikstofverbindingen, die opgenomen kunnen worden, in het veld in voldoende hoeveelheden beschikbaar zijn. En het antwoord op die vraag leek negatief. Eenvoudige stikstofverbindingen reageren al snel in de bodem met bepaalde koolstofverbindingen, waarna stikstof-polyfenolcomplexen worden gevormd. De beschikbaarheid van de stikstof uit die verbindingen is juist zeer laag voor ectomycorrhizaschimmels. Sterker nog, de meeste ectomycorrhizaschimmels kunnen helemaal niet bij deze stikstof komen. (Mycorrhizaschimmels van heideplanten kunnen dit overigens wel.)

Maar hoe komen ectomycorrhizaschimmels dan aan hun (organische) stikstof? Zijn er misschien organische stikstofverbindingen die niet snel neerslaan als stikstof-polyfenolcomplexen en dus wel beschikbaar blijven? Het antwoord daarop is positief, alleen zijn dat vaak niet de stikstofbronnen waar je in eerste instantie aan zou denken. De laatste jaren zijn er verschillende studies gepubliceerd die hebben laten zien hoe mycorrhizaschimmels via andere organische stikstofbronnen in hun behoefte kunnen voorzien.

Stuifmeel

Perez-Moreno & Read (2001a) vroegen zich af of ectomycorrhizaschimmels in staat zijn om nutriënten uit stuifmeel te gebruiken. De stuifmeelproductie in naaldbossen kan erg hoog zijn. De hoogste schattingen bedragen 1000-3000 kg stuifmeel per hectare, al zullen de waarden meestal dichter in de buurt van 100 kg per hectare liggen. Stuifmeel is ook relatief stikstofrijk (stikstofgehalte is 2-3%, terwijl dat van gevallen dennennaalden in onbelaste gebieden rond de 0,5% bedraagt). Als we aannemen dat het meeste stuifmeel in het bos zelf blijft, betekent dat dat er jaarlijks enkele kilo's tot enkele tientallen kilo's organische stikstof per hectare op de bosbodem terechtkomen. Perez-Moreno en Read toonden aan dat *Paxillus involutus* (Gewone krulzoom) samen met de ruwe berk (*Betula pendula*) in staat was het grootste deel van die organische stikstof te benutten en gedeeltelijk aan de plant door te geven. In potproeven met bomen met krulzoommycorrhiza's verdween 75% van de stikstof uit het stuifmeel, terwijl in afwezigheid van de krulzoom slechts 42% van de stikstof uit het stuifmeel verdween – waarschijnlijk onder invloed van strooiselafbrekende schimmels. Een deel van die stikstof bleef in het mycelium, maar 29% van de stikstof uit het stuifmeel kwam uiteindelijk terecht in de berk, wanneer deze ectomycorrhiza vormde, terwijl slechts 12% van de stikstof

terecht kwam in de plant wanneer deze geen ectomycorrhiza vormde. Doordat de mycorrhizaschimmel zoveel doeltreffender de organische stikstof weet op te nemen dan strooiselafbrekende schimmels, lijdt de boom geen grote verliezen ondanks aanzienlijke hoeveelheden voedingsstoffen die met stuifmeel weggevoerd kunnen worden.

Aaltjes

Een andere stikstofbron in de bosbodem wordt gevormd door bodemdieren. In de strooisellaag van een naaldbos kunnen meer dan 1 miljoen aaltjes (nematoden) per vierkante meter voorkomen. Hoewel die aaltjes heel kleine beestjes zijn, is hun totaalgewicht niet te verwaarlozen. Per hectare kan er tot 30 kg aaltjes aanwezig zijn. Die aaltjes zijn, bij afsterven, kleine etenspakketjes vol met stikstof, want het stikstofgehalte kan tot 6% bedragen. Perez-Moreno & Read (2001b) testten wederom *Paxillus involutus* met de ruwe berk op het vermogen om stikstof te onttrekken aan dode aaltjes. Zij deden dat in een zelfde proefopstelling als eerder met stuifmeel was gedaan. En opnieuw bleken ectomycorrhizaschimmels wel raad te weten met dat aanbod aan organische stikstof. Na een half jaar was 68% van de stikstof uit de aaltjes door de krulzoom opgenomen, terwijl slechts 37% van de stikstof uit de aaltjes verdween in de behandeling zonder mycorrhiza. Opnieuw kwam niet alle stikstof in de plant terecht, maar het bleek dat 48% van de stikstof van de aaltjes in de berk kwam wanneer deze krulzoommycorrhiza vormde en slechts 22% wanneer deze geen ectomycorrhiza vormde. In dat halve jaar dat de proef duurde, daalde ook het stikstofgehalte van de dode aaltjes van 6% tot 2%.

Maar als bodemdieren zo'n goede stikstofbron zijn, waarom zou je dan wachten tot de dieren gestorven zijn? De ontdekking dat ectomycorrhizaschimmels van levende bodemdieren kunnen leven werd gedaan door Klironomos & Hart (2001). Hun ontdekking was het resultaat van proeven naar consumptie van schimmels door springstaarten. Zij merkten dat in petrishaaltjes waarin *Laccaria bicolor* (Tweekleurige fopzwam) als voedsel werd aangeboden aan de springstaart *Folsomia candida*, minder dan 10% van de springstaarten na twee weken nog in leven was. In de dode springstaarten werd ook mycelium van de fopzwam gevonden. In petrishaaltjes zonder schimmels, waar de springstaarten dus twee weken moesten honger, bleek na afloop geen enkele sterfte opgetreden te zijn. De fopzwam produceert vermoedelijk een gifstof waarmee de springstaarten verlamd worden. Tot wiens voordeel strekt zich dit predatorgedrag van de fopzwam uit? Daartoe lieten ze Weymouthdennen (*Pinus strobus*) ectomycorrhiza vormen met de Tweekleurige fopzwam en voegden daar levende springstaarten aan toe. Na twee maanden groei van de den bleek 25% van de opgenomen stikstof in het boompje afkomstig te zijn van de springstaarten, wanneer de boom met fopzwam ectomycorrhiza vormde; bij een boompje zonder ectomycorrhiza bleek minder dan 5% van de opgenomen stikstof van de springstaarten te komen.

Deze waarnemingen roepen natuurlijk de vraag op hoe algemeen dit verschijnsel is. Als goed bekende en veel onderzochte ectomycorrhizaschimmels als de Gewone krulzoom en de Tweekleurige fopzwam al zo flexibel zijn in hun mogelijkheden om stikstof te verwerven, is het dan denkbaar dat de vele soorten die we op dit moment nog niet eens kunnen kweken, ook zulke exotische voorkeuren voor een stikstofrijk dieet hebben? De tijd zal het hopelijk leren.

Literatuur

- Gorissen, A & Kuyper, Th.W. 2000. Fungal species-specific responses of ectomycorrhizal Scots pine (*Pinus sylvestris*) to elevated [CO₂]. *New Phytologist* 146: 163-168.
- Klironomos, J.N. & Hart, M.M. 2001. Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature* 410: 651-652.
- Perez-Moreno, J. & Read, D.J. 2001a. Exploitation of pollen by mycorrhizal mycelial systems with special reference to nutrient recycling in boreal forests. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 268: 1329-1335.
- Perez-Moreno, J. & Read, D.J. 2001b. Nutrient transfer from soil nematodes to plants: a direct pathway provided by the mycorrhizal mycelial network. *Plant, Cell and Environment* 24: 1219-1226.
- Read, D.J., Leake, J.R. & Perez-Moreno, J. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany* 82: 1243-1263.
- Read, D.J. & Perez-Moreno, J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist* 157: 475-492.
- Schimel, J.P. & Bennett, J. 2004. Nitrogen mineralisation: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85: 591-602.
-