



DE DONKERE KANT VAN DE GORDIJNZWAM¹

Thomas W. Kuyper

vakgroep Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 47, 6700 AA Wageningen

thom.kuyper@wur.nl

Kuyper, T.W. (2018). The dark side of *Cortinarius*. *Coolia* 61(4): 200–204.

Climate warming in the Arctic tundra has resulted in shrub expansion, notably of dwarf birch (*Betula nana*). Expansion of this species has resulted in a drier tundra, and as a consequence the tundra could change from a carbon sink into a carbon source, thereby enhancing climate warming. The expansion of dwarf birch is likely driven by one species of *Cortinarius*, section *Colliniti*. There is a possibility that further climate warming will increase the availability of mineral nitrogen (ammonium, nitrate), which will result in the decline of *Cortinarius*, and will transform the current positive feedback into a negative feedback.

Voor sommige mycologen zijn er geen aantrekkelijker paddenstoelen dan gordijnzwammen (*Cortinarius*). Want ze hebben alles wat een mycoloog zich kan wensen: grote variatie aan bruinachtige tinten, tamelijk uniforme sporenmaten, vrijwel nooit cystiden of andere microscopische bijzonderheden, maar wel altijd gespen en viersporige basidiën. Bovendien vormen ze ectomycorrhiza en zijn ze dus vrienden van onze planten. Daarbij houden ze niet van ons economisch systeem, want de overmaat aan stikstof heeft veel soorten aanmerkelijk zeldzamer doen worden. Maar toch: soms komen gordijnzwammen in het nieuws en dan blijken ze de naam ‘nariussen’ (Kits van Waveren, 1969) ten volle te verdienen.

Door klimaatopwarming verandert de toendravegetatie. Er vestigen zich struiken, zoals dwergberken en poolwilgen, op plaatsen waar voorheen veenmos groeide (Myers-Smith et al., 2011). Vooral de uitbreiding van de dwergberk (*Betula nana*) is spectaculair. Experimenteel onderzoek met opwarming van de bodem laat een sterke uitbreiding van de dwergberk zien, hetgeen de theorie ondersteunt dat klimaatverandering de oorzaak van die uitbreiding is. Door vestiging van dwergberk neemt de verdamping toe, waardoor de standplaatsen droger worden en de omstandigheden voor verdere vestiging van dwergberk toenemen. Dat verschijnsel noemen we positieve terugkoppeling. De toendra is een habitat waar grote hoeveelheden koolstof zijn opgeslagen; door uitdrogen wordt de organische stof afgebroken en komen CO₂ en het sterkere broeikasgas methaan versneld vrij, hetgeen het broeikaseffect versterkt (Parker et al., 2015). De vraag is nu door welke mechanismen die vestiging en uitbreiding van de dwergberk bevorderd worden, en in het bijzonder waar de voedingsstoffen (stikstof) vandaan komen die de dwergberk voor haar groei gebruikt. Een eerste gedachte zou kunnen zijn dat door uitdrogen de zuurstofbeschikbaarheid toeneemt, waardoor saprotrofe schimmels hun werk efficiënter uitvoeren. Dat lijkt gemakkelijk na te

¹ Dit is deel 20 in de serie over recent ecologisch onderzoek aan paddenstoelen en schimmels. Voor deel 19, zie *Coolia* 61(3): 170–172.



gaan – hetzij door inventarisatie van paddenstoelen, hetzij door moleculair onderzoek op plaatsen waar de bodem al dan niet experimenteel opgewarmd is. Dat experiment werd door Deslippe et al. (2011, 2012) uitgevoerd. Daarbij vonden ze geen effecten van opwarming op saprotrofe schimmels; wel vonden ze grote verschillen in abundantie van ectomycorrhizaschimmels tussen de behandelingen.

Zonder opwarming zijn soorten van de genera *Russula* en *Lactarius* dominant, na opwarming wordt die dominantie overgenomen door *Cortinarius*; het aantal ectomycorrhizatoepjes van de gordijnzwammen nam met een factor 15 toe, dat van de Russulaceae met een factor 5 af (Deslippe et al., 2011). Maar die waarneming laat mogelijk alleen zien dat mycorrhizaschimmels bomen volgen, niet dat ze de uitbreiding van de boom veroorzaken.

Ecosystem engineers

De laatste jaren is er toenemende belangstelling voor onderzoek dat zich niet alleen bezig houdt met de vraag hoe organismen reageren op een veranderend milieu, maar ook hoe organismen zelf het milieu actief veranderen. Zulke organismen worden 'ecosystem engineers' genoemd; de bever is er een bekend voorbeeld van. De laatste jaren is het inzicht toegenomen dat ook ectomycorrhizaschimmels de rol van ecosystem engineer kunnen vervullen. Vanuit dat perspectief keken Deslippe et al. naar de actieve rol die ectomycorrhizaschimmels kunnen spelen bij de verandering van habitatomstandigheden, waardoor de groei van de dwergberk mogelijk wordt. Ze gebruikten daarbij elegante, moderne technieken. Dwergberken werden in plastic ingepakt en in die plastic omhulling werd, via koolstofdioxide (CO_2), het stabiele isotoop ^{13}C toegevoegd. Voor de plant maakt het niet uit of ze het gewone ^{12}C of het afwijkende ^{13}C , dat in kleine hoeveelheden van nature al voorkomt maar dat kunstmatig verrijkt kan worden, gebruiken voor fotosynthese. Voor de onderzoeker is het een wereld van verschil, want met dat ^{13}C kun je de stroom van koolstof door de plant de bodem in volgen. Ook kun je nagaan hoe verbindingen tussen planten, al dan niet met behulp van mycorrhizaschimmels, bijdragen tot een ondergronds transportsysteem van koolstof. Want dat was een vraag die de onderzoekers bezig hield: heeft elke dwergberk haar eigen individuele schimmels of is er sprake van ondergrondse netwerken waarin nieuwe struiken geïntegreerd kunnen worden? Door ^{13}C -gelabeld CO_2 toe te voegen aan planten, kun je tot slot het lot van dat ^{13}C naspeuren in het DNA van de mycorrhizaschimmels. Het is dan mogelijk na te gaan welke schimmelsoorten ondergrondse netwerken vormen met nabije bomen.

Toen de onderzoekers dat experiment uitvoerden (Deslippe & Simard, 2011) vonden ze op wortels van naburige berken, die fysiek gescheiden werden van de ingepakte boom (door een sleuf in de grond te graven waardoor de wortels en de mycorrhizaschimmels gescheiden worden), geen meetbare hoeveelheden van dat ^{13}C terug. Bij intacte netwerken vonden ze meetbare hoeveelheden van ^{13}C in naburige dwergberken. Poolwilgen maakten geen deel uit van die netwerken en in die wilgen werd geen of nauwelijks ^{13}C gevonden. Een deel van die koolstof wordt vervolgens naar de bovengrondse delen van de dwergberk getransporteerd. Onderzoek naar de gemycorrhizeerde wortels van die niet-gelabelde berken liet zien dat het label van ^{13}C in vrijwel geen enkele mycorrhizaschimmel gevonden werd; alleen in ecto-



mycorrhiza's van gordijnzwammen was dat wel het geval. Blijkbaar spelen die de hoofdrol bij het ondergrondse transport van boom naar boom.

Maar een dwergberk in de toendra heeft niet zoveel aan koolstof; die is daar voldoende aanwezig. Het gaat vooral om stikstof, in de toendra de beperkende factor voor plantengroei. Er bestond al het vermoeden dat gordijnzwammen daarbij een belangrijke rol kunnen spelen. Gordijnzwammen produceren het enzym mangaan-afhankelijk peroxidase, dat een rol speelt bij de afbraak van humus waarbij voedingsstoffen uit die humus vrijkomen (Bödeker et al., 2014). En om het laatste is het de gordijnzwam te doen, want de koolstof krijgt hij veel gemakkelijker van de plant. Uit onderzoek is gebleken dat de koolstof uit humus geen rol speelt voor de voeding van mycorrhizapaddenstoelen en dat een saprotrofe levenswijze voor mycorrhizapaddenstoelen geen alternatief is. Maar de stikstof is wel van belang (Lindahl & Tunlid, 2015). Als de stikstof aan de boom wordt doorgegeven, bestaat de mogelijkheid van positieve terugkoppeling: door extra stikstof groeien de bomen beter en verschaffen daardoor meer koolstof aan de schimmel, die op zijn beurt weer de enzymproductie kan vergroten. Mogelijk kan de boom selectief koolstof doorgeven aan schimmels die in ruil grotere hoeveelheden stikstof afstaan; dat kan verklaren waardoor juist gordijnzwammen van de bodemopwarming profiteren.

Het eindresultaat is een veranderende toendra met meer en meer boompjes en een afnemende opslag van koolstof in de bodem. Daardoor helpt de gordijnzwam dus zijn eigen groeiomstandigheden te verbeteren en kan dus, onder die specifieke omstandigheden, beschouwd worden als een ecosystem engineer. Bij die humusafbraak komen aminozuren vrij, een vorm van organisch stikstof die gordijnzwammen kunnen opnemen en naar de plant transporteren. Dat transport van aminozuren verklaart dat in de plant ^{13}C -gelabeld koolstof wordt aangetroffen. Maar als het proces van humusafbraak te snel gaat, komen niet alleen aminozuren vrij, maar worden deze ook afgebroken tot mineraal stikstof (ammonium, nitraat); en dat heeft een negatief effect op de meeste gordijnzwammen.

De schuldvraag

Tot nu toe heb ik consequent over 'de gordijnzwam' gesproken en daarmee de indruk gewekt dat dit proces door alle daar voorkomende soorten wordt bewerkstelligd. Maar de vraag welke soort(en) betrokken is (zijn), kan natuurlijk rechtstreeks beantwoord worden: door het DNA te scheiden op massa, kun je DNA met en zonder dat verrijkt ^{13}C verzamelen van die naburige berken (en ook poolwilgen) in dat netwerk; en door dat verrijkte DNA te sequensen kun je de soorten die bij dat transport door ondergrondse netwerken betrokken zijn identificeren. Toen Deslippe et al. (2015) dat deden, bleek slechts één soort ("*Cortinarius* soort 17") zeer sterk verrijkt te zijn met ^{13}C . Andere gordijnzwammen op het wortelstelsel van die naburige, niet-gelabelde berken, bleken niet of nauwelijks ^{13}C te bevatten. Op grond daarvan zou het een makkelijke opgave moeten zijn om de 'schuldige' met naam en toenaam te noemen. Maar hier komt een ander aspect van onze nariussen om de hoek kijken. Juist in de groep waartoe deze gordijnzwam behoort, blijken de moderne moleculaire methodes slechts een zeer beperkt oplossend vermogen te hebben, zodat barcoding niet tot de juiste naam leidt.



Zeker is dat de soort tot de groep van de *Colliniti* behoort, de groep waartoe ook *Cortinarius trivialis* (Gegordelde gordijnzwam), een soort die ectomycorrhiza vormt met wilg, populier en eik, behoort. In een eerder artikel (Deslippe et al., 2011) werd *C. favrei*, een nauwe verwant van *C. trivialis*, maar beperkt tot wilg, aangewezen. Maar die soort, evenals enkele andere (zoals *C. collinitus* en *C. stillatitius*), kan wel worden uitgesloten, doordat die (vermoedelijk) geen ectomycorrhiza met berken vormt. Weliswaar kwamen in het onderzoeksgebied ook poolwilgen voor, maar omdat de onderzoekers in het onderzoek ook gekeken hadden naar het voorkomen van ectomycorrhizas met ^{13}C -label op die naburige wilgen, kan een soort die wilgen en berken met elkaar verbindt uitgesloten worden (Deslippe & Simard, 2011; Deslippe et al., 2015). Uit de groep van de *Colliniti* zijn uit noordelijk Scandinavië twee soorten bekend die exclusief met dwergberk geassocieerd lijken te zijn (Bendixsen et al., 1993); het onderscheid tussen beide is nogal lastig, te oordelen naar de verschillen die in dat artikel worden genoemd (zie ook Oud & Dam, 2010). Voorlopig houd ik het erop dat de schuldige hetzij *C. fennoscandicus*, hetzij *C. septentrionalis* is. Maar, zoals gezegd, toewijzing is nog niet zeker, zodat de ‘schuldvraag’ niet wettig en overtuigend bewezen is. Maar dat sommige gordijnzwammen belangrijke spelers zijn in processen die te maken hebben met klimaatopwarming is wel duidelijk.

Figuur 1. *Cortinarius fennoscandicus*, in een subalpien berkenbos in Noord-Zweden. (Foto: Nico Dam)





Maar deze ecosysteemverandering roept uiteindelijk een negatieve terugkoppeling op. Door de toegenomen productiviteit als gevolg van klimaatopwarming wordt de snelheid van de stikstofkringloop verhoogd en neemt de beschikbaarheid van minerale stikstof (ammonium, nitraat) toe. Gordijnzwammen houden daar, zoals bekend, niet van. Dat werd ook gevonden door Deslippe et al. (2011). Naast de experimentele bodemopwarming werden ook proefvlakken bemest met stikstof; die stikstof deed het positieve effect van bodemopwarming op *Cortinarius* geheel teniet. Die interactie tussen opwarming en klimaat kan verklaren waardoor in alpiene ecosystemen bij de boomgrens, waar de stikstofbeschikbaarheid groter is, experimentele bodemopwarming leidde tot een meer open stikstofkringloop (Dawes et al., 2017) en niet leidde tot een toename van het aantal gordijnzwammen (Solly et al., 2017).

Literatuur

- Bendiksen, E., K. Bendiksen & T.E. Brandrud 1993. *Cortinarius* subgenus *Myxacium* section *Colliniti* (Agaricales) in Fennoscandia, with special emphasis on the Arctic-alpine zones. *Sommerfeltia* 19: 1–37.
- Bödeker, I.T.M., K.E. Clemmensen, W. de Boer, F. Martin, A. Olson & B.D. Lindahl 2014. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist* 203: 245–256.
- Dawes, M.A., P. Schlepp, S. Hättenschwiller, C. Rixen & F. Hagedorn 2017. Soil warming opens the nitrogen cycle at the alpine treeline. *Global Change Biology* 23: 421–434.
- Deslippe, J.R., M. Hartmann, S.J. Grayston, S.W. Simard & W.W. Mohn 2015. Stable isotope probing implicates a species of *Cortinarius* in carbon transfer through ectomycorrhizal fungal mycelial networks in Arctic tundra. *New Phytologist* 210: 383–390.
- Deslippe, J.R., M. Hartmann, W.W. Mohn & S.W. Simard 2011. Long-term experimental manipulation of climate alters the ectomycorrhizal community of *Betula nana* in Arctic tundra. *Global Change Biology* 17: 1625–1636.
- Deslippe, J.R., M. Hartmann, S.W. Simard & W.W. Mohn 2012. Long-term warming alters the composition of Arctic soil microbial communities. *FEMS Microbiology Ecology* 82: 303–315.
- Deslippe, J.R. & S.W. Simard 2011. Below-ground carbon transfer among *Betula nana* may increase with warming in Arctic tundra. *New Phytologist* 192: 689–698.
- Kits van Waveren, E. 1969. Determineer-ellende. *Coolia* 14: 26–30.
- Lindahl, B.D. & A. Tunlid 2015. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* 205: 1443–1447.
- Myers-Smith, I.H., B.C. Forbes, et al. 2011. Shrub expansion in tundra ecosystems; dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters* 6: 45509–45524.
- Oud, M. & N. Dam 2010. De gordijnzwam van Schier. *Coolia* 53: 82–84.
- Parker, T.C., J.-A. Subke & P.A. Wookey 2005. Rapid carbon turnover beneath shrub and tree vegetation is associated with low soil carbon stocks at a subarctic treeline. *Global Change Biology* 21: 2070–2081.
- Solly, E.F., B.D. Lindahl, M.A. Dawes, M. Peter, R.C. Souza, C. Rixen & F. Hagedorn 2017. Experimental soil warming shifts the fungal community composition at the alpine tree line. *New Phytologist* 215: 766–778.

Foto bovenaan deze pagina's: Panorama van arctisch-alpiene vegetatie met o.a. dwergberken bij Ammarnäs in Noord-Zweden. (Foto: Nico Dam)