

Stikstof verandert voedselkwaliteit van planten

SAMENVATTING

Verhoogde depositie van stikstof heeft naast verruiging en het verdwijnen van plantensoorten ook onzichtbare effecten op de voedselkwaliteit voor dieren. Meer stikstof leidt vrijwel altijd tot een toename van stikstof in de planten, maar ook tot een afname van andere nutriënten. Bovendien veranderen de chemische verbindingen waarin stikstof wordt vastgelegd, en de hoeveelheid en het type antivraatstoffen in plantenweefsel. Naar de gevolgen voor planteneters en dieren hoger in de voedselketen is nog weinig onderzoek gedaan, maar kennis uit de voedingsecologie geeft wel inzicht in de gevoeligheid van dieren voor deze veranderingen.

Tekst: **Joost Vogels, Dedmer van de Waal, Arnold van den Burg, Michiel Wallis de Vries, Marijn Nijssen & Roland Bobbink**

Het kan niemand ontgaan zijn dat verhoogde stikstofdepositie in Nederland een groot probleem is voor de natuur. Deze depositie is tussen 1950 en 1990 bijna veertienvoudig ten opzichte van de natuurlijke achtergronddepositie (± 5 kg/ha/jaar). Brongerichte maatregelen in landbouw, wegverkeer en industrie hebben de depositie weer doen afnemen, maar momenteel is deze nog steeds gemiddeld vijfmaal hoger dan de natuurlijke achtergronddepositie. Naast een vermestende heeft stikstofdepositie ook een verzurende werking, vooral bij depositie van ammonium. Verzuring leidt tot het vrijkomen van voor planten toxische metalen als aluminium en het versneld uitspoelen van basische kationen als kalium, magnesium en calcium. Deze combinatie van een toename van stikstof en een afname van basische kationen leidt tot soortenarme, verruigde vegetaties. Diezelfde veranderingen hebben echter ook een scala aan onzichtbare veranderingen in de chemische

samenstelling van planten tot gevolg. Net als in de bodem neemt de hoeveelheid stikstof in planten toe, terwijl de hoeveelheid van andere elementen afneemt, wat mogelijk leidt tot een onbalans in voedingsstoffen (Sardans et al., 2012). Hoe dit de voedingswaarde van planten verandert en wat de effecten zijn op diersoorten die van die planten eten is een ingewikkelde puzzel.

In dit artikel geven we een overzicht van de literatuurstudie waarmee wij de achterliggende mechanismen van stikstofdepositie op plantkwaliteit zo goed mogelijk ontrafeld hebben. Ook hebben wij een eerste vertaling naar beleid en herstelmaatregelen gemaakt. Tot slot hebben wij de belangrijkste kennislacunes benoemd die gerichte herstelmaatregelen nog in de weg staan (Vogels et al., 2020).

Meer is niet altijd beter

Hoe belangrijk is stikstof zelf? In het verleden werd ervan uitgegaan dat een toename van stikstofdepositie leidt tot een verbetering van voedselkwaliteit, vanuit de aanname dat stikstofbeschikbaarheid dé beperkende factor zou zijn voor de groei van dieren. Dit is slechts ten dele waar. Diersoorten verschillen in hun specifieke stikstofbehoefte en organismen zijn opgebouwd uit meer elementen dan stikstof. Tegenwoordig richt onderzoek zich daarom niet enkel op de absolute gehalten van elementen in planten en dieren, maar ook op de relatieve verhoudingen van die elementen en de chemische vorm waarin deze elementen aanwezig zijn.

Er bestaat veel onderzoek naar gevolgen van veranderingen in de verhouding tussen de macro-elementen koolstof (C), stikstof (N) en fosfor (P) op soorten en ecosystemen (Van de Waal et al., 2018). In plaats van een 'meer-N-is-altijd-beter-model' geldt veel eerder een optimum in de verhouding tussen zowel C:N als N:P, waarbij maximaal wordt geprofiteerd van een optimale beschikbaarheid van alle drie de elementen.



“De stikstofdepositie is tussen 1950 en 1990 bijna vertienvoudigd ten opzichte van de natuurlijke achtergronddepositie”

Omdat dierlijk weefsel veel stikstofrijker is dan dat van planten, leidt een toename van N ten opzichte van C of P in planten meestal tot een verbetering van voedselkwaliteit (Elser et al., 2000). Onder verhoogde stikstofdepositie kunnen echter andere belangrijke macronutriënten ten opzichte van N te sterk afnemen. Zo is aangetoond dat verhoogde beschikbaarheid van N leidt tot een relatieve afname van het eveneens belangrijke P (verhoging van de N:P-ratio). De hoeveelheid P groeit immers niet mee met de hoeveelheid N. Dit effect is het sterkst bij depositie van ammonium: planten kunnen deze vorm van N niet goed buitenhouden en de gerelateerde bodemverzuring kan tot wortelschade leiden waardoor opname van P wordt

¹ Onderzoek heeft uitge-
wezen dat in Nederland
een hoge N:P-ratio en lage
elementgehalten in voed-
selplanten de reproductie-
capaciteit van veldkreken
sterk beperken. Als gevolg
is de soort waarschijnlijk
afhankelijker geraakt van
dierlijke voedselbronnen,
en komt deze alleen nog in
hoge dichtheden voor in
terreindelen met hoge
insectendichtheden. (Foto:
Joost Vogels)

bemoeilijkt. Een aanvankelijk positief effect van meer N wordt dan tenietgedaan door een gelijktijdige verhoging van de N:P-ratio ². In plaats van N wordt P het beperkende element voor dieren en daarmee leidt een toename van stikstof uiteindelijk toch tot een afname in voedselkwaliteit (Vogels et al., 2017).

Kantelpunten

Het dierenrijk kent een haast onuitputtelijke diversiteit van overlevingsstrategieën en bouwplannen. Ongewervelden hebben een exoskelet, maar gewervelden hebben een kalkrijk endoskelet. De ene soort doet jaren over het voltooien van een levenscyclus, terwijl de andere deze in enkele weken voltooit. Door deze verscheidenheid varieert de specifieke voedselbehoefte van verschillende diersoorten ook sterk en varieert ook het kantelpunt tussen verbetering en verslechtering van nutriëntverhouding tussen verschillende soorten ². Insecten als de veldkrekel ¹ hebben een hogere relatieve groeisnelheid dan kleine zoogdieren en kennen daarmee een grotere fosforbehoefte, omdat een snelle eiwitsynthese meer fosfaatrijk ribosomaal RNA in de cellen vereist (Elser et al., 1996). Insecten zijn daardoor vaak gevoeliger voor toenemende N:P-ratio's, maar ook hier zijn onderlinge verschillen groot. Insecten met een popstadium (volledige metamorfose), zoals vliegen en vlinders ³,

hebben een lagere N:P-verhouding dan insecten met nimfen (onvolledige metamorfose) zoals sprinkhanen en krekels. Ook dit heeft te maken met verschillen in de hoeveelheid RNA tussen beide soortgroepen. Ontwikkelingsvorm en -snelheid bepalen dus mede het kantelpunt wanneer P voor een soort beperkend wordt door een sterke toename van N.

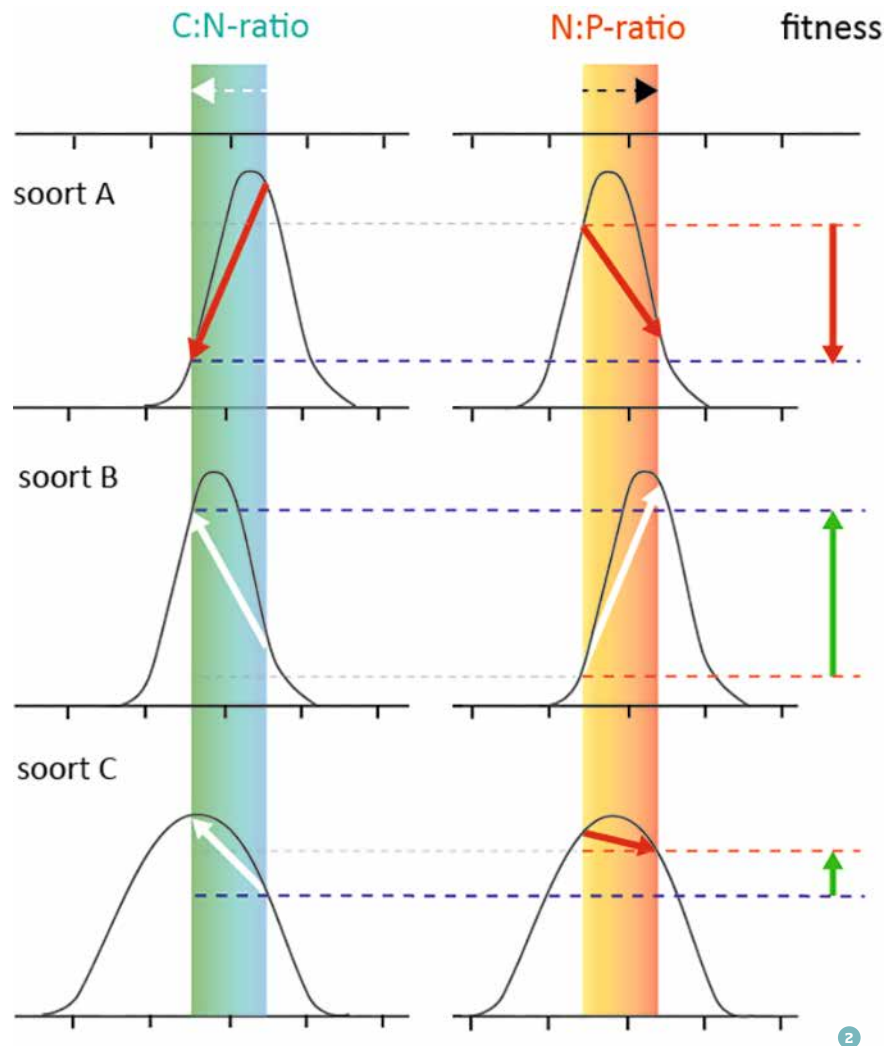
Ook de mate van specialisatie op waardplanten heeft invloed op de gevoeligheid voor veranderingen in C:N:P-verhouding van het voedsel. Specialisten die slechts één soort waardplant benutten, zijn optimaal aangepast aan de specifieke voedselkwaliteit van deze plantensoort. Ze zijn daardoor gevoelig voor veranderingen in voedselkwaliteit en kunnen bovendien niet overstappen op andere waardplanten. Generalisten daarentegen zijn juist aangepast aan het omgaan met variatie in voedselkwaliteit tussen waardplantsoorten en kunnen hun voedselinname lang blijven optimaliseren door verschillende plantensoorten te eten.

De genoemde verschillen in nutriëntenbehoefte betreffen niet enkel de macro-elementen koolstof, stikstof en fosfor, maar ook andere belangrijke (sporen)elementen, zoals calcium, kalium, magnesium en mangaan. Ook voor deze elementen geldt dat bodemverzuring de beschikbaarheid verlaagt, wat in combinatie met een toename van stikstof de nutriëntenbalans sterk doet verschuiven. Het is dan ook noodzakelijk om bij onderzoek naar effecten van verzuring op voedselkwaliteit en bij het ontwikkelen van herstelmaatregelen tegen verzuring al deze elementen te bestuderen. Het zomaar ongebalanceerd toevoegen van snel verweerbare elementen – zoals met bekalking – kan weer tot nieuwe disbalansen leiden voor andere essentiële voedingsstoffen. Hier komen we later op terug.

Misvormde sperwerkuikens

In werkelijkheid wordt de voedingswaarde van planten niet bepaald door losse elementen, maar door het gehalte en de onderlinge verhouding van moleculen die uit deze elementen zijn opgebouwd. Dieren kunnen niet alle moleculen zelf maken en moeten sommige uit planten halen, zoals bepaalde vetzuren, essentiële aminozuren en de meeste vitaminen. Vermesting en verzuring kunnen de beschikbaarheid van deze essentiële voedingsstoffen beïnvloeden. Zo treden in landplanten veranderingen op in zowel totaalgehalte als samenstelling van aminozuren en kan in aquatische systemen de samenstelling van algenpopulaties sterk verschuiven, met veranderingen in beschikbaar vetzuurgehalte als gevolg.

Omdat essentiële voedingsstoffen bij elke stap in de voedselketen (plant-herbivoor-predator-toppredator) slechts voor een deel worden doorgegeven, gaat een afname ervan in planten als eerste problemen geven in de top van de voedselketen, zoals is aangetoond bij



② Effect van een verschuiving in C:N-ratio (groenblauwe balk) en N:P-ratio (oranjerode balk) in een voedselplant op de fitness van drie modelsoorten. Soort A is een specialist van planten met een hoge C:N-ratio, soort B een specialist van planten met een lage C:N-ratio en soort C is een generalist. Het kruispunt van de curves met deze ratio-balken geeft aan hoe efficiënt een soort gebruik kan maken van deze verhouding, vertaald in fitness. De fitness is optimaal als de ratio snijdt met de top van de curve. De maximale haalbare fitness wordt echter bepaald door het laagste snijpunt met de C:N- én de N:P-curve. Als gevolg van stikstofdepositie neemt de fitness sterk af voor soort A, maar juist sterk toe bij soort B, en slechts beperkt bij soort C.

sperwers (Van den Burg, 2021). De essentiële zwavelhoudende aminozuren cysteïne en methionine worden onder hoge stikstofdepositie door bomen minder aangemaakt en dus ook onvoldoende door rupsen en zangvogels als koolmezen doorgegeven. Dit leidt bij sperwers tot vitaminegebrek met misvormingen in embryo's tot gevolg.

Naast een tekort aan essentiële voedingsstoffen kan ook een toename van moleculen ontstaan die ongunstig zijn voor dieren, zoals antivraatstoffen en gifstoffen die planten aanmaken om zich te beschermen. Bij hoge stikstofdepositie nemen de gehalten van stikstofhoudende gifstoffen vaak toe, terwijl koolstofhoudende antivraat- of gifstoffen vaak juist afnemen (Van de Waal et al., 2014; Sun et al., 2020). Wanneer als gevolg van bodemverzuring de groei van planten wordt geremd door een tekort aan andere nutriënten, stapelt zich vaak wel een overschot aan stikstof op. Het is nog grotendeels onbekend in welke verbindingen het surplus aan stikstof in de plant wordt opgeslagen, maar het lijkt er sterk op dat dieren deze stoffen niet voor hun groei en ontwikkeling kunnen aanwenden. Ook is bekend dat planten in staat zijn om stikstofrijke aminozuren te synthetiseren die niet gebruikt worden voor eiwitten (Rodrigues-Corrêa & Fett-Neto, 2019), en dat deze non-eiwit aminozuren soms ook een antivraat-functie hebben.



Patronen in het veld

Hoewel er dus nog veel onduidelijk is over de mechanismen en chemische verbindingen die een rol spelen, is de uitwerking van verschuivingen in voedselkwaliteit in het veld wél te zien. Doordat een beperkte stijging van stikstofdepositie de koolstofhoudende antivraatstoffen doet afnemen maar wel leidt tot hogere eiwitgehalten, zullen in eerste instantie insectenplagen optreden. Bij een hogere of langdurige stikstofdepositie leidt stikstofverzaadiging en bodemverzuring echter tot een afname van de voedselkwaliteit en een toename van antivraatstoffen. In Nederlandse bossen nam de incidentie van plagen vanaf 1970 duidelijk toe, om na 1998 weer zeer sterk te dalen (Moraal & Jagers op Akkerhuis, 2013). In Nederlandse studies aan zomereiken bleek een hoger stikstofgehalte niet meer te koppelen aan een hoger gehalte van bruikbare aminozuren. De overleving van rupsen op eikenbladeren met een hoog stikstofgehalte was dan ook gering (van den Burg et al., 2014). In bossen waar zomereik en Amerikaanse eik gemengd stonden had zomereik een hoger stikstofgehalte, maar het eiwitgehalte van de bomen verschilde niet. De overleving van

3 Eerste rupsenstadium van de kleine heivlinder op buntgras. Deze soort overwintert in dit stadium, waardoor de larve zich in het vroege voorjaar kan voeden met vers blad met de hoogste voedingswaarde. Let ook op de grote kop die de rups in staat stelt de taaie bladeren te eten. Deze sterke specialisatie op het eten van nature voedselarm gras maakt de soort echter ook zeer gevoelig voor veranderingen in de plantkwaliteit als gevolg van stikstofdepositie. (Foto: Marijn Nijssen)

rupsen was op Amerikaanse eik dan ook hoger (Van den Burg et al., 2014).

Biodiversiteitsverlies op de hei

Op basis van de huidige kennis zijn belangrijke conclusies te trekken. Ten eerste dat er geen louter positief of negatief effect van verhoogde stikstofdepositie op de voedselkwaliteit van planten voor diersoorten bestaat. Het effect, de sterkte en de richting worden bepaald door het samenspel van kwaliteitsaspecten die per plantensoort veranderen (element-ratio's, essentiële moleculen, antivraat- en gifstoffen), de eigenschappen van de diersoort zelf én van de mate en duur van de verhoogde stikstofdepositie. Specialistische herbivoren met een volledige gedaanteverwisseling (zoals vlinders) en soorten die in een korte tijd snel groeien, zullen het vaakst last ondervinden van een door stikstofdepositie veroorzaakte verandering in voedselkwaliteit. Dit geldt nog sterker voor soorten die gespecialiseerd zijn op waardplanten die van nature een lage voedingswaarde hebben. Doordat stikstofminnende en generalistische soorten relatief vaak profiteren en gespecialiseerde soorten met een

“Dieren kunnen niet alle moleculen zelf maken en moeten sommige uit planten halen”

lager stikstofoptimum juist last ondervinden, leidt de verandering in voedselkwaliteit tot een afname van biodiversiteit. Dit verlies aan biodiversiteit is in heidegebieden al zichtbaar.

Ten tweede is er veel achtergrondliteratuur voor de beschreven mechanismen beschikbaar, maar toepassing ervan in het kader van de stikstofproblematiek ontbreekt nog vaak: wetenschappelijk onderzoek aan dit onderwerp staat nog in de kinderschoenen! Dit gebrek aan kennis maakt een vertaling naar herstelmaatregelen lastig, maar enkele belangrijke contouren zijn wel helder geworden.

Kennisverdieping cruciaal

Op dit moment weten we nog te weinig over de effecten op voedselkwaliteit om te bepalen of de huidige kritische depositiewaarden – meestal enkel gebaseerd op zichtbare effecten in vegetatie – verder aangescherpt moeten worden. Wat we wel weten is dat herstel van de vegetatiestructuur en -samenstelling op een chemisch verstoorde bodem niet per definitie leidt tot een verbetering in voedselkwaliteit. Omdat bij plaggen en afgraven van de bodem niet alleen stikstof wordt verwijderd maar ook veel andere belangrijke elementen, kunnen deze maatregelen leiden tot verdere verslechtering van de voedselkwaliteit van planten (Vogels et al., 2017). Het toevoegen van snelwerkende bufferstoffen zoals bekalking en schelpgruis kan leiden tot een sterke toename van één of enkele elementen (meestal calcium en magnesium), wat direct een sterke verschuiving in de verhoudingen in sporenelementen tot gevolg heeft. Ook dit blijkt voor sommige soorten juist te leiden tot een afname van plantkwaliteit, zoals in Nederland is aangetoond voor de veldkrekel (Vogels et al., 2021). Bij het werken met slow-release bufferstoffen zoals steenmeel lijkt dit effect minder op te treden, maar onderzoek hiernaar loopt nog. Een verdieping van de kennis over de rol van voedselkwaliteit is echter cruciaal om het effect van stikstofdepositie op dieren beter te begrijpen. Pas dan kunnen we goed inschatten voor welke soorten, in welke specifieke ecosystemen en onder welke stikstofdruk er grote problemen optreden, en kunnen we gerichte herstelmaatregelen ontwikkelen om dit op te lossen. ■

Joost Vogels
Stichting Bargerveen
j.vogels@science.ru.nl

Dedmer van de Waal
NIOO
D.vandeWaal@nioo.knaw.nl

Arnold van den Burg
Stichting BioSfeer
bsp@upcmail.nl

Michiel Wallis de Vries
De Vlinderstichting
michiel.wallisdevries@vlinderstichting.nl

Marijn Nijssen
Stichting Bargerveen
m.nijssen@science.ru.nl

Roland Bobbink
Onderzoekcentrum B-WARE
r.bobbink@b-ware.eu

SUMMARY

Nitrogen alters food quality of plants

The effects of increased nitrogen deposition and accompanying acidification to plant food quality, and subsequently on animal populations, are still poorly known and there is a growing need of sound working hypotheses based on existing knowledge. Nitrogen enrichment and acidification lead to reduced plant tissue elemental content and changed nutrient ratios (C:N, N:P, and other elements). Furthermore, content and composition of amino acids and essential vitamins, as well as change markedly. N-based toxins and anti-feedants tend to increase, while C-based compounds tend to decrease. The response of animals to these changes in food quality depend on species specific optimum intake ratios, determined by the life history strategy. It is hypothesized that fast-growing species that are specialized on a single plant species of oligotrophic environments are most likely to respond negatively to N deposition induced changed food quality. Specialist species adapted to eutrophic environments are expected to respond positively. Generalist species are expected to show less strong or mixed responses to changed food quality, dependent on their specific essential nutrient requirements and tolerance to plant toxins.

Literatuur

De complete literatuurlijst van dit artikel vindt u door deze QR-code te scannen, of bij de online versie van dit artikel, die te vinden is op <https://delevendenatuurmagazine.nl/delevende-natuur-nummer-06-2022/samenvatting-stikstof-verandert-voedselkwaliteit-van-planten/>



Vogels, J. et al., 2022. Stikstof verandert voedselkwaliteit van planten *De Levende Natuur* 123 (6), 217-221.

SUMMARY

Nitrogen alters food quality of plants

The effects of increased nitrogen deposition and accompanying acidification to plant food quality, and subsequently on animal populations, are still poorly known and there is a growing need of sound working hypotheses based on existing knowledge. Nitrogen enrichment and acidification lead to reduced plant tissue elemental content and changed nutrient ratios (C:N, N:P, and other elements). Furthermore, content and composition of amino acids and essential vitamins, as well as change markedly. N-based toxins and anti-feedants tend to increase, while C-based compounds tend to decrease. The response of animals to these changes in food quality depend on species specific optimum intake ratios, determined by the life history strategy. It is hypothesized that fast-growing species that are specialized on a single plant species of oligotrophic environments are most likely to respond negatively to N deposition induced changed food quality. Specialist species adapted to eutrophic environments are expected to respond positively. Generalist species are expected to show less strong or mixed responses to changed food quality, dependent on their specific essential nutrient requirements and tolerance to plant toxins.

Literatuurlijst

- Elser, J.J., D.R. Dobberfuhl, N.A. MacKay & J.H. Schampel, 1996.** Organism Size, Life History, and N:P Stoichiometry: Toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience* 46:674-684.
- Elser, J.J., W.F. Fagan, R.F. Denno, D.R. Dobberfuhl, A. Folarin, A. Huberty, S. Interlandi, S.S. Kilham, E. McCauley, K.L. Schulz, E.H. Siemann & R.W. Sterner, 2000.** Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408:578-580.
- Jonard, M., A. Fürst, A. Verstraeten, A. Thimonier, V. Timmermann, N. Potočić, P. Waldner, S. Benham, K. Hansen, P. Merilä, Q. Ponette, A.C. de la Cruz, P. Roskams, M. Nicolas, L. Croisé, M. Ingerslev, G. Matteucci, B. Decinti, M. Bascietto & P. Rautio, 2015.** Tree mineral nutrition is deteriorating in Europe. *Global Change Biology* 21:418-430.
- Rodrigues-Corrêa, K.C.d.S. & A.G. Fett-Neto, 2019.** Abiotic Stresses and Non-Protein Amino Acids in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences* 38:411-430.
- Sardans, J., A. Rivas-Ubach & J. Penuelas, 2012.** The C:N:P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 14:33-47.
- Sun, Y., J. Guo, Y. Li, G. Luo, L. Li, H. Yuan, L.A.J. Mur & S. Guo, 2020.** Negative effects of the simulated nitrogen deposition on plant phenolic metabolism: A meta-analysis. *Science of the Total Environment* 719:137442.
- Van de Waal, D.B., J.J. Elser, A.C. Martiny, R.W. Sterner & J.B. Cotner, 2018.** Editorial: Progress in Ecological Stoichiometry. *Frontiers in Microbiology* 9.
- Van de Waal, D.B., V.H. Smith, S.A.J. Declerck, E.C.M. Stam & J.J. Elser, 2014.** Stoichiometric regulation of phytoplankton toxins. *Ecology Letters* 17:736-742.
- Van den Burg, A.B., 2021.** The quality of protein sources for egg production in Tawny Owls and Sparrowhawks. *AIRO* 29:467 – 476.

- Van den Burg, A.B., A. Dees, T. Huigens, R.J. Bijlsma & R.W. de Waal, 2014.** Voedselkwaliteit en biodiversiteit in bossen van de hoge zandgronden. Directie Agrokennis, Ministerie van Economische Zaken, Den Haag.
- Vogels, J., A. Van den Burg, E. Remke & H. Siepel, 2011.** Effectgerichte maatregelen voor het herstel en beheer van faunagemeenschappen van heideterreinen – Evaluatie en ontwerp van bestaande en nieuwe herstelmaatregelen (2006-2010). DKI-EL&I, Den Haag, 238 pag.
- Vogels, J.J., A. Van den Burg, D.B. van de Waal, M. Weijters, R. Bobbink, M. Nijssen & M. Wallis de Vries, 2020.** Imbalanced by overabundance – Effects of nitrogen deposition on nutritional quality of producers and its subsequent effects on consumers. VBNE, Vereniging van Bos- en Natuurterreineigenaren, Driebergen.
- Vogels, J.J., W.C.E.P. Verberk, J.T. Kuper, M.J. Weijters, R. Bobbink & H. Siepel, 2021.** How to Restore Invertebrate Diversity of Degraded Heathlands? A Case Study on the Reproductive Performance of the Field Cricket *Gryllus campestris* (L.). *Frontiers in Ecology and Evolution* 9.
- Vogels, J.J., W.C.E.P. Verberk, L.P.M. Lamers & H. Siepel, 2017.** Can changes in soil biochemistry and plant stoichiometry explain loss of animal diversity of heathlands? *Biological conservation* 212, Part B:432-447.
- Wereld Natuur Fonds, 2020.** Living Planet Report Nederland. Natuur en landbouw verbonden. WNF, Zeist.
- White, T.C.R., 1993.** The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.