

MYCORRHIZA BIJ ONZE HOUTSOORTEN II

door

H. VAN VLOTEN.

De mycorrhiza heeft, althans zeker onder bepaalde omstandigheden, een gunstige invloed op de groei der bomen. Hieraan kan niet worden getwijfeld. H a t c h heeft voor dit nuttige effect een physisch-anatomische verklaring gegeven. Het door de vorming van mycorrhiza vergrootte oppervlak der dwergwortels of zuigwortels maakt het mogelijk, dat de planten ook uit arme gronden de voor een behoorlijke ontwikkeling nodige hoeveelheid stoffen kunnen opnemen (3).

Maar H a t c h blijft ons het antwoord schuldig op de vraag, waarom nu juist op arme gronden de mycorrhiza goed is ontwikkeld, terwijl op een rijke grond de hoeveelheid mycorrhiza zoveel geringer is of de vorming zelfs geheel achterwege blijft. Hij neemt aan, dat een relatief gebrek aan een of meer der elementen N, P, K en Ca in de grond parallel gaat met een gebrek aan dezelfde elementen in de planten, waardoor hun wortels zouden verzwakken; op deze wijze zou de infectie worden vergemakkelijkt. Deze verklaring van het verschijnsel blijkt niet juist te zijn.

B j ö r k m a n (1) vond bij een uitgebreid onderzoek aan het Instituut voor Plantenphysiologie van de Universiteit Uppsala weliswaar, evenals H a t c h, dat stikstof en fosforzuur in voor de planten optimale hoeveelheden het aantal mycorrhiza tot een minimum reduceerden, doch voor kalium en calcium kon hij dit niet bevestigen. Uit zijn onderzoek bleek bovendien, dat de invloed van de beschikbare N en P niet zo direct is, als H a t c h meent. De sleutel tot een juistere voorstelling van het verschijnsel kreeg B j ö r k m a n, door behalve de andere factoren ook het licht bij zijn proeven te betrekken. Daarnaast diende hij gevarieerde hoeveelheden suiker in de vorm van glucose toe; deze bleek in dezelfde richting te werken als het licht.

B j ö r k m a n is begonnen met een veldonderzoek naar het voorkomen van mycorrhiza bij groveden en fijnspar in verschillende bostypen met uiteenlopende plantengezelschappen en humustoestanden in Zweden. De kwantitatieve bepaling van het percentage dwergwortels, dat tot mycorrhiza is omgevormd, gaf begrijpelijkerwijze nogal moeilijkheden, vooral bij grote bomen met een uitgebreid wortelstelsel. Toch is uit dit veldonderzoek wel gebleken, dat de variatie in het percentage mycorrhiza ook in ogenschijnlijk éénvormige bosgezelschappen zeer groot is. De onregelmatigheid was zelfs zó groot, dat B j ö r k m a n geen kans ziet, hieruit een verklaring af te leiden.

Sprekende uitkomsten werden echter wel verkregen bij potproeven en bij experimenten met planten in reïncultuur volgens de methode, die M e l i n heeft ontwikkeld; hier gaven de herhalingen een uitstekende overeenstemming te zien.

Met de nodige voorzorgen voor genetisch eenvormig materiaal werden

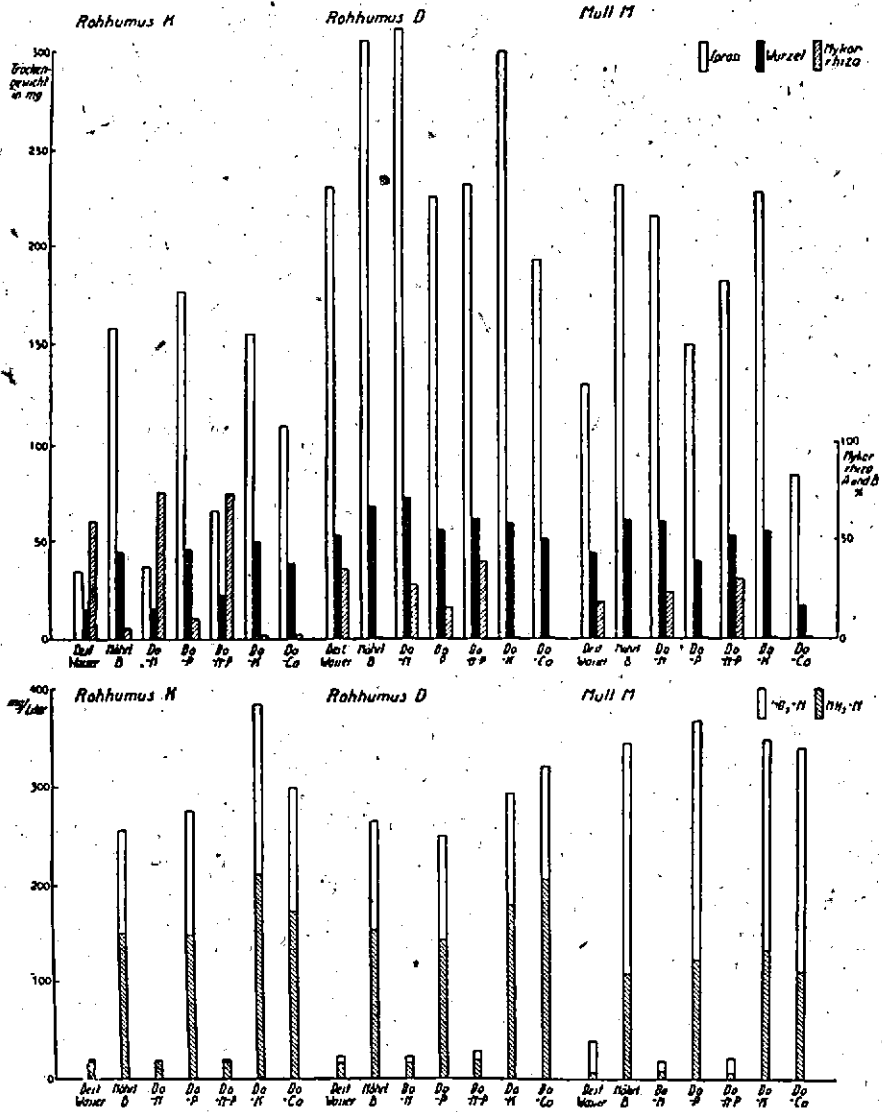


Fig. 1.

Groei en ontwikkeling der mycorrhiza van éénjarige groveden, gekweekt in verschillende soorten humus bij toevoeging van voedingsoplossingen (boven) en ammoniak- en nitraatstikstof in de grondmengsels aan het einde van de proef (beneden). Björkman, 1942, Fig. 20 op p. 75.

grovdedennen en fijnsparrén gekweekt in potten met een mengsel van fluvioglaciaal zand (op 2 m diepte uitgegraven) met 2 delen humus uit verschillende bostypen; hiervoor werden gekozen opstanden van groveden, fijnsparr, beide houtsoorten gemengd, eik met een rijke flora van kruiden, dus met milde humus, beuk met idem en een veen. De chemische samenstelling van de zo verkregen bodemmengsels, hun humusgehalte, volume-gewicht en pH werden bepaald. De toediening van gevarieerde

voedingsoplossingen is nauwkeurig geregeld en beschreven. De hoeveelheid licht werd gevarieerd door kooien van 1 cm brede latten, die op 2, 4, 7 en 10 mm afstanden waren geplaatst. Hiermede werd een relatieve hoeveelheid licht van 6, 12, 17 en 23 % bereikt. In een kas van het type „Möller-Gewächshaus" was bovendien een hoeveelheid licht van 49 % van de straling in het vrije veld voor de proeven beschikbaar.

De planten uit de potten werden na $4\frac{1}{2}$ maand zeer zorgvuldig geoogst. Het percentage mycorrhiza werd door telling verkregen, de hoeveelheid geproduceerde droge stof werd gewogen, het gehalte aan N, P, K en Ca werd bepaald, evenals de in de mengsels na afloop van de proeven aanwezige ammoniak- en nitraat-stikstof en het gemakkelijk oplosbare fosforzuur.

Bij zijn eerste proef diende Björkmán aan 3 verschillende mengsels gedestilleerd water of een volledige voedingsoplossing, resp. dezelfde oplossing met weglaten van telkens één der elementen N, P, K of Ca toe. De uitkomst (fig. 1) laat duidelijk zien, dat in de drie mengsels een overmaat aan oplosbare N de vorming van mycorrhiza onderdrukt.*) Een geringe concentratie van N in het mengsel bevordert de vorming van mycorrhiza, hoge concentratie remt deze. Dit effect kwam ook tot uiting in 2 van de 3 mengsels, die zelf reeds een behoorlijke hoeveelheid oplosbare N bevatten en waar de gekweekte planten bij analyse slechts kleine verschillen in hun N-gehalte te zien gaven. Hier blijkt tevens dadelijk, dat de opvatting van Hatch van het relative gebrek in de plant niet opgaat.

De invloed van N en P moet worden gezien in verband met die van het licht. Deze wordt in Fig. 2 bij groveden in een grafische voorstelling weergegeven. Licht bevordert het optreden van mycorrhiza. De grote verschillen treden op in het gebied van 6 % tot 23 % licht, en wel bij alle zes voor deze proef gebruikte mengsels. Bij 6 % werd geen enkele mycorrhiza gevormd. Bij 12 % licht begint in 3 van de mengsels bij groveden een laag percentage mycorrhiza op te treden. Bij 17 % licht vormde groveden in alle 6 mengsels een uiteenlopende hoeveelheid mycorrhiza, die ook bij 23 % nog verder steeg. Van 23 % tot 49 % licht neemt het percentage mycorrhiza nog wel toe, maar in betrekkelijk geringe mate. Hieruit leidt Björkmán af, dat de vorming van mycorrhiza afhankelijk is van de CO_2 -assimilatie met dien verstande echter, dat de samenstelling van het mengsel, waarin de planten groeien, vooral wat de beschikbare stikstof en fosfor betreft, de uitwerking van een bepaalde hoeveelheid licht verandert.

Bij een volgende proef werden bij 49 % licht gevarieerde combinaties van NH_4NO_3 en H_3PO_4 toegediend aan 3 mengsels van verschillende samenstelling. Twee van deze mengsels, K en V, waren zeer arm, het derde, H, juist rijk aan assimileerbare stikstof. De laatste was echter arm aan fosforzuur. Het effect der opklimmende hoeveelheden N en P aan het mengsel V is grafisch voorgesteld in fig. 3. De hoeveelheid

*) Het is helaas niet mogelijk in verband met de kosten, alle illustraties, waarnaar in dit overzicht wordt verwezen, hier af te drukken. Wie zich nader wil oriënteren, zal zich tot een bibliotheek moeten wenden, die over het oorspronkelijke werk beschikt.

mycorrhiza in procenten van het aantal dwérgwortels was bij de andere twee mengsels als volgt :

mengsel	N0P0 ged. water	N1P0 N2P0 N4P0			N0P1 N0P2 N0P4			N1P1 N1P2 N1P4			N2P1 N2P2 N2P4			N4P1 N4P2 N4P4		
K	53	48	37	31	62	64	66	40	35	28	28	21	13	16	10	5
H	78	76	74	73	68	58	51	18	9	5	8	3	2	3	0	0

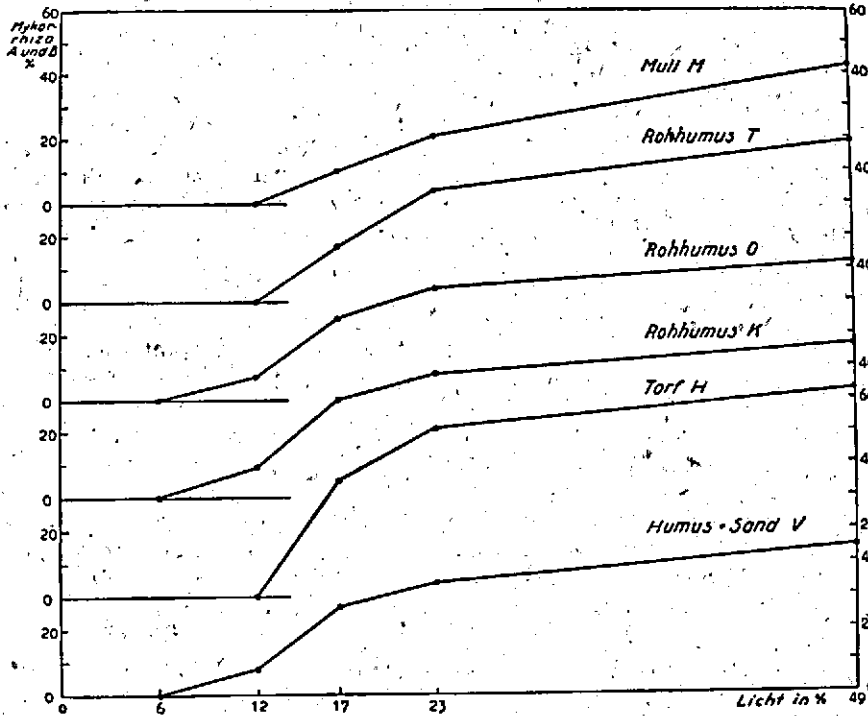


Fig. 2.

Ontwikkeling der mycorrhiza van éénjarige groeven in verschillende soorten van humus bij gevarieerde hoeveelheid licht.
Björkman, 1942, Fig. 25, p. 82.

In het H-mengsel, waar oplosbare N in overmaat aanwezig is, maar de geringe hoeveelheid P een groeibeperkende factor vormt, veroorzaakt gelijktijdige toevoeging zelfs van kleine hoeveelheden NH_4NO_3 en H_3PO_4 (N_1P_1) een sterke vermindering van het percentage mycorrhiza n.l. van 78% tot 18%. Is er slechts weinig assimileerbare N in 't mengsel, zoals bij K, dan treedt bij toediening van N_1P_1 ook wel een vermindering op maar slechts van 53% tot 40%. Het is dus niet de directe verhouding tussen N en P in het substraat of in de planten, die beslissend is voor de vorming van mycorrhiza, maar het gaat erom, in hoeverre een van beide elementen als beperkende factor voor de groei optreedt.

Een verdere proef werd genomen met gevarieerde toediening van NH_4NO_3 of H_3PO_4 in combinatie met verschillende percentages licht bij gebruik van een bepaald mengsel van zand en humus (D). De vor-

ming van mycorrhiza bleek vooral van de N in verband met het licht afhankelijk te zijn. In het bijzonder bij zwak licht reduceerde een hoog N-gehalte het percentage mycorrhiza. Bij een hoog gehalte aan N nam de hoeveelheid mycorrhiza toe van 12 tot 49% licht. Bij een lager gehalte aan N werd het maximum aan mycorrhiza reeds bij 23% licht bereikt.

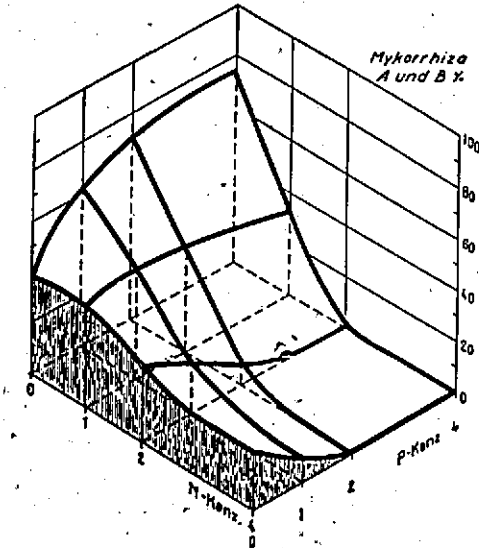


Fig. 3.

Ontwikkeling der mycorrhiza van éénjarige groeven, gekweekt in humus + zand V met toediening van verschillende hoeveelheden NH_4NO_3 en H_3PO_4 ; 49% licht. Björkman, 1942, Fig. 30, op p. 94.

Toediening van P gaf bij alle graden van licht een toename van het aantal mycorrhiza of toch geen vermindering van het percentage. Dezelfde proef werd genomen met de mengsels K en H, die in hun gehalte aan N en P sterk van elkaar afweken (K arm, H rijk aan assimileerbare stikstof, maar H arm aan fosforzuur). Het effect van de toediening van N en P op de hoeveelheid mycorrhiza was zeer uiteenlopend. H gaf bij toenemende P en 12% licht geen mycorrhiza. Bij opklimmende hoeveelheden fosfor en bij 23 en 49% licht nam het percentage mycorrhiza regelmatig af. K daarentegen gaf in geen geval vermindering. Het licht had bij de beide voorgaande proeven een beslissend effect. Ook bij de laatste proef was de verlagende invloed van N op de mycorrhiza het opvallendste bij geringe lichthoeveelheid.

Verdere proeven met K en Ca in verschillende hoeveelheden aan mengsels toegediend, lieten zien, dat de hoeveelheid mycorrhiza van deze elementen onafhankelijk is.

De proeven met reïnculturen.

Deze werden gedaan met *Rhizopogon Roseolus* en *Boletus variegatus*, en wel met isolaties, waarvan de virulentie was vastgesteld.

Bij de eerste proef werd de hoeveelheid licht gevarieerd (14, 18 en 39%) en werden tevens 0,5, 2,5, 5,0 en 10,0 gr glucose per liter aan

dezelfde voedingsoplossing toegevoegd (1 : 131, Fig. 52). Ook de planten bleken glucose op te nemen. Bij 14 % licht en 0.5 gr glucose p. 1. werd geen mycorrhiza gevormd; bij dezelfde lichtsterkte en 2.5 gr glucose werden 40% mycorrhiza gevonden. Glucose kon dus hetzelfde effect hebben als een sterkere belichting. Te hoge concentratie van glucose echter bevordert wel de groei der zwammen in de kolven buiten de plant, maar houdt hen terug van de vorming van mycorrhiza.

In proef 11 werden bij een gelijke hoeveelheid licht (39 %) de hoeveelheden N en P in combinatie gevarieerd; deze variatie werd toegepast bij 0.5 en 5.0 gr glucose per liter voedingsoplossing (Fig. 4). Bij

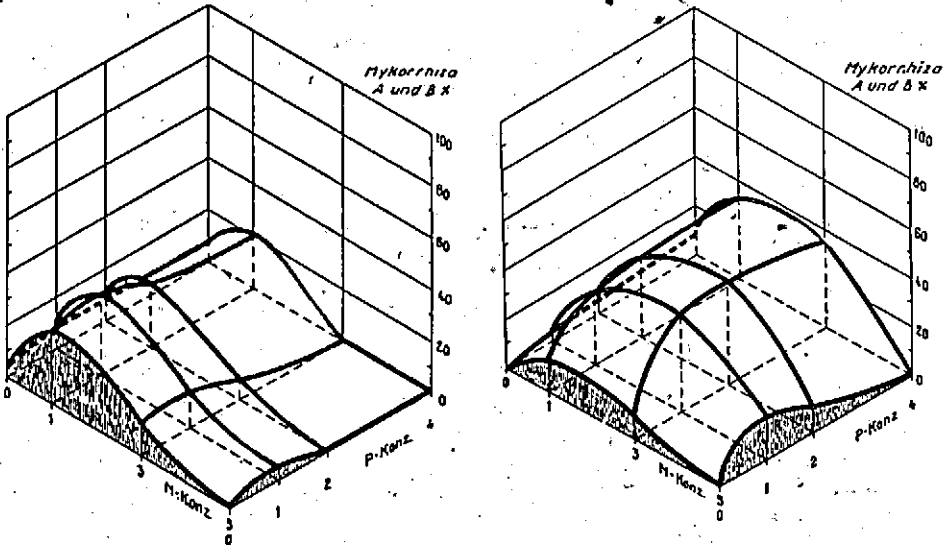


Fig. 4.

Ontwikkeling der mycorrhiza van éénjarige groeiden, gekweekt in zand in reincultuur bij verschillende hoeveelheden stikstof (N) en fosforzuur (P) en toediening van 0.5 g glucose per l voedingsoplossing (links) en 5 g glucose per l voedingsoplossing (rechts) Björkman, 1942, Fig. 54 en 55 op p. 138.

NoPo is de vorming van mycorrhiza zeer zwak of nihil; enige P gaf een kleine, enige N een duidelijke toename van de hoeveelheid mycorrhiza. Bij verdere verhoging van de N nam zij weer af. Als behalve de N ook de P wordt verhoogd, dan komt een opvallend verschil voor de dag tussen de twee series resp. met 0.5 en 5.0 gr glucose. Bij N_3P_4 is n.l. met 0.5 gr glucose het percentage mycorrhiza = 0; met 5.0 gr glucose echter nog = 36. Met 5.0 gr glucose wordt pas bij N_5P_4 geen mycorrhiza gevormd. De conclusie is: zonder N ontstaat geen mycorrhiza, bij te veel N ontstaat eveneens geen mycorrhiza. Ook bij een hogere concentratie N, die in het algemeen remmend werkt, kan mycorrhizavorming worden verkregen door een P-gift, als rijkelijk suiker in het substraat aanwezig is. *De suiker heeft hetzelfde effect als de belichting bij andere proeven heeft getoond.*

Een aantal andere proeven met K en Ca, aneurine, biotine, heteroauxine mogen hier slechts terloops worden gememoreerd. Zij verliepen in hoofdzaak negatief.

Met zijn onderzoek heeft Björkman aangetoond, dat twee factoren tezamen met het licht van overwegende invloed zijn op de vorming van mycorrhiza, n.l. de beschikbare stikstof en het beschikbare fosforzuur. Een ernstig gebrek aan beide stoffen belet de vorming van mycorrhiza. Maar anderzijds wordt ook weinig mycorrhiza gevormd in opstanden met milde humus op een rijke bodem met een hoog gehalte aan N en P en, niet te vergeten, een geringe hoeveelheid licht, tengevolge van de flink ontwikkelde begroeiing. Kalium en calcium, pH, aneurine, biotine en heteroauxine bleken geen invloed te hebben.

De invloed van het licht, die parallel gaat met het effect van glucose, en het feit dat de wortels van de proefplanten onder deze omstandigheden een hoger gehalte aan reducerende stoffen te zien geven (1 : 163, Tabelle 45.), brengen Björkman tot de theorie, dat de zwammen pas parasitair optreden als er een bepaalde hoeveelheid oplosbare koolhydraten in de wortels is te vinden. Onder omstandigheden, waarin de gevormde koolhydraten niet geheel voor de opbouw worden gebruikt, ontstaat er een overschot, dat de infectie bevordert. Is er een tekort aan één der elementen N of P, dan wordt de hogere synthese van eiwitten belemmerd en bij voldoende licht ontstaat er door de fotosynthese een relatieve overmaat aan suikers, die niet verder verwerkt kunnen worden. Glucose kan dit effect van het licht vervangen.

Het is dus niet een directe invloed van stikstof en fosforzuur, zoals Hatch heeft verondersteld, maar een wat ingewikkelder samenspel van enige processen, dat de vorming van mycorrhiza regelt. De mycorrhiza blijft echter, zoals Stahl en Hatch haar ook hebben beschouwd, een verschijnsel gepaard aan gebrek. De overmaat aan reducerende stoffen in de wortels ontstaat door een relatief gebrek aan stikstof of fosfor.

Het gehele gebied van de mutualistische symbiose, ook de vorming van knolletjes bij *Alnus* en bij leguminosen kan op deze wijze tot een gemeenschappelijk principe worden teruggebracht.

Behalve de in het voorgaande behandelde verdieping danken wij aan de school van Melin in Zweden ook nog een waardevolle verruiming onzer kennis van de mycorrhiza bij bomen.

Bij isolatieproeven (uit weefsel van de hoeden) met 140 hymenomyceten slaagde Modes (2) erin, ruim 60 van hen te kweken. De moeilijkheden hierbij zijn groot o.a. door de verontreiniging der culturen met bacteriën. Het gelukte echter het mycelium van 49 soorten te beschrijven en enige fysiologische proeven te nemen, waaruit een uiteenlopende groeisnelheid en een verschil in de behoefte aan O_2 konden worden afgeleid. Modes onderzocht verder de invloed van de zuurgraad. In het algemeen prefereren de (onderzochte) mycorrhiza-vormende zwammen een zure voedingsbodem. De optima lagen echter op verschillende punten van het zure traject. Soorten van het geslacht *Amanita* groeiden het best bij pH 3.5—4.5, *Paxillus Prunulus* en soorten van boleten (met uitzondering van *B. variegatus*) bij pH 5, *Lactarius deliciosus* en *Rhizopogon roseolus* bij pH 5.5—6.0. Een voorlopig onderzoek over het voorkomen in de natuur en de pH van de groeiplaats met 468 bodemmonsters en 16 soorten van zwammen wijzen eveneens op uiteenlopende eisen der vormers van mycorrhiza aan de zuurgraad van hun milieu.

Belangwekkend zijn de resultaten waartoe Modes op grond van vroegere proeven en zijn eigen experimenten komt betreffende het ver-

mogen van bepaalde geslachten van hymenomyceten en gasteromyceten om mycorrhiza te vormen en betreffende hun specialisatie.

Het geslacht *Amanita* omvat typische mycorrhiza-vormers, maar deze zijn weinig gespecialiseerd, zij komen voor op groveden, spar, berk, beuk en eik.

Het geslacht *Boletus* met typische mycorrhiza-vormers is het best onderzochte geslacht. Met de 2 nieuwe soorten, door Modess aan de lijst toegevoegd, zijn er nu 16 als symbionten bekend. Deze zijn streng gespecialiseerd, de meeste op Pinus. Er is geen enkele gevonden die met naald- én loofbomen mycorrhiza vormt. Een bekend voorbeeld is *Boletus elegans*, die alleen met lariks voorkomt.

Van het geslacht *Clitocybe* is voor geen enkele vertegenwoordiger bewezen, dat hij mycorrhiza vormt.

De meeste soorten van het geslacht *Cortinarius* vormen vermoedelijk mycorrhizen; met zekerheid is dit alleen bekend bij naaldhout, doch ook bij populieren en andere loofbomen is het misschien wel mogelijk.

Het geslacht *Lactarius* laat zich moeilijk kweken, maar omvat zeker een groot aantal symbionten. Het bewijs is pas van 4 soorten bij naaldhout geleverd.

Met het geslacht *Lepiota* (4 soorten) had Modess geen succes; hij vermoedt dat hierin geen mycorrhiza-vormers voorkomen.

Het geslacht *Tricholoma* omvat o.a. soorten, die aan *Clitocybe* verwant lijken, ook door hun mycelium en groei; deze vormen waarschijnlijk geen mycorrhiza, evenmin als soorten van *Clitocybe*. Van de overige *Tricholoma*-soorten zijn er nu 6 bekend, die zeker met naaldbomen mycorrhiza kunnen vormen. Van 1 soort is dit bewezen met berk.

Van de door Modess onderzochte gasteromyceten vormen de geslachten *Bovista*, *Calvatia*, *Geaster* en *Lycoperdon* blijkbaar geen mycorrhiza. De geslachten *Rhizopogon* en *Scleroderma* doen dit echter met zekerheid wel; *Rhizopogon luteolus* en *Rh. roseolus* schijnen gespecialiseerd te zijn op Pinus sylvestris. *Scleroderma aurantium* daarentegen vormde mycorrhiza bij groveden en spar; Modess meent redenen te hebben aan te nemen, dat deze zwam ook met loofbomen kan samenleven.

Het geheel overziende mogen wij het een groot voorrecht noemen, dat Prof. Dr E. Melin als gast van de Nederlandsche Boschbouw Vereeniging ter gelegenheid van de 19e wetenschappelijke cursus zijn visie op het mycorrhiza-vraagstuk nader zal uiteenzetten.

Zonder hierop te hebben willen vooruitlopen, meenden wij goed te doen, de lezers van ons tijdschrift reeds van te voren enige oriëntering te verschaffen.

LITERATUUR:

1. Björkman, E. „Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte.“ *Symbolae Botanicae Upsalienses* VI, 2, 1942 (191 pp.).
2. Modess O. „Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte.“ *Symbolae Botanicae Upsalienses* V: 1, 1941 (146 pp.).
3. Vloten, H. van. „Over de betekenis van mycorrhiza bij onze houtsoorten I.“ *Ned. Boschbouw Tijdschrift* 20: 108—120, 1948.