

Ectomycorrhiza en de vitaliteit van het Nederlandse bos

Bij vrijwel alle planten komen mycorrhiza's voor. Mycorrhiza is een nauwe associatie tussen schimmel en plantewortel, waarvan beide partners voordeel hebben. De plant profiteert van de schimmel voor haar nutriënten- en vochtvoorziening. Hierbij betekent het voordeel voor de plant niet automatisch een hogere (bovengrondse) produktie, maar eerder een betere mogelijkheid om ongunstige omstandigheden ("stress") te overleven. De schimmel profiteert van de plant voor zijn koolhydraten (energie-voorziening).

Voordelen voor de plant

Mycorrhizavormende schimmels bezitten een uitgebreid netwerk van schimmeldraden in de bodem, waardoor het exploitatievermogen van de schimmel veel groter is dan dat van de plant. Tenminste 100 maal zoveel plantmateriaal als schimmelmateriaal is nodig om een gelijk bodemvolume te exploiteren (Harley, 1989). Vooral bij voedingsstoffen die weinig mobiel zijn (fosfaat, ammonium) is een vergroting van het te exploiteren bodemvolume van groot belang, doordat rondom de wortel een uitputtingszone ontstaat. Een vergroting van het geëxploiteerde bodemvolume is dan zeer effectief. Ook wordt daardoor de plant beter tegen droogte beschermd.

Vanuit de plant vindt een aanzienlijke stroom van koolhydraten naar de wortel plaats. Schattingen van Harley (1971) geven aan dat zo'n 10-15% van de door de plant geproduceerde koolhydraten naar de schimmel wordt

getransporteerd. Deze koolhydraten worden door de schimmel snel omgezet in andere, voor de plant onbeschikbare suikers (zoals trehalose, mannitol en glycogeen), zodat de koolhydratenstroom als het ware onbeperkt door kan blijven gaan.

Toch kan er ook een koolhydratenstroom van de schimmel naar de plant optreden, namelijk van wortels van de ene plant via de schimmel naar de andere plant. Verondersteld wordt dat jonge bomen onder een donker kronendak kunnen overleven, doordat ze van koolhydraten worden voorzien via een andere boom. Ook via de opname van aminozuren door de mycorrhizaschimmel kan er een koolstofstroom van de schimmel naar de plant optreden.

Naast de vergroting van het geëxploiteerde bodemvolume heeft de aanwezigheid van mycorrhiza's nog een aantal andere positieve gevolgen voor de plant (Harley en Smith, 1983):

- bescherming tegen wortelpathogenen
- bescherming tegen zware metalen en aluminium
- produktie van hormonen en vitaminen

Indeling van mycorrhiza's

Op grond van morfologische kenmerken kunnen we een aantal verschillende typen van mycorrhiza onderscheiden, waarvan de twee belangrijkste vesiculair-arbusculaire mycorrhiza (VAM) en ectomycorrhiza zijn. Bij de meeste Nederlandse bosbomen (den, fijnspar, zilverspar, larix, douglasspar, eik, beuk, berk, els) wordt ectomycorrhiza aangetroffen; slechts bij enkele boomsoorten (iep, es, esdoorn) komt vesiculair-arbusculaire mycorrhiza voor. Bij sommige boomsoorten (wilg, populier) komen beide

mycorrhizatypen tegelijk voor.

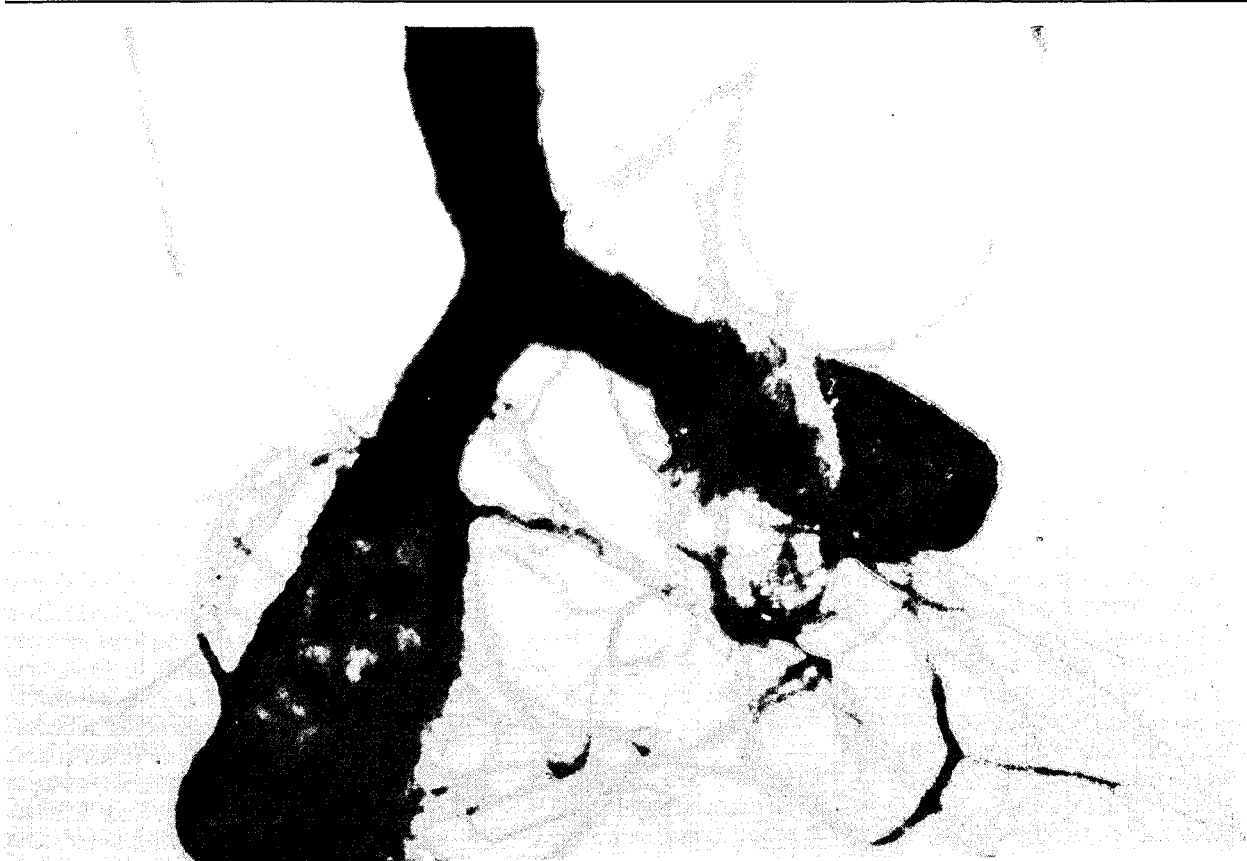
Ectomycorrhiza's zijn te herkennen doordat de fijne wortels (wortels met een diameter van minder dan 5 mm) wat opgezwollen zijn en wortelharen ontbreken (fig. 1). Met behulp van een loupe is een dikke laag van schimmelweefsel te zien, die de mantel van de mycorrhiza genoemd wordt. In de mantel worden nutriënten opgeslagen en vandaar naar de plant getransporteerd. De schimmeldraden dringen tussen de wortelcellen door tot aan de endodermis. Deze structuur heet het Hartig-net. Vanuit de mycorrhiza's gaat meestal een uitgebreid netwerk van schimmeldraden de bodem in (zie fig. 2 voor een schematische tekening van een ectomycorrhiza).

Ectomycorrhiza bij de den is gemakkelijk herkenbaar aan de gevorkte vertakking (zie fig. 1); het bezettingspercentage is altijd vrijwel 100%. Bij andere boomsoorten is de mycorrhiza soms minder gemakkelijk herkenbaar; soms is het bezettingspercentage ook lager. Zo vonden Jansen en De Nie (1988) een bezettingspercentage tussen 0 en 90% bij verschillende opstanden van de douglasspar. Vooral bij oude opstanden (> 25 jaar) bleek de bezetting zeer laag (<20%). Dergelijke bezettingspercentages zijn uit het oorsprongsgebied van de soort niet gerapporteerd.

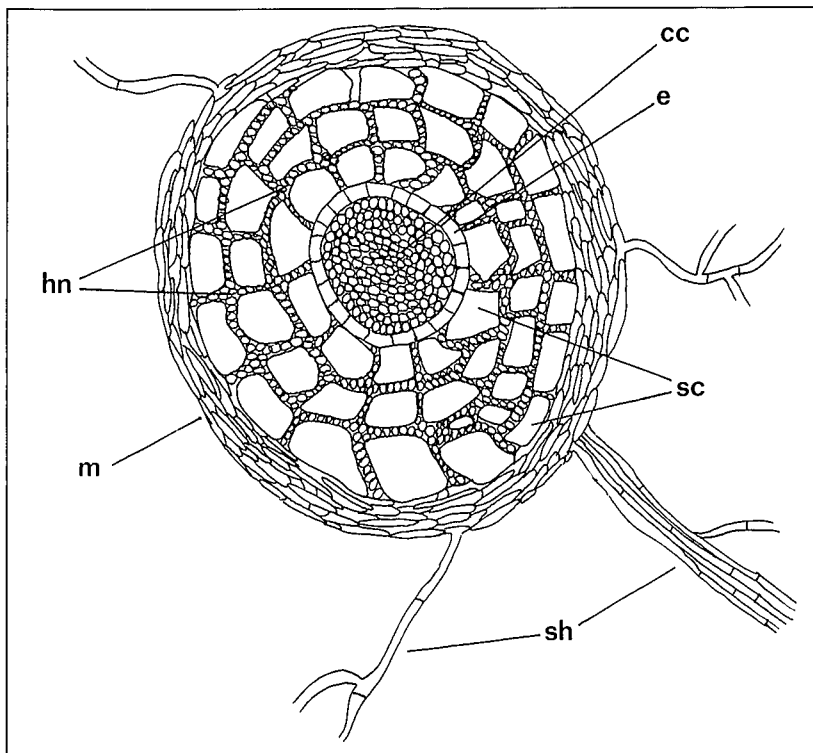
Paddestoelen van ectomycorrhizavormende schimmels

De meeste ectomycorrhizaschimmels vormen paddestoelen. In Nederland komen ongeveer 800 soorten mycorrhizaschimmels voor die vruchtlichamen (paddestoelen) vormen. De specificiteit van de soorten verschilt sterk. Sommige soorten vormen slechts mycorrhiza met één boomsoort, terwijl andere veel minder kieskeurig zijn en met een groot aantal boomsoorten mycorrhiza vormen. Over het alge-

* Mededeling 425 van het Biologisch Station Wijster



■ Fig. 1 Mycorrhiza van *Tricholoma imbricatum* (fijnschubbige ridderzwam) op *Pinus sylvestris* (Grove den). De schimmelhyphen zijn hier tot strengen verenigd.



■ Fig. 2 Dwarsdoorsnede van een mycorrhiza, met de mantel (m) die de wortel omgeeft, schimmelhyphen (sh), het Hartig net (hn), dat zich tussen de cellen van de schors (sc) bevindt, maar niet de endodermis (e) en de centrale cylinder (cc) binnendringt.

meen heeft een gezonde boom in een gezonde opstand een groot aantal verschillende schimmelpartners. In één eikenopstand op humusarm stuifzand in Drente werden 80 verschillende soorten mycorrhizavormende paddestoelen gevonden!

Het voorkomen van zoveel soorten ectomycorrhizavormende paddestoelen bij één boomsoort roept vanzelf de vraag op naar de mogelijke betekenis hiervan. Zijn al die soorten nodig voor het functioneren van de boom? Hoewel er nog maar weinig onderzoek onder veldomstandigheden verricht is, wijzen verschillende waarnemingen erop dat de grote rijkdom aan ectomycorrhizavormende paddestoelen van het grootste belang is. Sommige soorten spelen een grote rol bij de opname en het transport van water over grotere afstanden, andere bij de opname van verschillende stikstofvormen (ammonium, nitraat, aminozuren)

of bij de opname van fosfaat, en weer andere bij de bescherming tegen pathogenen, etc. Het gaat dus niet alleen om de kwantiteit van de mycorrhiza's (aantallen, bezettingspercentage, aantal mycorrhiza's per cm wortel), maar ook om de kwaliteit en de diversiteit.

Achteruitgang van paddestoelen van mycorrhizavormende schimmels

Volgens onderzoek van Arnolds (1989) is ongeveer 45% van de ectomycorrhizavormende paddestoelsoorten in ons land bedreigd. Soorten die mycorrhiza vormen met uitsluitend naaldbomen blijken veel sterker achteruit gegaan te zijn dan soorten die met loofbomen geassocieerd zijn, terwijl soorten die zowel met naald- als met loofbomen mycorrhiza kunnen vormen, veel minder bedreigd zijn.

Ook bij de in ons land uitgestorven soorten zijn de symbionten van naaldbomen sterker vertegenwoordigd dan die van loofbomen.

Deze achteruitgang is niet alleen een Nederlands verschijnsel, maar blijkt in grote delen van Europa op te treden. Algemeen wordt verondersteld dat deze achteruitgang samenhangt met de achteruitgang in vitaliteit van de bossen, en dat directe en indirecte effecten van luchtverontreiniging daarbij een belangrijke rol spelen.

De voor Nederland vastgestelde correlaties tussen luchtverontreiniging en achteruitgang van paddestoelen van ectomycorrhizavormende schimmels waren aanleiding voor uitgebreid onderzoek (in het veld en in het laboratorium) naar het verband tussen luchtverontreiniging, vitaliteit van de gastheer en ectomycorrhiza bij grove den en douglasspar. Aan loofbomen is tot nog toe veel minder onderzoek verricht. Het is dan ook wenselijk dat in de komende jaren meer onderzoek aan de ectomycorrhiza's van loofboomsoorten wordt uitgevoerd.

Een belangrijke vraag bij het onderzoek was allereerst in hoeverre een redelijke schatting van aantallen en diversiteit van mycorrhiza's gemaakt kon worden aan de hand van een studie van de vruchtlichamen van de mycorrhizavormende schimmels. Bij grove den en douglasspar werden significante correlaties tussen aantallen en soortenrijkdom van paddestoelen en aantallen en diversiteit van mycorrhiza's vastgesteld (Jansen & De Nie, 1988; Termorshuizen & Schaffers, 1989). Omdat het bemonsteren van mycorrhiza's een tijdrovende bezigheid is en de herkenning van mycorrhiza-typen buitengewoon moeilijk, kan een goede indruk van rijkdom en diversiteit van mycorrhiza's verkregen worden door de vruchtlichamen van mycorrhizavormende schimmels te bemonsteren.

Effecten van luchtverontreiniging

Luchtverontreiniging kan op verschillende manieren ectomycorrhiza's beïnvloeden. Bovengrondse verstoring van fotosynthese (bijvoorbeeld door zwaveldioxide of ozon) vermindert de hoeveelheid koolhydraten die naar de wortel getransporteerd worden. Daarnaast kunnen verontreinigingen via het bodemoecosysteem hun negatieve werking op ectomycorrhiza's hebben, hetgeen dan weer kan leiden tot een verminderde fotosynthese en afname van de beschikbaarheid van koolhydraten voor de mycorrhiza's. Het valt moeilijk uit te maken welke vorm van luchtverontreiniging de voornaamste oorzaak voor de achteruitgang van ectomycorrhiza's is; wel is duidelijk dat boven- en ondergrondse effecten van luchtverontreiniging elkaar kunnen versterken.

Alleen met experimenten is het mogelijk om een scheiding aan te brengen tussen boven- en ondergrondse effecten. In het laboratorium is gebleken dat de meeste ectomycorrhizavormende schimmels weinig gevoelig zijn voor bodemverzuring. Wel zijn ze gevoelig voor aluminium, maar waarschijnlijk minder gevoelig dan de wortels van de plant, zodat de ectomycorrhiza's de

plant hierbij nog enige bescherming kunnen bieden.

Mycorrhiza's blijken daarentegen zeer gevoelig voor stikstof te zijn (Meyer, 1985). Onder invloed van stikstof verandert ook de spruit/wortel-verhouding van de plant, doordat de plant meer investeert in bovengrondse delen. Een verhoogde bovengrondse groei onder invloed van stikstof hoeft daarom nog geen toename van de totale productie te betekenen!

Uit onderzoek van Meyer (1962) bleek dat het negatieve effect van stikstof op de vorming van ectomycorrhiza's sterker was in bossen op zure bodem met een hoge C/N-verhouding dan in bossen op meer neutrale grond met een lagere C/N-verhouding. In die bossen waarin stikstof van nature schaars is, valt er dus eerder een verstoring van de mycorrhiza-vorming te verwachten. Dit kunnen wij ook in ons land waarnemen, waar juist de bossen op voedselarme grond veel kwetsbaarder voor stikstofovermaat blijken dan de bossen op de rijkere gronden.

Björkman (1942) wees er als eerste op dat een overmaat aan mineraal stikstof de vorming van ectomycorrhiza verhindert. Twee theorieën zijn opgesteld om dit effect van stikstof te verklaren (zie Nylund, 1988):

De koolhydratentheorie

Deze gaat uit van de waarneming dat planten met een betere stikstofvoeding minder koolhydraten in de wortels hebben. Aangenomen wordt dus dat de koolhydratenstroom van de plant de mycorrhiza-vorming reguleert.

De hormoontheorie

Volgens deze theorie reguleren de schimmels de mycorrhiza-vorming. Uit onderzoek (Moser, 1959) is gebleken dat mineraalstikstof de hormoonproductie bij mycorrhizavormende schimmels negatief beïnvloedt en dat daardoor de mycorrhiza-bezetting achteruit gaat.

Naast dit negatieve effect van stikstof op de vorming van mycorrhiza wordt

ook de vorming van vruchtlichamen negatief beïnvloed door stikstof. De teruggang van vruchtlichamen van mycorrhizavormende schimmels na stikstofbemesting is sterker dan de achteruitgang van de aantallen en de diversiteit van de ectomycorrhiza's. Daardoor zijn veranderingen in de paddestoelflora zeer geschikt als een vroegtijdig waarschuwingssysteem voor de negatieve gevolgen van stikstofvervuiling.

Onder invloed van stikstofdepositie treedt aanvankelijk een betere groei van bomen op. Daardoor neemt de nutriëntenbehoefte van de plant toe, terwijl juist het wortelstelsel en de ectomycorrhiza's achteruitgegaan zijn. Het gevolg daarvan is een tekort aan nutriënten, bijvoorbeeld van fosfor. Daarnaast spoelen nutriënten als kalium, calcium en magnesium ten gevolge van de ammoniumdepositie ook versneld uit. Ook dit leidt tot nutriëntentekort hetgeen in naaldverkleuring e.d. waarneembaar is.

Bosbemesting

De verstoring in de nutriëntenbalans ten gevolge van de stikstofdepositie heeft de roep om in bossen correctieve bemesting toe te passen tot gevolg gehad. De effecten van bosbemesting op mycorrhiza's zijn van het grootste belang. Vormen van bemesting, die een negatief effect op mycorrhiza's hebben en een positief effect op de groei van bomen, moeten niet toegepast worden. In dergelijke gevallen neemt namelijk de behoefte van de boom aan water en andere nutriënten toe, terwijl de mycorrhiza's dan minder in staat zijn om de boom van vocht te voorzien. Problemen zijn dan bijna zeker te verwachten na droge jaren. Het effect van bosbemesting op mycorrhiza's wordt momenteel dan ook onderzocht.

In het bemestingsexperiment in Harderwijk is in 1987 een oriënterend onderzoek naar de effecten van correctieve bemesting op de mycorrhiza's verricht. Daarnaast zijn ook de effecten op de vruchtlichamen van mycorrhizavormende schimmels bestudeerd (Boswijk, 1989).

Bekalking leidde tot een duidelijke afname van de paddestoelen, het aantal mycorrhiza's en de wortellengte. Ook werd vaker secundaire infectie van mycorrhiza's door andere schimmels waargenomen. Deze verschuivingen worden waarschijnlijk niet door het effect van calcium verklaard, maar door een ten gevolge van de bekalking verhoogde stikstofdynamiek veroorzaakt. Ook andere waarnemingen (zie Kuyper, 1989) wijzen erop dat in aanwezigheid van een dikke strooisellaag (met grote hoeveelheden gemobiliseerd stikstof) de effecten van bekalking voor lange tijd negatief kunnen zijn.

Na toediening van fosfor werd een afname van de paddestoelen, maar een toename van het aantal mycorrhiza's en de wortellengte vastgesteld. Bemesting met kalium en magnesium had daarentegen nauwelijks effect op de aantallen mycorrhiza's.

Bij het onderzoek naar de effecten van bosbemesting in De Peel kon worden vastgesteld dat bemesting in het algemeen negatief werkte op de vruchtlichamen van ectomycorrhizavormende schimmels (Termorshuizen, 1990).

Plaggen

De overmaat van stikstof in het ecosysteem wordt in het heidebeheer veelal tegengegaan door het verwijderen van strooisel. Voor het bosbeheer wordt een dergelijke maatregel echter als controversieel beschouwd. Bij deze controversie hebben bodemchemische en bodemfysische overwegingen een belangrijke rol gespeeld, terwijl bodembiologische argumenten minder zijn besproken. Bij strooiselverwijdering verdwijnt niet alleen een groot deel van de stikstof, maar ook andere nutriënten die in de organische laag gemobiliseerd zijn. Ook de fijne wortels, die zich voor een groot deel in de bovenste bodemlagen bevinden, worden verwijderd.

Op kleine schaal zijn in Drenthe en op de Veluwe plagexperimenten in denbossen uitgevoerd. Uit dit onderzoek is gebleken dat reeds 1-2 jaar na het plaggen het aantal soorten en het aantal paddestoelen van mycorrhiza-

vormende schimmels significant hoger is dan in de ongeplagde delen (De Vries, ongepubliceerde waarnemingen). Blijkbaar wordt de ontwikkeling van de fijne wortels slechts korte tijd door de strooiselverwijdering beïnvloed. Het positieve effect van plaggen bleek sterker in bossen met een dikkere organische laag. Hiermee is in overeenstemming dat de vroeger algemene korstmosrijke eiken- en denbossen op stuifzand, waar geen strooiselophoping optrad, buitengewoon rijk aan paddestoelen waren. Dergelijke vegetaties zijn nu in ons land vrijwel geheel verdwenen.

Het toedienen van kleine hoeveelheden kalk (1 ton dolokal/ha) ter compensatie van door strooiselverwijdering optredende bodemverzuring had vrijwel geen effect.

Wij veronderstellen daarom dat het verwijderen van de strooisellaag in sommige bostypen kan leiden tot een betere wortel- en mycorrhiza-ontwikkeling, waardoor de plant beter in staat is om in haar nutriëntenbehoefte te voorzien.

Deze overwegingen zijn beslist geen pleidooi om nu op grote schaal over te gaan tot strooiselverwijdering in alle bossen, die onder invloed van stikstofdepositie een verminderde vitaliteit hebben. Zij kunnen wel aanleiding zijn tot verder onderzoek naar strooiselverwijdering als correctieve maatregel in sommige bostypen, waarbij de vraag naar de oorzaak van een additionele minerale bemesting ook aan de orde dient te komen. Ook de mate van stikstofverzaadiging van de strooisellaag, voordat tot strooiselverwijdering wordt overgegaan, dient daarbij onderzocht te worden.

Conclusies

Voor het begrijpen van de effecten van luchtverontreiniging op de vitaliteit van het bos is het van het grootste belang om ook de effecten van luchtverontreiniging (en met name stikstofdepositie) op de mycorrhiza's te bestuderen. Voor de opname van nutriënten en water zijn bomen immers van de mycorrhiza's afhankelijk. Ook bij de discussie over de wenselijkheid van correctieve maatregelen dienen de effecten op

aantallen en diversiteit van mycorrhiza's in beschouwing genomen te worden. Op grond van onze huidige kennis moet bekalking (in aanwezigheid van een stikstofrijke strooisellaag) negatief beoordeeld worden. De resultaten van correctieve bemesting met kalium, magnesium en fosfor zijn minder duidelijk. De mogelijkheden voor strooiselverwijdering in bossen als correctieve maatregel dient uitgebreider bestudeerd te worden.

Literatuur

Arnolds, E.J.M. 1989. A preliminary red data list of macrofungi in the Netherlands. *Per-soonia* 14: 77-125.

Björkman, E. 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. *Symbolae botanicae upsalienses* 6(2):1-190.

Boswijk, W.T.P. 1989. Ectomycorrhiza en bemestingen. Doctoraalverslag, Vakgroep Bosteelt en Bosoecologie.

Harley, J.L. 1971. Fungi in ecosystems. *Journal of Ecology* 59: 653-668.

Harley, J.L. 1989. The significance of mycorrhiza. *Mycological Research* 92: 129-139.

Harley, J.L. en S.E. Smith. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.

Jansen, A.E. en H.W. de Nie. 1988. Relations between mycorrhizas and fruitbodies of mycorrhizal fungi in Douglas fir plantations in the Netherlands. *Acta botanica neerlandica* 37: 243-249.

Kuyper, Th.W. 1989. Auswirkungen der Walddüngung auf die Mykoflora. *Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas* 5: 5-20.

Meyer, F.H. 1962. Die Buchen- und Fichtenmykorrhiza in verschiedenen Bodentypen, ihre Beeinflussung durch Mineraldünger sowie für die Mykorrhizabildung wichtige Faktoren. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Reinbek* 54: 1-73.

Meyer, F.H. 1985. Einfluss des Stickstoff-Faktors auf den Mykorrhizabesatz von Fichtensämlingen in Humus einer Waldschädenfläche. *Allgemeine Forst Zeitschrift* 40: 208-219.

Moser, M. 1959. Beiträge zur Kenntnis der Wuchsstoffbeziehung im Bereich ektotropher Mykorrhizen. *Archiv für Mikrobiologie* 34: 251-269.

Nylund, J.-E. 1988. The regulation of mycorrhiza-formation - carbohydrate and hormone theories reviewed. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3: 465-479.

Termorshuizen, A.J. 1990. Het effect van bosbemesting op mycorrhiza's en paddestoelen. Intern verslag, Biologisch Station Wijster.

Termorshuizen, A.J. & A.P. Schaffers. 1989. The relation in the field between fruitbodies of mycorrhizal fungi and their mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 28:509-512.

Verslag excursie populiereteelt Liempde

In het kader van de voorjaarsbijeenkomst van de KNBV werd op 11 mei een bezoek gebracht aan de populierenbossen van AMEV Levensverzekering NV. AMEV belegt sinds 1975 actief in populierenbos in de verwachting dat daarmee op lange termijn een aanvaardbaar rendement te behalen zou zijn. Dat is in de afgelopen 15 jaar echter niet bewaarheid en ook de toekomst ziet er niet rooskleurig uit.

AMEV is een internationaal bedrijf dat zich voornamelijk met verzekeren bezig houdt; een deel van de premieinkomsten (2 à 3 %) wordt belegd in agrarisch onroerend goed. Daarmee is in ongeveer 100 jaar een areaal van ca 24.000 ha verworven; jaarlijks komt daar 1000 tot 2000 ha bij. In het totale bezit van AMEV is 3500 ha bos inbegrepen; 800 ha daarvan bestaat uit populier. Bij het beheer van de bezittingen is het land verdeeld in vier rayons. Rayon Zuid (Limburg, Noord-Brabant en Zeeland) heeft 600 ha populierenbos.

De luciferbossen

De dagelijkse zorg voor de 600 ha populierenbossen in het rayon zuid is toevertrouwd aan een bosopzichter met twee bosarbeiders. Het plantwerk wordt gedaan door de eigen mensen en ingehuurde losse krachten. Het plantsoen werd tot voor kort zelf gekweekt, maar nu op contract van de handel betrokken. Houtverkoop heeft plaats op stam.

De luciferbossen vormen een onderdeel van het complex "Brabant Oost";

ze werden in 1980 aangekocht van de Swedish Match Holding Company N.V. De bodem in het gebied bestaat uit vergraven vlakveengronden in lemig fijn zand met een grondwatertrap III (GHG hoger dan 40 cm beneden maaiveld, GLG 80 - 120 cm). De gronden zijn redelijk geschikt voor populier, maar in natte jaren is het hout moeilijk af te voeren.

Doelstellingen voor de Luciferbossen zijn:

- houtproductie middels bosdoeltype 17 (populier);
- productie van kwaliteits- en/of vezelhout;
- omlopen van 20 tot 30 jaar;
- vlaktegewijze verjonging.

Aanleg van populier (excursiepunt I vak 4d1)

De opstand werd in 1990 aangeplant met éénjarig plantsoen van de klonen "Unal" en "Zeeland" in een plantverband van 4 x 7 m (360 stuks/ha). De geraamde kosten bij de aanleg bedroegen:

klepelen	f	600,--
gaten boren	f	360,--
planten:		
- uitzetten rijen		
- planten per kloon	f	540,--
- plantsoen	f	990,--
- wildbescherming	f	720,--
- bemesten 100 gr KAS		
1e jaar	f	162,--
2e jaar	f	162,--
- onkruidbestrijding (plantspiegel in Round up)		
1e jaar	f	180,--
2e jaar	f	180,--
	f	3.894,--

Dit komt, inclusief 5% inboeten, neer op f 11,-- per boom exclusief overleg Bos en Landschapsbouw/AID en het ophalen van de ontwatering.

* B.A. Wolters is rentmeester voor rayon Zuid van AMEV en tevens gastheer bij het bezoek aan de luciferbossen.