

W. Smits

Vakgroepen Bosteelt en Fytopathologie, Landbouwhogeschool,
Wageningen

Inleiding

In gezonde bossen hebben de bomen gewoonlijk ook gezonde mycorrhiza. In de kwijnende of afstervende bossen van tegenwoordig blijken de mycorrhiza al in een vroeg stadium te degenereren of af te sterven. Het is daarbij niet zonder meer duidelijk of de bomen doodgaan doordat de mycorrhiza niet meer functioneren, of omgekeerd. Er is veel meer onderzoek nodig voordat zo'n uitspraak gedaan zou kunnen worden, en de kans is groot dat het antwoord verre van simpel zal zijn. In het complex van afstervingsverschijnselen nemen de mycorrhiza echter een belangrijke en te weinig bestudeerde plaats in. In het volgende zal daarom aandacht besteed worden aan de feiten, argumenten en overwe-

gingen die erop zouden kunnen wijzen dat de mycorrhiza een wezenlijke schakel zijn in de keten van oorzaken en gevolgen die leiden tot het afsterven van de bossen.

Mycorrhiza

Het woord mycorrhiza is opgebouwd uit twee delen, te weten het woord *mykos* dat schimmel betekent, en het woord *rhiza* dat wortel betekent, beide uit het Grieks stammend. Mycorrhiza zijn het resultaat van een mutualistische symbiose tussen plantewortels en schimmels. Mutualistisch betekent dat de samenlevingsvorm beide organismen ten goede komt. Mycorrhiza zijn niet zeldzaam want 95% van alle landplanten bezit ze. Bin-

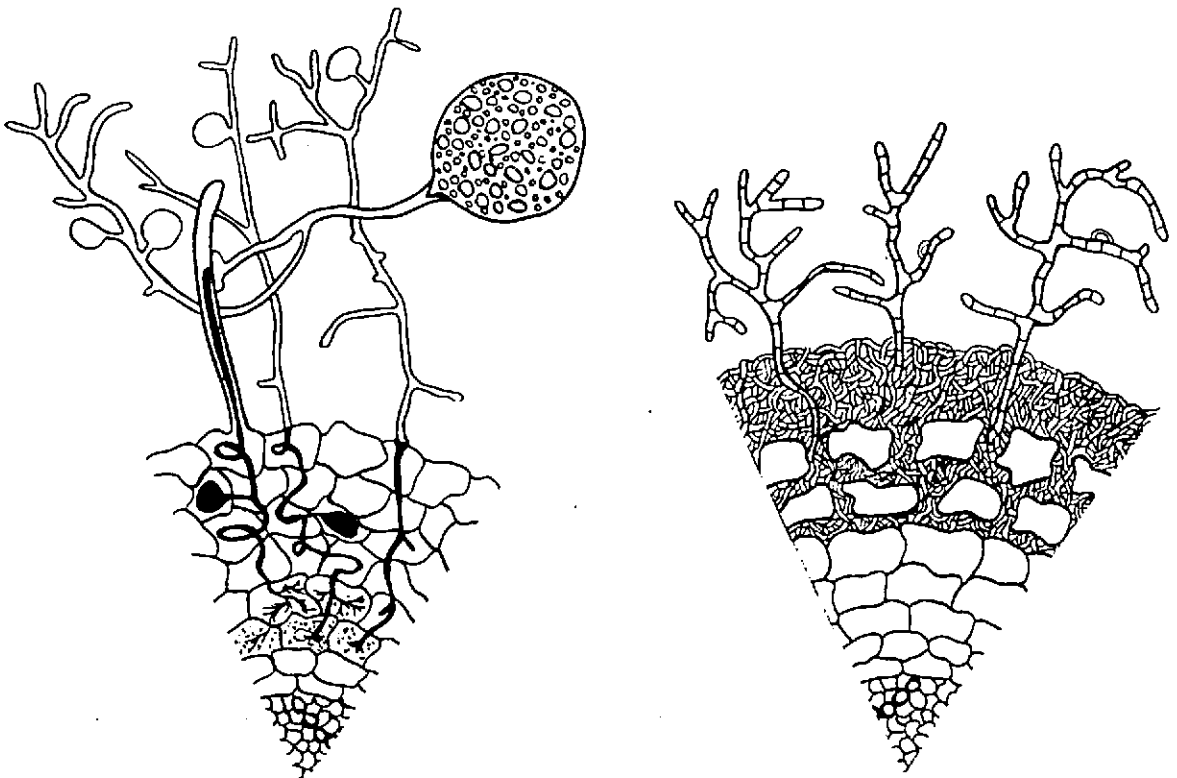


Fig. 1 Links: schematische weergave van endomycorrhiza.

Rechts: schematische weergave van ectomycorrhiza.

nen de mycorrhiza bestaan twee hoofdgroepen, te weten endomycorrhiza en ectomycorrhiza. Endomycorrhiza komen bij ongeveer 80% van alle planten voor en de dertig morfologisch beschreven soorten schimmels die endomycorrhiza met plantewortels kunnen vormen komen over de hele wereld verspreid voor. Het grote verschil met ectomycorrhiza ligt in de manier waarop deze schimmels de wortel infecteren. Bij endomycorrhiza dringen namelijk de schimmeldraden in de wortelcellen door en vormen daar de voor hen typische opslag- en overdrachtsorganen. Bij ectomycorrhiza dringt de schimmel alleen tussen de wortelcellen in en omringt de geïnfecteerde wortels met een mantel van schimmelmateriaal (figuur 1). Ectomycorrhiza komen voornamelijk bij bosbomen voor en er zijn vele duizenden soorten schimmels bij betrokken.

Veel paddestoelen die men in de buurt van bomen ziet groeien zijn vruchtlichamen van ectomycorrhizaschimmels. Als men willekeurig een schop grond bij een den wegsteekt en het zand en strooisel van de wortels afspoelt, valt direct op dat er een massa korte iets verdikte worteltjes aan de langere wortels zitten. Vaak hebben ze een wat afwijkende kleur en een typisch vertakkingspatroon. Dit zijn de ectomycorrhiza. Met een loep kan men massa's afstaande schimmeldraden aan deze ectomycorrhiza zien zitten. Dit mycelium, dat een uitgebreid netwerk in de grond om de wortels vormt, vergroot zo het worteloppervlak en kan effectiever water en voedingselementen uit de bodem naar de plantewortels transporteren. De boom voorziet de schimmel van eenvoudige suikers, die door de wortels worden uitgescheiden en die de schimmel voor zijn energievoorziening nodig heeft. De schimmels die ectomycorrhiza vormen, kunnen namelijk niet alleen in de bodem overleven. Naast de zojuist genoemde opnamefunctie kan de schimmel nog een groot aantal andere functies voor de boom hebben, zoals de productie van hormonen of vitaminen (Smits, 1983), bescherming van wortels tegen pathogenen (Zak, 1964), verhoging van de resistentie tegen droogte, directe opname van organische stikstof zoals ammonium uit verteerde organische materialen (Lewis, 1973) en bescherming tegen bepaalde toxische metalen in de bodem (Bradley, et al., 1982). Voor meer informatie kunt u Malloch et al. (1980) raadplegen.

Ectomycorrhiza en de verbanden met de bossterfte

Ondanks het feit dat vrijwel alle bomen mycorrhiza hebben en bomen zowel als schimmel niet zonder hun symbiont kunnen leven, is dit aspect van de bodembio-
logie vrijwel niet naar voren gekomen in besprekingen over de invloeden van zure deposities en luchtverontreiniging op de bomen. Ik wil pogen hier mogelijke verbanden te leggen tussen eigenschappen van mycorrhiza

en de manier waarop de verschijnselen van bossterfte optreden. In dit verband is het nodig om de boom samen met zijn symbiont te bezien.

Als men de wortels van een eensoortige opstand van bijvoorbeeld Douglas onderzoekt, kan het blijken dat de diverse bomen symbioses hebben met wel tweehonderd verschillende schimmels. De ogenschijnlijke uniformiteit in een monocultuur is dus maar schijn. Door hun verschillende symbionten kunnen twee naast elkaar groeiende bomen zich als fysiologisch verschillende organismen gedragen en onderlinge concurrentie vermijden, doordat hun schimmels op verschillende voedselbronnen zijn gespecialiseerd. Dit zou een verklaring kunnen geven voor het onregelmatig afsterven van bomen binnen één opstand en het voorkomen van sterfte op vele verschillende bodems met uiteenlopende bodemeigenschappen. Mogelijk zijn bomen met bepaalde schimmels als symbiont eerder getroffen en hebben de overgebleven nog gezond uitziende bomen een symbiont die beter aangepast is aan de versturende factor. Dr. Meijstrik deelde mee dat de overlevende bomen in aangetaste bossen slechts enkele types ectomycorrhiza bezaten die bovendien afweken van de types bij stervende bomen. Blijft de vraag wat dan deze versturende factor is geweest en nog is. Om hier meer duidelijkheid over te verkrijgen is het nodig dat we wat dieper ingaan op de wijze waarop mycorrhiza omgaan met vervuilingcomponenten. Allereerst een constatering: alle getroffen boomsoorten (*Abies*, *Picea*, *Pinus* en *Fagus*) zijn bomen die uitsluitend ectomycorrhiza kunnen vormen.

Bepaalde ectomycorrhiza geven de mogelijkheid om de accumulatie van metaalionen in de scheut significant te verminderen, als ze in het uitwendige medium in hoge concentraties aanwezig zijn. Bradley et al. (1982) toonden met een reeks proeven aan dat bepaalde planten zonder mycorrhiza bij hoger wordende metaalionenconcentraties in het wortelmedium ook in de scheut steeds hogere concentraties van deze ionen bevatten. Bovendien traden zeer snel vergiftigingsverschijnselen op. Planten van dezelfde soort die wel mycorrhiza hadden, konden nog groeien bij concentraties die voor de planten zonder mycorrhiza toxisch werkten. Bovendien bleef de metaalionenconcentratie in het bovengrondse deel van de planten veel lager. Zowel in hogere planten als in micro-organismen zijn de celwanden de belangrijkste plaatsen voor het vastleggen van metaalelementen. De effectiviteit van het uitsluitingsmechanisme voor metaalelementen is gerelateerd aan het totale oppervlak van celwanden beschikbaar voor het vastleggen van metaalionen in de absorptieregioenen van wortels. Als er meer metaalionen in de bodem voorkomen kan de plant hierop reageren door wortelverlenging of door meer myceliumgroei van de schimmel uit de mycorrhiza, zodat het

celwandoppervlak vergroot wordt. Dit wordt ook inderdaad gevonden bij planten met ectomycorrhiza die op bodems groeien met hoge metaal-ionenconcentraties.

Door de luchtverontreiniging ligt de belasting van het systeem met zware metalen een factor 10 tot 100 hoger dan zonder luchtverontreiniging. Uit gegevens van Mayer (1981) blijkt dat onder invloed van de luchtverontreiniging inderdaad zware metalen accumuleren in de organische bovenlaag van de bodem, waarin vrijwel alle mycorrhiza voorkomen. Kreutzer et al. (1983) vonden dat de concentraties van koper en zink veel hoger waren in de naalden van zieke bomen dan in die van gezonde bomen. Ook andere rapporten melden verhoging van de metaalconcentraties in hout, bast en twijgen van aangetaste bomen. Dit in overweging nemende zou men kunnen veronderstellen dat er iets met het uitsluitingsmechanisme van de mycorrhiza mis is. Waarschijnlijk is er iets gebeurd met de ectomycorrhiza. Hiervoor zijn inderdaad erg veel aanwijzingen te vinden.

Als we willen bekijken of het afsterven van de verschillende boomsoorten iets te maken heeft met hun ectomycorrhiza moeten we zoeken naar overeenkomsten in de symptomen die bij het afstervingsproces worden waargenomen.

De volgende symptomen kan men waarnemen (zie ook Schütt (1982)):

Abies alba: Er treedt naaldval op die van de binnenkant van de kroon naar buiten verloopt en van onder naar boven. Plaatselijk komt in de kroon naaldverkleuring voor. Vaak ontstaat er een zogenaamd ooievaarsnest. Hierbij stopt de groei van de topscheut en groeien de zijtakken langer door. Deze verschijnselen treden nu ook al op bij bomen vanaf 10 jaar oud.

Vaak vindt men in de stamvoet een zogenaamde natte kern, die door een bacterie-infectie veroorzaakt wordt. Deze infectie vindt plaats via wortelbeschadigingen. Tenslotte treft men bij de aangetaste bomen veel dode fijne wortels aan en afwijkingen in de mycorrhiza.

Picea abies: Oudere bomen op hoge kammen vertonen de meeste schade. Men ziet weer dat de oudere naalden van de binnenkant van de kroon naar buiten geel worden en afvallen, maar nu vanaf de top naar beneden. Het uiterlijk van de kroon wordt soms larksachtig en men vindt veel vreemde vertakkingen en heksenbezems. Ook bij *Picea* vindt men veel dode fijne wortels en veranderingen van de mycorrhiza.

Fagus sylvatica: De randen van de kronen worden geel, terwijl de bladranden afsterven en de bladeren vanaf de top voortijdig afvallen. Onder de getroffen bomen vindt men vaak veel nog groene bladeren.

De bladeren worden leerachtig en hebben de neiging tot samenklappen. Vaak krijgen ze een getande

bladrand. Voorts treedt veel bastschade op. Beuken zonder beschadigingsverschijnselen hebben vitalere wortels, zo blijkt uit het percentage dode wortels en mycorrhiza.

Pinus sylvestris: De oude naalden vallen snel af zodat er nog slechts een of twee jaargangen levende naalden aanwezig zijn. Men vindt veel secundaire aantastingen door schimmels en insecten. Ook bij *Pinus* wordt een sterke achteruitgang van de fijne wortels waargenomen.

Wat zijn nu de overeenkomstige symptomen en hoe zou het verband van deze symptomen met mycorrhiza zijn?

Meestal worden de oudere bomen het eerst getroffen. Mogelijk hangt dit samen met de verminderde mogelijkheid tot meer wortelgroei om zo te reageren op een verhoogde inbreng van metalen in de bodems? Steeds is er iets aan de hand met de bladorganen. Meestal verkleuren ze en vallen dan af, wat op een storing in de watervoorziening kan wijzen. Het is bekend dat mycorrhiza de wateropname van de plant positief kunnen beïnvloeden. Mogelijk hangen de bladverschijnselen samen met mycorrhiza? We vinden steeds groei-afwijkingen, zoals de heksenbezems bij *Picea*, het "ooievaarsnest" bij *Abies* en de getande bladrand bij *Fagus*. Dit duidt erop dat er iets mis is met de groeistoffenregulering. Spelen mycorrhiza, waarvan bekend is dat sommige groeiregulerende hormonen en vitamines produceren hierin een rol?

Een vierde overeenkomst is de achteruitgang van de fijne wortels en de mycorrhiza zelf.

Uit onderzoek van het Biologisch Station te Wijster, dat reeds sinds 1963 loopt, kwam naar voren dat er een duidelijke achteruitgang van de mycorrhiza-paddestoelen in de bossen valt te bespeuren en dat de parasitaire schimmels vooruit zijn gegaan (Barkman et al., in voorbereiding). Ulrich (1982) vermeldt dat er veel wortelschade optreedt en dat in de organische bovenlaag steeds eerst de mycorrhiza afsterven en daarna pas de dikkere wortels. In de minerale bodem, waar een vermindering van metalen plaatsvindt, zijn bij beschadigde bomen vrijwel geen levende wortels meer aanwezig (eigen werk en Ulrich, 1982), waaruit mogelijk weer de beschermende invloed van mycorrhiza blijkt die in de minerale bodem nauwelijks voorkomen. Onder kwijnende *Picea abies* vonden we veel kleine *Lepiota's* direct rond de stamvoet.

Al deze verschijnselen, en ook de remming van de omzetting van strooisel, duiden op een verzwakking of aantasting van de mycorrhiza schimmels. Als de mycorrhiza achteruitgaat betekent dit dat wortels vatbaarder kunnen worden voor wortelpathogenen. Inderdaad vindt men bij *Abies* bacterieaantastingen die via de wortels het hout binnenkomen. Lachner en Alexan-

der (1983) beschrijven de secundaire wortelaantastingen die optreden bij voor luchtverontreiniging gevoelige *Pinus strobus*.

Als we, uitgaande van de hiervoor vermelde constatering en aannemen dat het sterven van de bomen mede veroorzaakt wordt door het sterven van hun mycorrhiza, leidt dit ons tot de volgende vraag, namelijk wat is de beslissende factor voor het afsterven van de mycorrhiza? Worden de naalden en bladeren van de bomen zodanig aangetast dat er minder suikers geproduceerd worden, wat weer zou kunnen resulteren in een verminderde energievoorziening voor de mycorrhiza? Dit zou op zijn beurt door de verminderde opname van water en voedingselementen weer nadelig op de kroon kunnen werken. Aldus zou een vicieuze cirkel gevormd kunnen worden, leidend tot de dood van de boom. Of loopt de invloed op de mycorrhiza via een andere weg?

Zoals in de inleiding vermeld, zijn er mycorrhiza die bomen droogteresistenter maken. Zou het verspreide voorkomen van schadegevallen gerelateerd zijn aan symbiose van de wortels van de getroffen bomen met minder "droogteresistente" schimmels, of is dit afsterven aan meerdere factoren gerelateerd? Volgens Ulrich (1983) is de decompositie van organische stof in de bodem in een droog jaar intensiever, wat leidt tot een sterke daling van de pH in de bodem. Deze verzuring verdwijnt weer enigszins als de neerslag weer toeneemt. Zuurgraad kan inderdaad een selectiecriteria voor schimmels zijn, die hun optima bij verschillende zuurgraden hebben. Wat evenwel ook optreedt als de grond zuurder wordt is een verhoging van de metaal-ionenconcentratie in de bodem. Dit zou mogelijk tot toxische gehalten voor de plantewortels kunnen leiden.

Indien nu mycorrhiza en wortels afsterven ofwel door vochtgebrek, of door de lage zuurgraad, ofwel door toxische concentraties van metaal-ionen, zal dit wederom resulteren in het vrijkomen van de metaal-ionen die aan de celwanden van de levende wortel en schimmelcellen gebonden waren. Dit zou dus ook weer een zichzelf versterkend proces zijn. Op deze manier kan het uitsluitingsmechanisme voor zware metalen wegvallen en kunnen mogelijk zware metalen tot in de scheut doordringen. Mogelijk dat dit toxisch op de plant werkt. Gezien de snelheid waarmee het proces van afsterven zich voltrekt, lijkt het waarschijnlijker dat de bomen sterven door een langzaam verminderende voorziening met water en voedingselementen, dus niet direct door toxiciteitsverschijnselen in de scheut. Bomen met ectomycorrhiza die beter bestand waren tegen de beslissende invloed (verzuring, droogte, metalen?), of tegen meerdere van deze invloeden, zouden dan vrij ongeschonden blijven, wat een verklaring zou kunnen geven voor het naast elkaar voorkomen van gezonde en stervende bomen en voor het feit

dat zich ook sterfgevallen voordoen op minder zure bodems. Het lijkt onwaarschijnlijk dat het massale voorkomen van de sterfgevallen zoals we nu zien uitsluitend aan een droogteperiode te wijten kan zijn. Zonder de inbreng van stoffen met de luchtverontreiniging, mag men aannemen dat het bos zich vrij snel van een droogte kan herstellen. In de zojuist voorgestelde verklaring voor de aantasting, ligt de inbreng van stoffen met de luchtverontreiniging aan het probleem ten grondslag en is de verzuring, veroorzaakt door de droogte, mogelijk de starter van het beschadigingsproces op de mycorrhiza van de bomen.

Wat kunnen we er aan doen?

Ook in de zojuist gestelde verklaring over de samenhang van factoren, die tot beschadiging van de bomen leidt, zijn de zure depositie en luchtverontreiniging de primaire oorzaken. Wat hieraan gedaan kan worden zal door de laatste preadviseur, de heer N. van Lookeren Campagne, toegelicht worden. Maatregelen zullen vrijwel altijd in het politieke vlak liggen. Als inderdaad de ectomycorrhiza een belangrijke rol spelen in het sterfteproces van de bomen, zoals in de vorige paragraaf gesteld is, dan zijn er ook dingen die de bosbouwer kan doen. Bij nieuw aan te planten gevoelige boomsoorten zou je schimmels op de wortels kunnen inoculeren die beter aan omstandigheden met droogte, lage zuurgraad en hoge metaal-ionenconcentraties zijn aangepast. Een bekend voorbeeld van zo'n schimmel, die met een groot aantal soorten bomen mycorrhiza kan vormen, is *Pisolithus arrhyzus*. Deze schimmel wordt veel gebruikt om *Pinus* aan te planten op afvalbergen van mijnen en maakt het de boom mogelijk te overleven bij toxische metaal-ionenconcentraties en bij extreem lage zuurgraad (Marx en Artman, 1979). Voorts is deze schimmel zeer droogteresistent. Mogelijk zijn er ook nog andere schimmels die de nieuw aan te planten bomen beter bestand kunnen maken voor de nu heersende of in de toekomst mogelijk weer optredende standplaatsfactoren, die tot het afsterven van de bomen leiden. Op de vakgroep Bosteelt in Wageningen is een goede manier ontwikkeld om onderzoek aan ectomycorrhiza te verrichten namelijk met behulp van de geperforeerde kluitmethode (Van den Tweel en Schalk, 1981). Momenteel worden plantjes van een aantal gevoelige boomsoorten geïnoculeerd met pure cultures van verscheidene schimmels en daarna uitgeplant in grond die in sterk aangetaste bossen is verzameld in Duitsland en in Limburg. Met behulp van de geperforeerde kluitmethode kunnen we dan de levende wortels met hun mycorrhiza in gaten waarnemen en daar monsters van nemen zonder de plant en zijn bodem te verstoren (figuur 2). Zo is het mogelijk om de invloed van de bodem op de mycorrhiza nauwkeurig in

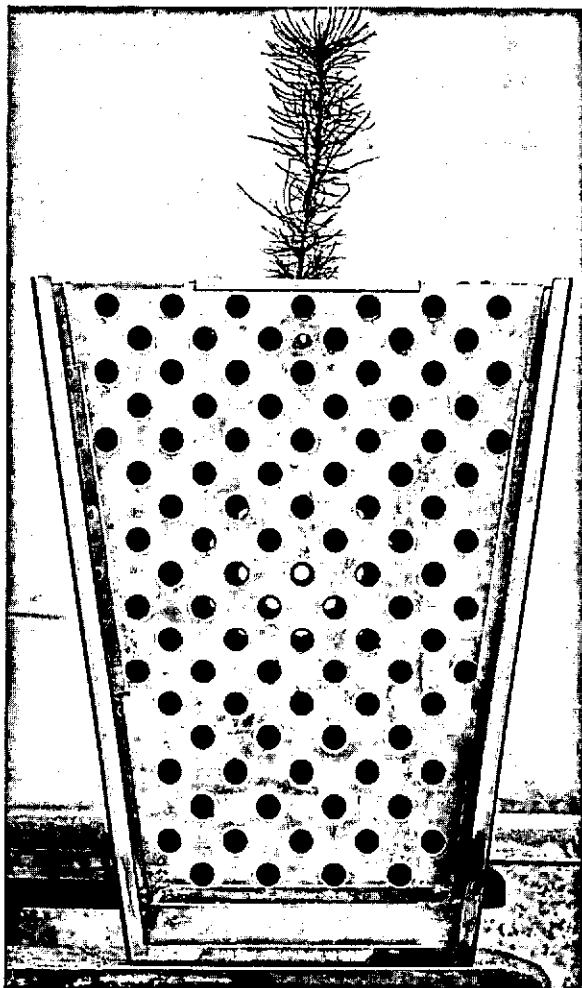


Fig. 2 Wortelkast van Schalk. Door de horizontale perforaties kunnen m.b.v. een intrascoop waarnemingen gedaan worden en monsters genomen worden. (Foto: Gecombineerde Diensten, Binnenhaven, LH.)

de tijd te volgen en uitsluitsel te krijgen over de juistheid van de theorie betreffende bodemverzuring zoals deze geformuleerd is door Ulrich.

Conclusies

Er is te weinig aandacht besteed aan de invloeden van zure depositie en luchtverontreiniging op het bodembiologisch leven, met name op mycorrhiza. Onderzoek naar dit aspect is dringend noodzakelijk.

Inoculatie van zaailingen in de kwekerij met de juiste

schimmels kan mogelijk bijdragen tot het beter bestand maken van plantgoed tegen de ongunstige omstandigheden van droogte, verzuring en hoge concentraties van metaalionen.

Literatuur

- Bradley, R., A. J. Burt & D. J. Read. 1982. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae VIII. The role of mycorrhizal infection in heavy metal resistance. *New Phytologist* 91 (2): 197-210.
- Burg, J. van den. 1982. Wordt de vitaliteit van het Nederlandse bos bedreigd door zure regen en luchtverontreiniging? *Bosbouwvoorlichting* 21 (7): 3-5.
- Hatzfeldt, H. G. 1982. Stirbt der Wald? Energiepolit. Voraussetzungen u. Konsequenzen. Müller, Karlsruhe.
- Kreutzer, K., A. Knorr, F. Brosinger & P. Kretzschmar. 1983. Scots Pine dying within the neighbourhood of an industrial area. In: Ulrich and Pankrath (eds). *Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. p. 343-359. Reidel, Dordrecht/Boston/London.
- Lachner, A. L. & S. A. Alexander. 1983. Root disease and insect infestations on airpollution-sensitive *Pinus strobus* and studies of *Verticicladiella procera*. *Plant Disease* 67 (6): 679-681.
- Lewis, D. H. 1973. The relevance of symbiosis to taxonomy and ecology, with particular reference to mutualistic symbioses and the exploitation of marginal habitats. In: *Taxonomy and Ecology* (Ed. Heywood, V.H.) pp. 151-172. Academic Press, Londen.
- Malloch, D. W., K. A. Pirozynski & P. H. Raven. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants. (a review). *Proc. Nat. Acad. Ser. U.S.A.* 77 (4): 2113-2118.
- Marx, D. H. & J. D. Artman. 1979. *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae improve survival and growth of pine seedlings on acid coal spoils in Kentucky and Virginia. *Reclam. Rev.* 2: 23-31.
- Mayer, R. 1981. Natürliche und anthropogene Komponenten des Schwermetallhaushalts von Waldökosystemen; Göttinger Bodenk. Ber. 71. 267 S.
- Schütt, P. 1982. Waldsterben als Komplexkrankheit. In: Hatzfeldt (ed.) *Stirbt der Wald?* Müller, Karlsruhe, 67-78.
- Smits, W. T. M. 1983. The ecological importance of dipterocarp mycorrhiza. *Flora Malesiana Bulletin* 36.
- Tweel, P. A. van den & B. Schalk. 1981. The horizontally perforated soil system: A new root observation method. *Plant and Soil* 59 (1): 163-165.
- Ulrich, B. 1982. Gefährdung von Waldökosystemen durch Akkumulation von Luftverunreinigungen. In Hatzfeldt (ed.) *Stirbt der Wald?* Müller, Karlsruhe. p. 31-43.
- Ulrich, B. & J. Pankrath. 1983. *Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. Reidel, Dordrecht/Boston/London.
- Zak, B. 1964. Role of mycorrhiza in rootdisease. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2: 377-392.