



Deel 5 in de serie over bosbodems. Hoe zit het met de ecologie van bosbodems? We zien dat goed functionerende bosbodems onafhankelijk van de ondergrond een zeer rijk en vitaal bosesysteem in stand kunnen houden. Het is bekend dat de biodiversiteit in de bosbodems hierbij cruciaal is, het is niet goed bekend hoe deze biodiversiteit bij exploitatie kan worden behouden of hersteld. Het is een feit dat we de laatste jaren meer (tak- en tophout) oogsten en dat het met de vitaliteit van belangrijke bosbomen als iep en ook eik en es al langere tijd niet goed gaat. Niet alleen productiebos, maar ook natuurbos heeft problemen, waarbij verzuring, verdroging en vermessing een rol spelen. Onderzoek gaat zich de komende jaren hierop richten. Daarom besteden we in deze serie (in de komende nummers) aandacht aan praktische kanten van het complexe onderwerp bosbodemecologie.

Bij bosuilen worden in het darmstelsel extra aminozuren aangemaakt, waardoor de bosuil minder gevoelig is voor aminozuurtekorten.

Foto Eddy Kuils

Dezelfde bomen, maar toch een ander bos

*Effecten van stikstofdepositie
op bovengrondse bosfauna*

De aantalsveranderingen van bosvogelsoorten zijn zo groot dat dit doet vermoeden dat er iets wezenlijk veranderd is in het bosesysteem. Omdat verschillende, ecologisch vergelijkbare soorten tegengestelde trends laten zien, is het echter moeilijk in te zien welke processen in het ecosysteem aan de basis hiervan liggen. Het blijkt dat stikstof via de eiwithuishouding van flora en fauna een groot effect heeft op een aantal van de negatieve trends in de broedvogelbevolking.

> In de voorbije decennia heeft de natuur in Nederland grote veranderingen doorgemaakt. Dat geldt ook voor de bosfauna. Dit blijkt onder andere uit de populatietrends van een groot aantal bosvogelsoorten. Veel vogels zijn veel zeldzamer geworden of (van lokaal tot regionaal) geheel verdwenen. Op de hogere zandgronden springt bijvoorbeeld de achteruitgang van bijna alle roofvogelsoorten in het oog, maar ook de afname in de stand van mierenspecialisten, zoals de groene specht en draaihals, en een rupseneter als de wielewaal. Ook 'gewone' soorten hebben grote neerwaartse schommelingen in hun aantallen laten zien, zoals kraaien, gaaien en de houtduif. Andere soorten lijken heel goed stand te houden, zoals bosuilen en zwarte spechten en er zijn ook succesvolle nieuwkomers zoals de middelste bonte specht.

Veranderingen in de bomen

De effecten die stikstofdepositie heeft op de bosfauna verlopen via de vegetatie. Door veranderingen in de vegetatiestructuur en vergrassing verandert het foerageerhabitat van soorten die op de bosbodem hun voedsel zoeken, zoals de mierenetende spechtensoorten, tortelduiven en lijsters. Dit zijn echter niet de effecten die ik hier centraal wil stellen. Behalve veranderingen in de vegetatiesamenstelling zorgt stikstofdepositie namelijk ook voor veranderingen in het functioneren (ofwel de fysiologie) van bomen. En dat mechanisme ontrekt zich gemakkelijk aan het zicht. De stikstof die bomen opnemen, gebruiken ze voor het opbouwen van eiwitten: de stikstofas-

similatie. Deze eiwitten zijn veelal enzymen, die bijvoorbeeld de fotosynthese mogelijk maken. Eigenlijk worden bijna alle levensprocessen in planten en dieren geregisseerd met behulp van eiwitten. Eiwitten bestaan op hun beurt uit aminozuren. Er zijn ongeveer 20 veelvoorkomende aminozuren die in wisselende samenstelling aan elkaar geregen worden tot alle mogelijke eiwitten.

Meestal is stikstof de limiterende plantenvoedingsstof voor het samenstellen van aminozuren en eiwitten. Een toename van de stikstofbeschikbaarheid door stikstofdepositie zal in eerste instantie dan ook leiden tot een hogere eiwitproductie, betere groei en een lagere C/N ratio van het blad. Wanneer stikstofdepositie echter leidt tot het volledig opheffen van de stikstoflimitatie en de bomen gelimiteerd raken door de mineralen die ze voor de opbouw van aminozuren nodig hebben, ontstaan er grote problemen in de aminozuurproductie. Helaas is dit in heel veel bossen het geval. Antropogene verzuring uit het verleden, en de nog steeds voortgaande, veel te hoge stikstofdepositie, zorgen er voor dat deze mineralenlimitatie in veel bosgebieden heel gemakkelijk optreedt. Veel mineralen spoelen uit tot buiten het bereik van de boomwortels of worden vastgehouden in slecht verteerbaar strooisel. Mangan is een voorbeeld van een minerale plantenvoedingsstof welke in veel bossen beperkend is geworden voor de stikstofassimilatie. Mangaan werkt samen met enzymen om nitraat in te bouwen in aminozuren en ook om verschillende typen aminozuren in elkaar om te zetten. Als er een gebrek is aan mangaan, verloopt de stikstofassimilatie dus niet meer en hopen allerlei tussenproducten zich op. Een deel hiervan zijn vrije aminozuren die extra stikstof bevatten en door de boom gebruikt worden om stikstof tijdelijk op te

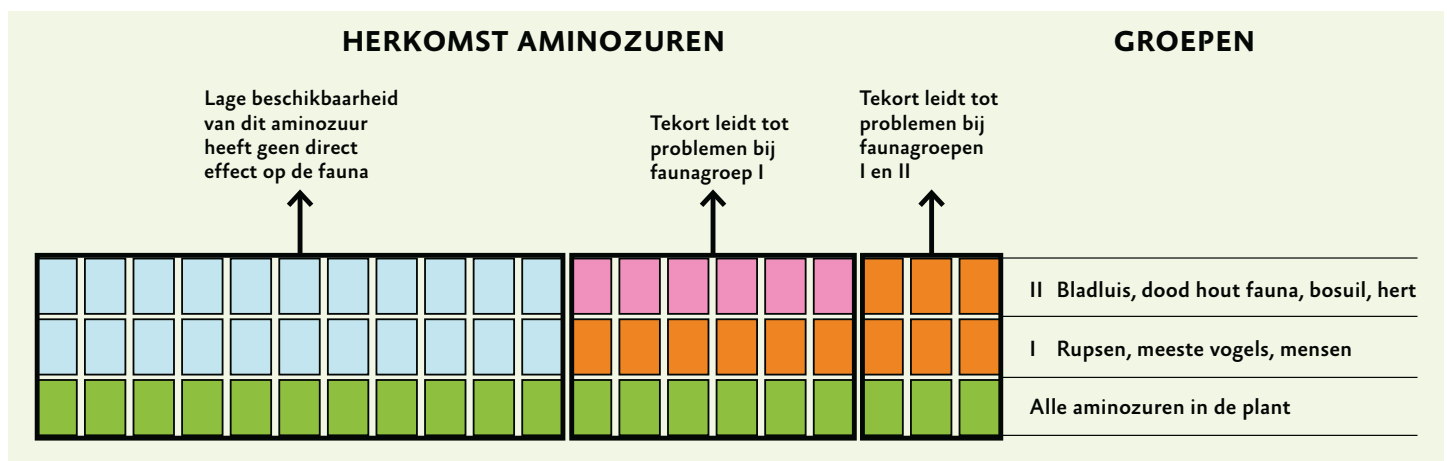
slaan of door de plant te transporteren. De beperking in de eiwitassimilatie zorgt ook voor een vertraging van de groei. Dit betekent dat de boom de opgenomen stikstof niet kan gebruiken en dat in plaats van tijdelijke opslag in stikstofrijke aminozuren de boom een definitieve oplossing voor het stikstofoverschot moet vinden, zoals het inbouwen ervan in de celwand. De boom zal hierdoor vatbaarder worden voor aantastingen door schimmels en insecten die de overtollige stikstof wel kunnen benutten. Het grootste deel van de herbivore fauna heeft echter grote problemen met de weggewerkte stikstof en de eenzijdige samenstelling van de stikstoftransportaminozuren.

De doorwerking op de fauna

Dieren bestaan voor een groot deel uit eiwitten en hebben dus aminozuren nodig. Een deel van de aminozuren kunnen ze zelf maken, maar andere moeten in voldoende mate in het dieet aanwezig zijn (de 'essentiële' aminozuren). Welke aminozuren precies essentieel zijn, hangt af van de diergroep. Voor vogels, zoogdieren en vlinderupsen zijn acht of negen aminozuren essentieel, terwijl voor bladluizen dat er slechts drie zijn. Het is niet zo dat de bladluis zelf de andere essentiële aminozuren maakt: het zijn eigenlijk de bacteriën in zijn maag-darmkanaal die dat doen. Het is logisch dat een bladluis een dergelijke aanpassing moet hebben, omdat bladluizen van nature een grote onbalans in de aminozuursamenstelling van hun voedsel ervaren, omdat zij vooral de stikstofrijke transportaminozuren binnenkrijgen. In proeven met nachtvlinderupsen die bladvoorgeschied krijgen van bomen die mineraal- of stikstofgelimiteerd zijn, kiezen de rupsen in meerderheid voor het mineraalgelimiteerde blad. Vermoedelijk kunnen ze gemakkelijk de

Figuur. Niet alle diergroepen zijn even gevoelig voor een tekort voor één van de 20 aminozuren die nodig zijn om eiwitten te maken. Dieren die bacteriën bij zich dragen die het dier van essentiële aminozuren voorzien, zijn het minst gevoelig.

- Essentiële aminozuren die voldoende in het dieet moeten zitten
- Aminozuren die door het lichaam worden gemaakt
- Aminozuren die door darmbacteriën worden gemaakt
- Alle aminozuren die nodig zijn om eiwitten te maken



vrije aminozuren detecteren ('proeven') en reageren ze daarop. Voor de groei van de rupsen is stikstof (aminozuren, eiwit) over het algemeen immers de eerste beperkende factor. Wanneer ze van dit blad blijven eten, krijgen ze echter een onvoldoende gebalanceerd mengsel van aminozuren binnen en bovendien allerlei stikstofverbindingen die de plant als afval geproduceerd heeft. De groei van de rups wordt hierdoor belemmerd en de ontwikkeling van het darmepitheel kan ernstig verstoord raken, waardoor de verteringsefficiëntie nog verder afneemt. Uiteindelijk sterven de rupsen, waarbij het sterftepercentage kan oplopen tot honderd procent. Nachtvlinderpopulaties op deze bomen storten dus in, waardoor er ook voor vogels veel minder voedsel te halen is.

We zien ook dat andere, voor dieren essentiële voedingsstoffen minder gemakkelijk worden doorgegeven in de voedselketen. Dit zijn aminozuren, maar bijvoorbeeld ook essentiële vitaminen, waarvan de accumulatie afhankelijk is van eiwitten (en dus aminozuren). De bomen die door mineralen gelimiteerd worden, maken bijvoorbeeld zelf meer vitamine B2 aan, maar de rupsen laten juist lagere gehalten zien in vergelijking met bomen die in hun groei beperkt worden door stikstof. De lage gehalten aan aminozuren (en vitamine B2) zien we ook terug in zangvogels, maar veel meer nog in roofvogels, zoals de sperwer.

Roofvogels zijn gevoelig voor tekorten aan essentiële voedingsstoffen, omdat ze in de voedselketen verder van de bron afstaan en er verbruik van deze voedingsstoffen optreedt op de tussenliggende niveaus. Roofvogels zijn dus heel geschikt om ontwikkelingen in de voedselkwaliteit te monitoren. Tegelijkertijd is het alarmerend dat we deze effecten zien bij sperwers, omdat ze een groot jachtgebied hebben en van veel verschillende prooisorten leven. Hoewel we enkele modelsoorten in detail onderzocht hebben (zomereik, kleine wintervlinder, koolmees, bonte vliegenvanger, sperwer, en modelsoorten van heidegebieden) kan verwacht worden dat de problematiek wijd verbreid is.

Winnaars en verliezers

Wat bepaalt nu of soorten gevoelig of ongevoelig zijn voor stikstofdepositie en de veranderingen in de fysiologie van bomen? In de eerste plaats is dat de afhankelijkheid van bomen voor de eigen aminozuur- en vitaminevoorziening. Vlinderrupsen zijn hiervan sterk afhankelijk en de meeste soorten zullen dus sterk nadelige effecten ondervinden van stikstofdepositie en verzuring. Dit geldt dan weer vooral voor soorten die in het voorjaar jong en gemakkelijk verteerbaar blad consumeren, omdat hier de effecten van een stagnerende stikstofassimilatie het grootst zijn. In het zomerblad zijn na lange tijd de eiwitten inmiddels allemaal gevormd en zijn de effecten minder groot. Er zijn echter maar weinig soorten die het zomerblad van bijvoorbeeld de zomereik aankunnen. Het blad is taai en zit volgepakt met tanninen. Dezelfde overwegingen gelden ook voor bijvoorbeeld keverlarven en andere herbivoren, zolang ze maar niet (deels) kunnen terugvallen op omzettingen van stikstofrijke verbindingen en de productie van aminozuren door bacteriën in hun maag-darmkanaal. Soorten die hun voedsel betrekken van het detritivore voedselweb (het dood plantaardig materiaal),



foto Eddy Kuis

De reproductie van sperwers wordt gelimiteerd door aminozuren.

Sperwer

De sperwer is in de jaren negentig sterk achteruitgegaan in de bossen van de hogere zandgronden, vooral de voormalige heide- en stuifzandgebieden. Op de iets leemrijkere gronden (zoals stuwwallen) hield de populatie stand, maar kwam aan het licht dat de eiproductie en ei-uitkomst aminozuurgelimiteerd waren, met ernstige embryonale afwijkingen tot gevolg. Dit is verwonderlijk omdat het dieet van sperwers bijna volledig uit eiwitten bestaat. Om de eileg mogelijk te maken, gebruikten de sperwerwijfjes een groot deel van hun borstspier om tekorten van specifieke aminozuren aan te vullen. Deze investering is zo groot dat de wijfjes wat betreft hun borstspieromvang na de eileg vergelijkbaar zijn met uitgehongerde winterslachtoffers.

hebben niet de bomen, maar vooral bacteriën als bron van hun aminozuren en vitaminen. Vogelsoorten die op de grond hun voedsel zoeken of leven van doodhoutfauna krijgen hierdoor voldoende van deze essentiële voedingsstoffen binnen. Dit betekent dat bijvoorbeeld de middelste bonte specht zich prima kan uitbreiden in bossen waar andere soorten verdwijnen. Er is al voor roofvogels aangegeven dat, hoe hoger in de voedselketen een soort zich bevindt, des te groter het risico is om gebreken op te lopen van essentiële voedingsstoffen. De groene specht eet bijvoorbeeld bijna uitsluitend mieren, die zelf carnivoor zijn en zich voor een groot deel voeden met herbivoren. De zwarte specht eet ook mieren, maar voor een heel groot deel ook boktorkeverlarven. Deze keverlarven zijn vooral detritivoor en via deze route krijgt de zwarte specht dus een belangrijk deel van zijn essentiële voedingsstoffen binnen, die minder beschikbaar zijn via de mieren. Dit kan verklaren waarom de zwarte specht het zoveel beter doet dan de groene specht in bossen waar mineralenlimitatie optreedt in de bomen.

Dagroefvogels en uilen bezetten bijna dezelfde niche, maar laten duidelijk andere populatieontwikkelingen zien. Bosuilen zijn niet aminozuurgelimeerd in hun reproductie in bossen, waar dat wel het geval is voor roofvogels. Dit komt omdat uilen blindzakken aan hun darmen hebben waar urinezuur door bacteriën wordt omgezet in aminozuren, die wat betreft hun samenstelling goed overeenkomen met de behoefte voor de eileg. Kortom, er zijn fundamentele veranderingen in de basis van bosecosystemen die voor veel organismen sterk negatief uitwerken, maar de wijze waarop deze precies uitpakken voor soorten is afhankelijk van de exacte ecologische relaties tussen soorten en de fysiologische mogelijkheden die verschillende soorten hebben.

Verskillende bostypen

Het zal duidelijk zijn dat de effecten van stikstofdepositie ook sterk afhankelijk zijn van het bostype en dan vooral de bodemgesteldheid. In bossen die (enigszins) zuur maar mineralenrijk zijn, leidt stikstofdepositie tot een verhoogde bladvraat en kunnen bomen in sommige jaren gemakkelijk door herbivoren in hun ontwikkeling worden gelimiteerd. In zure bossen met een lage mineralenbeschikbaarheid zien we juist extreem lage aantallen herbivoren, omdat het blad er oneetbaar is geworden. Dit is geen goed nieuws voor de bomen, omdat zij zelf ook zwaar leiden onder de verstoorde stikstofassimilatie en hierdoor geremde groei. Het is niet voor niets dat eikenbomen in deze bossen nu massaal sterven. Nederland heeft ook nog bossen die helemaal niet verzuurd zijn, zoals in Zuid-Limburg. De verwachting is dat in deze gebieden de problematiek van een verstoorde stikstofassimilatie ook optreedt, omdat mineralen (zoals mangaan) slecht opneembaar zijn bij een hoge bodem pH en er wel veel stikstofassimilatie is. Verder onderzoek moet dit nog uitwijzen.

Wat nu?

De fysiologische effecten in planten maken het stikstofprobleem nog groter dan dat het al leek te zijn, slechts kijkend naar de veranderingen in vegetatiesamenstelling. Bij het vaststellen van kritische depositiewaarden is hier geen rekening mee gehouden, maar verwacht kan worden dat deze te hoog zijn geschat om de nadelige fysiologische effecten in de bomen niet meer te doen optreden. Er is namelijk al heel veel stikstof aanwezig en voor een groot deel blijft dit in circulatie, omdat het via de decompositie weer beschikbaar komt en er door de zure omstandigheden weinig uitspoeling plaatsvindt. Wie zal er wanneer werk gaan maken van het terugdringen van de stikstofdepositie?

In deze context kunnen de PAS-gelden aangewend worden om de mineralenlimitatie op te heffen, bijvoorbeeld door bosbemesting. Het hele bos wordt dan naar een voedselrijker niveau getild, maar omdat er door antropogene verzuring heel veel mineralen aan het bos zijn onttrokken is dit goed verdedigbaar. De vraag blijft of je via dit type maatregelen duurzaam in een stikstofgelimiteerde situatie terecht kunt komen, gegeven de huidige stikstofdepositie. Er zijn nu meerdere initiatieven op dit gebied, dus we zullen in de loop van de komende vijf jaar de eerste door onderzoek onderbouwde uitspraken hierover kunnen verwachten.

Tot slot kunnen we ook subtielere maatregelen nemen, zoals het stimuleren van menging van boomsoorten waardoor er netto meer mineralen in de strooisellaag terechtkomen of het stimuleren van de detritivore voedselketens in bossen. Hoe dat precies moet, is echter nog niet duidelijk: voorlopig lijkt de doodhoutfauna maar zeer beperkt te profiteren van de verhoogde stikstofinput in onze bossen, terwijl zij van nature zeer sterk stikstofgelimiteerd is. Het terugdringen van de stikstofdepositie lijkt dan ook een veel minder complex vraagstuk te zijn dan het ontrafelen van het functioneren van alle subsystemen in bossen onder hoge stikstofdepositie en het op basis hiervan vaststellen van het optimale beheer.<

biosfeer@upcmail.nl

Dankwoord

Het onderzoek waarop dit artikel is gebaseerd is in de loop der jaren ondersteund vanuit de WUR, University of Nottingham (met universitaire beurs), NIOO (met beurs van NWO-STW), Stichting Bargerveen (gefinancierd vanuit OBN), de Radboud Universiteit Nijmegen en de Gemeente Ede. Er is samengewerkt met tal van onderzoekers, onder andere van Alterra en de Vlinderstichting. Ik bedank al deze collega's en ook de terreinbeheerders waar we welkom waren om het onderzoek te doen.