

Ondergrondse schimmelloorlog stuurt de ontwikkeling van een plantengemeenschap in de duinen

In Meijndel is in 2018 een veldexperiment opgezet om de rol te bestuderen van de bodem bij de ontwikkeling van duinecosystemen. In dit artikel worden de eerste resultaten gepresenteerd van dit veldexperiment waarin duinzand is geïnoculeerd met bodems van graslanden en bossen en de vegetatieontwikkeling gevolgd wordt. Daarnaast worden de resultaten gepresenteerd van een onderzoek waarin de kolonisatie van een groep schimmelsoorten in de wortels van weegbreeplanten is bestudeerd die groeiden in de experimentele veldjes. Deze schimmels zijn belangrijk voor vaatplanten. Bij een aantal van die veldjes zijn in 2018 aan de bodem ectomycorrhizaschimmels toegediend. Deze schimmels zijn vaak belangrijk voor houtachtige soorten. De resultaten laten zien dat veldjes waaraan bosbodem is toegevoegd de meeste biomassa produceren, zowel bovengronds als ondergronds en dat ectomycorrhizaschimmels de kolonisatie van arbusculaire mycorrhizaschimmels onderdrukken.

TEKST: NADIA SOUDZILOVSKAIA, MARTIJN BEZEMER, PETER VAN BODEGOM, CHENGUANG GAO EN HARRIE VAN DER HAGEN



Trefwoorden

Veldexperiment, plantengemeenschappen, bodems, schimmels.

Sinds het voorjaar van 2018 bestuderen onderzoekers van de Universiteit Leiden in een veldexperiment in Meijndel hoe microben in de bodem de vestiging van duinecosystemen controleren. Als er een ecosysteem ontstaat in een onbegroeid gebied, zoals een kale duinvlakte (dit proces heet primaire successie), worden de planten die zich vestigen blootgesteld aan zware omstandigheden en groeien ze in een bodem die praktisch geen voedingsstoffen bevat. Onder zulke omstandigheden kunnen bodemmicroben een cruciale rol spelen in de vestiging en samenstelling van die plantengemeenschappen. Wetenschappelijk onderzoek laat zien dat afhankelijk van welke organismen aanwezig zijn in de bodem, er verschillende plantengemeenschappen kunnen ontstaan. Normaal gesproken vestigen bodemorganismen zich eerder dan de planten tijdens het proces van primaire successie (Blaalid et al. 2012). Die bodemorganismen faciliteren dan de vestiging van de zogenaamde vroege successieplantensoorten door het mineraliseren en beschikbaar maken van voedingsstoffen in de bodem (Zumsteg et al. 2012). Dit natuurlijke proces kan vele decennia duren en leidt

tot een serie van opeenvolgende stadia van plantengemeenschappen (van een vroege naar een late successiegemeenschap). Als we een ecosysteem willen herstellen, en dus eigenlijk ingrijpen in dit natuurlijke

proces, willen we het proces graag versnellen maar ook kunnen sturen zodat het ecosysteem zich ontwikkelt in een bepaalde gewenste richting.

Bodemtransplantatie

Een relatief nieuwe techniek die gebruikt wordt in ecosysteem-herstelprojecten (restoratieprojecten) in Nederland is bodemtransplantatie. Bij deze techniek wordt de bodem van het gebied dat hersteld wordt, geïnoculeerd met een klein beetje van een andere bodem waarin bodemorganismen zitten die typisch zijn voor het doel-ecosysteem. Deze techniek wordt bijvoorbeeld gebruikt bij restoratie van heide of graslandgemeenschappen op voormalige landbouwgronden (Wubs et al. 2018). In Meijndel doen we onderzoek naar de vestiging van planten die behoren bij drie typen van duinecosystemen: primaire duinen, duingraslanden, en duinbossen. In 2018 hebben we bodeminocula verzameld (een dunne toplaag van de bodem met daarin bodemorganismen) van de drie



Figuur 1. De locaties van de donorgebieden in Meijndel.



Figuur 2. Onderzoekers van de Leidse universiteit en studenten werken samen met ecologen van Dunea aan het Terra-Dune experiment. Boven: Chenguang Gao, PhD student van het Centrum voor Milieuwetenschappen, Universiteit Leiden, voltijds onderzoeker binnen Terra-Dune experiment. Midden Dunea-ecoloog Harrie van der Hagen, in gesprek met een journalist over het experiment. Onder – MSc studenten van het Instituut Biologie van de Universiteit Leiden, die helpen met de jaarlijkse oogst van het experiment. Foto's C. Gao en N. Soudzilovskaia.

duinecosystemen (Fig. 1) en we hebben die inocula toegediend aan 104 experimentele veldjes die we aangelegd hebben op kaal duinzand.

Mycorrhizaschimmels zijn bodemschimmels die een mutualistische relatie hebben met planten. Deze mycorrhizaschimmels zijn erg belangrijk voor de plant. Ze kunnen planten voorzien van voedingsstoffen en in ruil daarvoor ontvangen ze fotosyntheseproducten, suikers, van de plant. In graslanden en bosccosystemen komen verschillende types van deze mycorrhizaschimmels voor. Arbusculaire mycorrhizaschimmels komen vooral voor in graslanden en ectomycorrhiza's komen vooral voor in bossen. In het Terra-Dunes experiment wordt ook onderzocht of mycorrhizaschimmels gebruikt kunnen worden om de ontwikkeling van ecosystemen te sturen. In een aantal veldjes zijn namelijk ectomycorrhizalschimmels toegevoegd.

Eerste voorlopige resultaten

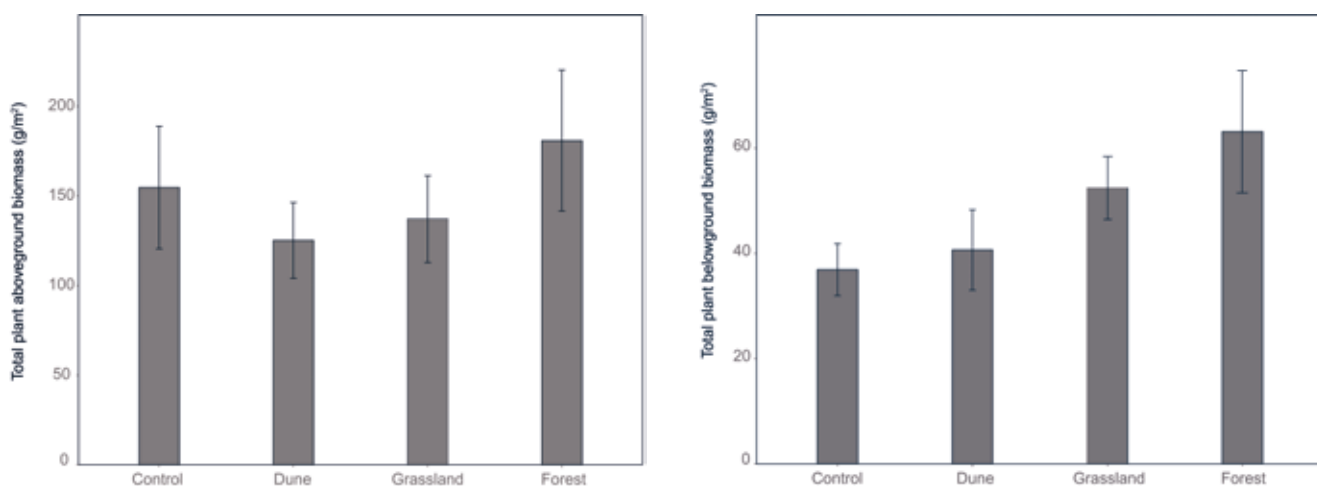
In 2019 zijn de eerste resultaten van het Terra-Dunes experiment verzameld en geanalyseerd. Met de hulp van Dunea-ecoloog Harrie van der Hagen, hebben Chenguang Gao en een groep enthousiaste MSc studenten (Fig. 2) een eerste evaluatie uitgevoerd en de ontwikkeling van de plantengemeenschappen geanalyseerd. Hoewel het nog te vroeg is om van volledig gevestigde plantengemeenschappen te spreken in de veldjes (dit proces duurt een aantal jaren), zien we al duidelijke effecten van de bodeminoculaties op de ondergrondse biomassaproductie. Veldjes met geïnoculeerde bosbodem produceren de meeste ondergrondse biomassa ($p=0.054$, $F=2.645$, $df=3$, Fig. 3). Echter, in veldjes waaraan ectomycorrhizaschimmels, die typerend zijn voor bosbodems, waren toegevoegd, is de biomassa ook wat lager dan in veldjes zonder toevoeging van deze schimmels (Fig. 4; het verschil is statistisch niet significant).

Dit resultaat is interessant maar vraagt om toelichting. Ectomycorrhizaschimmels komen veel voor in bosbodems. Als we alleen mycorrhizaschimmels gebruiken om te inoculeren lijkt het erop dat ze een negatieve invloed hebben op de groei en productiviteit van planten in vergelijking met een inoculum met alle bodemorganismen, inclusief ectomycorrhiza's. Een belangrijke wetenschappelijke vraag is hoe de microbiële gemeenschap in de bodem zich ontwikkeld na de inoculatie. Vanuit de literatuur weten we dat ook arbusculaire mycorrhiza's belangrijk zijn voor de planten en dat deze relatie tussen die schimmels en de planten erg kan afhangen van de interacties die plaats vinden met andere bodemorganismen (Van der Heijden et al. 2008; Smith & Read 2010; Smith & Smith 2011).

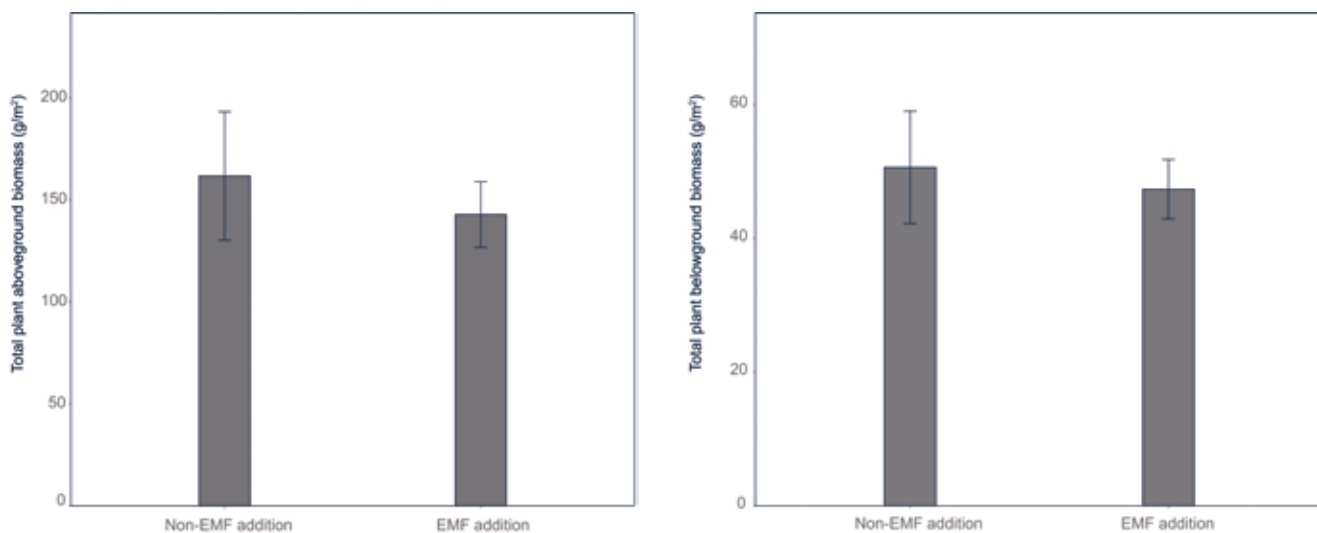
Arbusculaire mycorrhizaschimmels (AMF) zijn bijzonder belangrijk voor planten gedurende de vroege successie stadia, omdat behalve de voedingsstoffen die ze leveren, deze schimmels de plant ook kunnen beschermen tegen ziekteverwekkers en tegen uitdroging (Smith & Smith 2011, Augé et al. 2015). Deze functies van de arbusculaire mycorrhizaschimmels hangen echter af van de interacties van de schimmel met andere bodemorganismen (Wardle 2006; Bharadwaj et al. 2008). Specifieke 'mycorrhiza helpende bacterië', vormen bijvoorbeeld biofilms om AMF-sporen and

-mycelia en kunnen daardoor de symbiose tussen de mycorrhiza en de plant positief beïnvloeden. Andere bacteriën die geassocieerd zijn met AMF-sporen kunnen ervoor zorgen dat de AMF de plant beter kan helpen bijvoorbeeld door verhoogde onderdrukking van ziektes of verbeterde opname van voedingsstoffen uit de bodem (Bharadwaj et al. 2008).

Om te bestuderen of deze interacties een rol spelen in ons experiment hebben we een gedetailleerde studie gedaan naar de mycorrhiza-interacties in de wortels van een veel



Figuur 3. Zowel de bovengrondse als de ondergrondse biomassa van planten wordt beïnvloed door bodeminoculaties. Inoculatie met bosbodem leidt tot de meeste biomassa. Legenda: Control-controle veldjes, Duin-veldjes met bodeminocula van primaire duingraslanden, Grasland-veldjes geïnoculeerd met graslandbodem, Duinbos-veldjes geïnoculeerd met bosbodem.

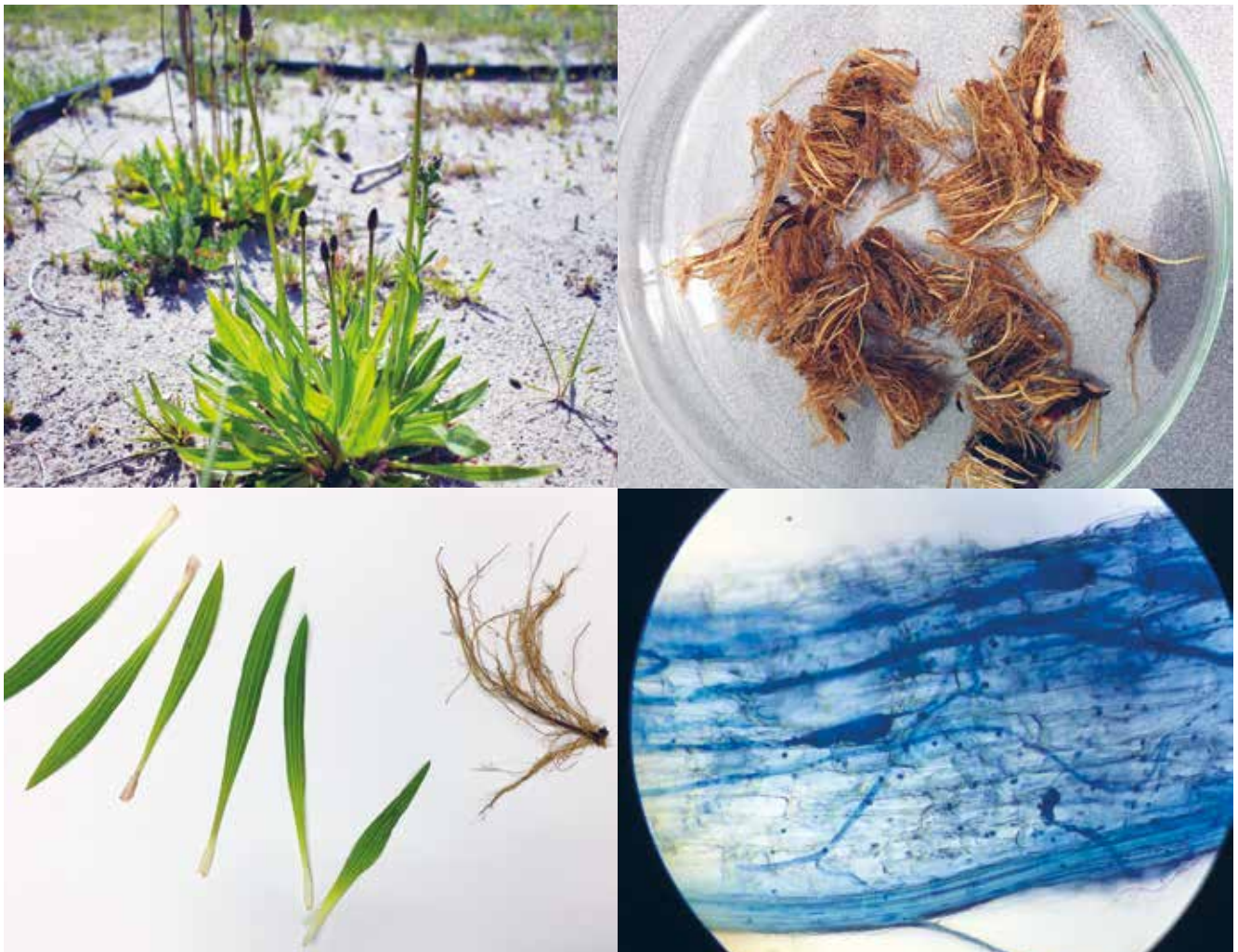


Figuur 4. Toevoeging van ectomycorrhizaschimmels (EM) leidt tot een vermindering van bovengrondse en ondergrondse biomassa. Legenda: Non-EMF addition – geen ectomycorrhiza schimmels toegevoegd aan de bodem, EMF addition – ectomycorrhiza schimmels toegevoegd aan de bodem.

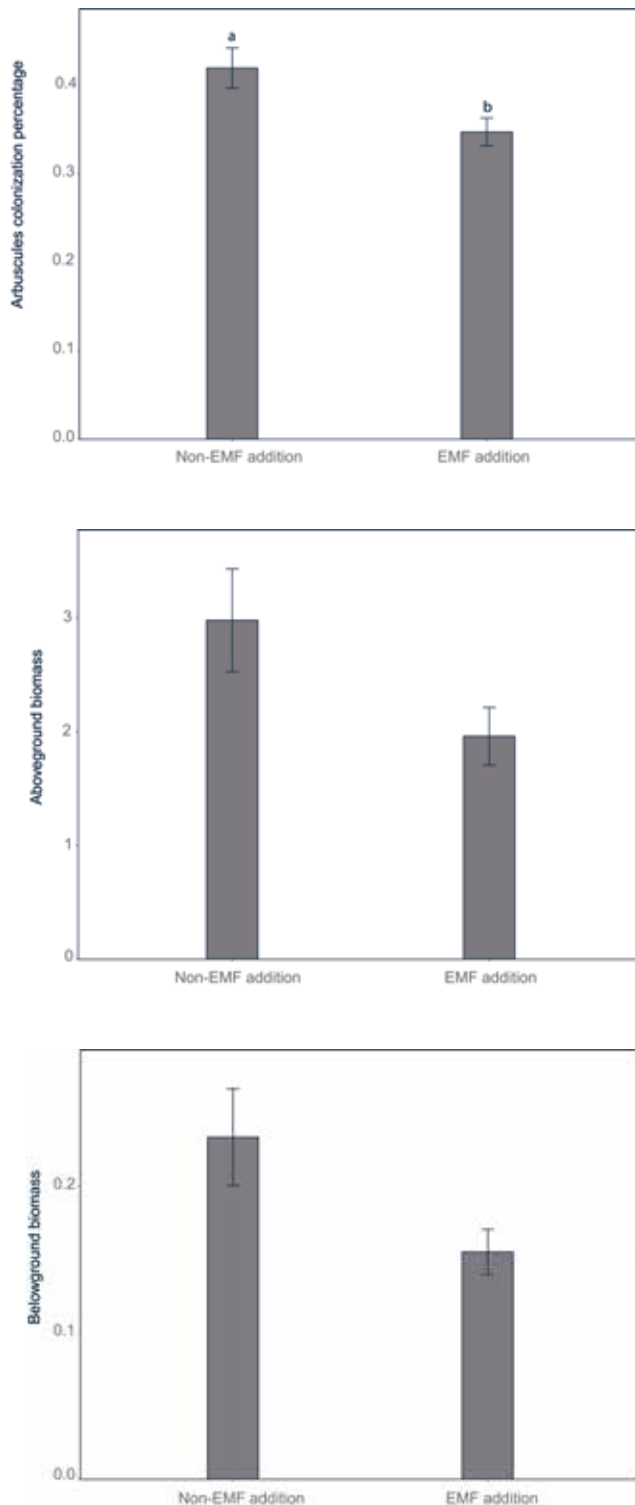
voorkomende plantensoort in ons experiment, *Plantago lanceolata* (Smalle weegbree), Figuur 5. We hebben onderzocht of de intensiteit van de kolonisatie van AMF beïnvloed wordt door de bodeminoculatie en of er een relatie is tussen de kolonisatie van mycorrhiza's en de biomassa van de plant. Bodeminoculaties beïnvloeden de intensiteit van mycorrhizakolonisatie niet in ons experiment. Echter, de kolonisatie was significant ($p=0.0092$; $F=7.08$; $df=1$) lager in veldjes waaraan ectomycorrhizaschimmels waren toegevoegd (Fig. 6). Het lijkt er dus op dat de ectomycorrhizaschimmels de arbusculaire mycorrhizaschimmels onderdrukken. Dit leidde bij de onderzochte planten ook tot onderdrukking van de groei van de plant ($p=0.0357$; $F=4.543$; $df=1$ voor bovengrondse biomassa; $p=0.0163$; $F=5.992$; $df=1$ voor ondergrondse biomassa), waarschijnlijk omdat deze soort erg afhankelijk is van de voedingsstoffen die de arbusculaire schimmels leveren (Fig. 6).

“Schimmelloorlog”

Op dit moment weten we nog niet via welke mechanismen deze “schimmelloorlog” uitgevochten wordt. Het is mogelijk dat de ectomycorrhizaschimmels zelf een negatief effect hebben op de AMF, bijvoorbeeld doordat ze voedingsstoffen weggapen die nodig zijn voor het functioneren van de AMF. Ook is het mogelijk dat ectomycorrhizaschimmels bacteriën onderdrukken die, zoals boven beschreven, belangrijk zijn voor het functioneren van de arbusculaire mycorrhiza. Het is ook nog niet duidelijk, waarom we zulke onderdrukkende effecten niet vinden in de veldjes waaraan bosgrond is toegevoegd. Die bosgronden bevatten veel ectomycorrhiza's en daarom zouden we een verwachten dat het toevoegen van bosgrond hetzelfde resultaat zou opleveren als het toevoegen van alleen ectomycorrhiza's. Om meer inzicht te krijgen in de mechanismen die een rol spelen in deze inter-



Figuur 5. Onderzoek naar de kolonisatie van AMF bij Smalle weegbree (*Plantago lanceolata*) in de veldjes. Linksboven - Smalle weegbree. Linksonder bewerking van plantenbladeren om biomassa te bepalen. Rechtsboven - bewerking van plantenwortels om kolonisatie te bepalen. Rechtsonder - microscopische foto van een Plantagowortel die gekoloniseerd is door arbusculaire mycorrhizaschimmels. De schimmels zijn blauw gekleurd.



Figuur 6. Links: Ectomycorrhizaschimmels hebben een negatief effect op de wortel kolonisatie van AMF bij Smalle wegbree. Midden en rechts: Ectomycorrhizaschimmels hebben een negatieve invloed op boven en ondergrondse biomassa van Wegbree-planten (g) in de veldjes. Legenda: Non-EMF addition – geen ectomycorrhizaschimmels toegevoegd aan de bodem, EMF addition – ectomycorrhizaschimmels toegevoegd aan de bodem.

acties zijn we nu bezig met onderzoek naar de samenstelling van de gehele gemeenschap in de bodem met behulp van DNA-sequentie technieken.

Is deze onderdrukking van arbusculaire mycorrhiza schimmels slecht voor de ontwikkeling van de plantengemeenschap? Nee dat is niet automatisch het geval. Als bepaalde plantensoorten onderdrukt worden in de gemeenschap nemen andere plantensoorten het over. We kunnen echter al wel concluderen dat toevoeging van ectomycorrhizaschimmels een belangrijke rol kan spelen in de ontwikkeling van de plantengemeenschap. We zullen de vegetatieontwikkeling in de veldjes de komende jaren daarom blijven bestuderen.

Literatuur

- Augé RM, HD Toler & AM Saxton (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza* 25: 13-24.
- Bharadwaj DP, P-O Lundquist & S Alström (2008). Arbuscular mycorrhizal fungal spore-associated bacteria affect mycorrhizal colonization, plant growth and potato pathogens. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2494-2501.
- Blaaliid R, T Carlsen, S Kumar, R Halvorsen, KI Ugland, G Fontana, H Kausrud (2012). Changes in the root-associated fungal communities along a primary succession gradient analysed by 454 pyrosequencing. *Molecular Ecology* 21: 1897-1908.
- Smith SE & DJ Read (2008). *Mycorrhizal symbiosis: Academic press.*
- Smith SE & FA Smith (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual review of plant biology* 62: 227-250.
- Van der Heijden MG, RD Bardgett & NM van Straalen (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296-310.
- Wardle DA (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9: 870-886.
- Wubs EJ, WH Van der Putten, M Bosch & TM Bezemer (2016). Soil inoculation steers restoration of terrestrial ecosystems. *Nature Plants* 2: 16107.
- Zumsteg A, J Luster, H Göransson, RH Smittenberg, I Brunner, SM Bernasconi, J Zeyer & B Frey (2012). Bacterial, archaeal and fungal succession in the forefield of a receding glacier. *Microbial Ecology* 63: 552-564.