

Sommige soorten zijn echter vrijlevend, amoëboïd, soms met een flagel. De levenscyclus is nog grotendeels onbekend. Deze groep is pas recent ontdekt als aparte clade, verwant aan dieren en schimmels. Hij wordt ook wel Mesomycetozoa genoemd. De eerder bekende soorten werden beschouwd als schimmels, algen of protozoën (MENDOZA ET AL. 2002). De ontdekking van deze groep en het volgende fylum is van belang om het ontstaan van de dieren te verklaren (RUIZ-TRILLO ET AL. 2008, SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Enkele voorbeelden van Ichthyosporia zijn: *Amphibiocystidium ranae*, een parasiet van kikkers die mogelijk in ons land voorkomt; *Ichthyophonus hoferi*, een wijdverspreide visparasiet (in zee en zoet water); *Pseudoperkinsus tapetis*, een commensaal in tweekleppigen; en *Psorospermium haeckeli* in zoetwaterkreeften. *Rhinosporidium seeberi* veroorzaakt rhinosporidiosis bij de mens. Dit is een ziekte die vooral endemisch is in India en omstreken, maar ook in Nederland is waargenomen op mensen die daarvandaan kwamen.

FILASTEREA

Dit is een pas in 2008 opgericht fylum voor twee of drie soorten eencelligen, *Ministeria vibrans* en *Capsaspora owczarzaki*, die gezamenlijk de zustergroep vormen van de choanoflagellaten plus dieren (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Tussen deze groepen bestaan grote overeenkomsten in een groot aantal eiwitten die onder andere te maken hebben met cel-

aanhechting en communicatie tussen de cellen. Juist deze eigenschappen hebben de ontwikkeling van meercellige dieren mogelijk gemaakt (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008, RUIZ-TRILLO ET AL. 2007, 2008). *Ministeria vibrans* is een vrijlevende soort in zee, beschreven van Zuid-Engeland, en zou in de Noordzee voor kunnen komen. *Capsaspora* is een symbiont van tropische zoetwaterlongslakken (*Biomphalaria*).

CHOANOFAGELLATA - CHOANOFAGELLATEN

De choanoflagellaten vormen een groep van eencelligen met één flagel die wordt omgeven door een trechtervormige kraag van tentakeltjes (microvilli). Er zijn zowel vastzittende soorten als planktonische, soms met een lorica ('huisje') van kiezel; sommige soorten vormen kolonies. Choanoflagellaten komen in zee en zoet water voor. Er is een opvallende gelijkheid tussen deze eencellige organismen en de trilhaarcellen (choanocyten) van de sponzen (Porifera), waardoor al lang gediscussieerd werd over de mogelijkheid dat choanoflagellaten 'voorouders' van sponzen zouden zijn. Op grond van de moleculaire analyses kan nu gesteld worden dat de choanoflagellaten de zustergroep van de meercellige dieren zijn (SHALCHIAN-TABRIZI ET AL. 2008). Wereldwijd zijn ongeveer 120 soorten beschreven (ADL ET AL. 2007). In Nederland zijn circa 16 soorten vastgesteld (DRESSCHER 1976). Ze kunnen onder andere gedetermineerd worden met Leadbeater & Thomsen (2000).

Unikonta (supergroep) ► Opisthokonta ► Fungi

FUNGI - SCHIMMELS

EEF ARNOLDS, THOM KUYPER, JOOST J.A. STALPERS & AAD J. TERMORSHUIZEN

NEDERLAND ruim 10.300 gevestigd (waarvan ca. 150 exoten)
WERELD ca. 100.000 beschreven

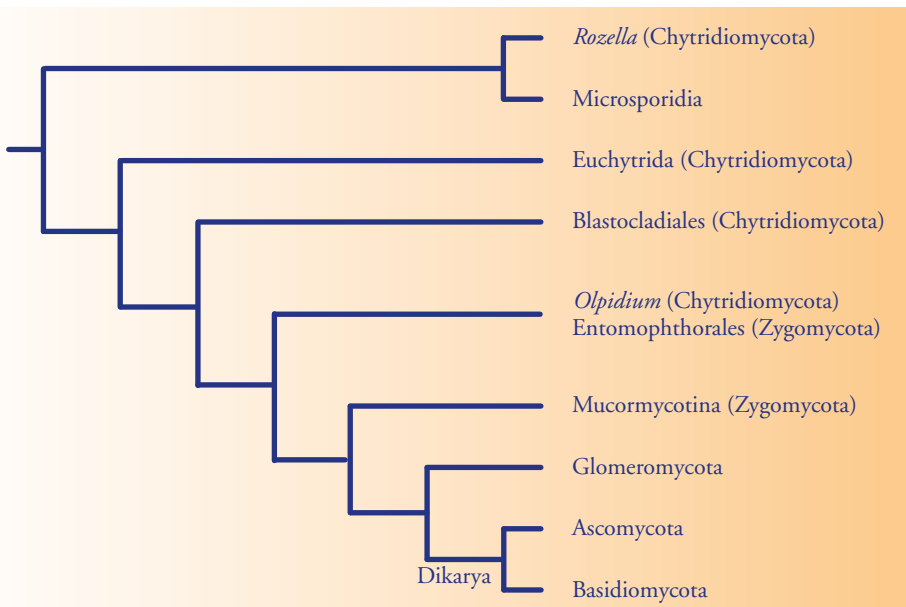
De echte schimmels behoren tot het rijk van de Fungi of Eumycota. Vaak worden ook vertegenwoordigers van de supergroep Chromalveolata (zie boven, o.a. Oomycota) en de hierboven behandelde Eumycetozoa tot het werkveld van de mycologie gerekend.

De schimmels worden verdeeld in zes fyln, onderscheiden op grond van de sporenvormende structuren (KIRK ET AL. 2008):

Microsporidia, chytridiomyceten (Chytridiomycota), zygomyceten (Zygomycota), glomeromyceten (Glomeromycota), ascomyceten (Ascomycota) en basidiomyceten (Basidiomycota). Over de eerste vier groepen is in Nederland relatief weinig bekend. De glomeromyceten vormen een betrekkelijk soortenarme groep (ca. 160 beschreven soorten wereldwijd), maar zijn ecologisch van groot belang omdat deze schimmels endomycorrhiza vormen met het overgrote deel van de landplanten. Ze zijn fossiel gevonden in de wortels van de meest oorspronkelijke groep van vaatplanten, de Rhyniophyta (ca. 400 miljoen BP; BONFANTE & GENRE 2008).

Het grootste fylum wordt gevormd door de ascomyceten of zakjeszwammen (Ascomycota), waarbij de sporen worden gevormd binnenin 'zakjes' (asci). Tot deze groep behoren bekende paddenstoelen als bekerzwammen *Peziza*, morieljes *Morchella* en truffels *Tuber*, maar ook tal van microscopisch kleine plantenparasieten en bakkersgist *Saccharomyces cerevisiae*. Een grote groep ascomyceten, namelijk de korstmossen (Lichenes), leeft obligaat of een groot deel van hun levenscyclus in symbiose met algen of cyanobacteriën. Deze groep schimmels wordt hier bij de soortaantallen wel meegenomen, maar verder in dit boek in een afzonderlijke tekst behandeld.

De basidiomyceten of steeltjeszwammen (Basidiomycota) zijn de tweede zeer omvangrijke groep binnen de schimmels. Hier worden sporen gevormd op uitsteeksels (sterigmen) aan de buitenzijde van meestal knotsvormige cellen. Slechts een paar basidiomyceten zijn geassocieerd met algen en wor-



den ook als korstmossen beschouwd. De basidiomyceten worden onderverdeeld in drie subfyla: Agaricomycotina, Ustilagomycotina en Pucciniomycotina. Het merendeel van de paddenstoelen hoort tot de eerste groep, waaronder plaatjeszwammen (Agaricales), boleten (Boletales) en buisjeszwammen (Polyporales). Tot de Ustilagomycotina behoren de brandzwammen (Ustilaginales), tot de Pucciniomycotina de roestzwammen (Pucciniales, tot voor kort Uredinales). Beide groepen bevatten hoofdzakelijk plantenparasieten.

Daarnaast is van een grote groep schimmels – aangeduid als deuteromyceten (Deuteromycota), Fungi Imperfecti of conidienschimmels – (nog) geen geslachtelijk stadium bekend, hoewel ze fylogenetisch wel tot één van de bovengenoemde fyla behoren. Deze groep is dus geen taxonomische eenheid maar een kunstmatige groep. Voorbeelden van deuteromyceten zijn penseelschimmels *Penicillium* en insectenschimmels *Paeclomyces*.

Het systeem van de schimmels heeft door de moleculaire revolutie ingrijpende veranderingen ondergaan en die veranderingen gaan in hoog tempo door. Twee van de bovengenoemde fyla (Chytridiomycota en Zygomycota) blijken polyfyletisch te zijn in een recente analyse (JAMES ET AL. 2006), zoals ook te zien is in de stamboom hier die gebaseerd is op dat artikel. Te verwachten is dat op grond van moleculaire kenmerken de meeste deuteromyceten tot Ascomycota kunnen worden herleid. Moleculair onderzoek heeft aangetoond dat sommige traditionele groepen paddenstoelen kunstmatige eenheden zijn, zoals de buikzwammen ('gasteromyceten'), plaatjesloze vlieszwammen ('aphyllophorales') en trilzwammen ('phragmobasidiomyceten'). In veel populaire literatuur zijn deze categorieën echter nog steeds in gebruik. Van bijna 100 soorten schimmels is het volledige genoom inmiddels bekend.

Naast de hierboven gegeven formele taxonomische indeling bestaat er een veel gebruikte informele indeling van schimmels in macrofungi (paddenstoelen) en microfungi (schimmels in strikte zin). Deze tweedeling is wel pragmatisch maar niet consequent en valt niet samen met een taxonomische classificatie. De macrofungi omvatten in principe schimmels met macroscopisch goed zichtbare vruchtlichamen, groter dan circa 1 mm. Binnen de basidiomyceten is de scheiding tussen macro- en microfungi eenvoudig. Alle plaatjeszwammen (Agaricales), plaatjesloze vlieszwammen ('aphyllophorales'), buikzwammen ('gasteromyceten') en trilzwammen ('phragmobasidiomyceten') horen tot de macrofungi, hoewel de vruchtlichamen van sommige soorten microscopisch klein zijn. Roestzwammen (Pucciniales) en brandzwammen (Ustilaginales) hebben dikwijls duidelijk waarneembare sporenvormende structuren, maar worden gewoonlijk toch tot de microfungi gerekend. De microfungi omvatten schimmels met vruchtlichamen die kleiner zijn dan 1 mm en gewoonlijk alleen onder de microscoop zichtbaar zijn, alsmede alle schimmels die geen vruchtlichamen vormen (deuteromyceten), hoewel sommige ongeslachtelijke voortplantingsstructuren van deuteromyceten meerdere centimeters groot en met het blote oog goed herkenbaar zijn, zoals insectenschimmels *Paeclomyces*. In de ascomyceten is de scheiding arbitrair. Een wisselend deel wordt tot macrofungi of microfungi gerekend en de scheiding loopt dwars door alle taxonomische groepen.

Het onderscheid tussen micro- en macrofungi wordt vooral gemaakt vanwege de consequenties die hun herkenbaarheid heeft voor de methodologie van onderzoek (MUELLER ET AL. 2004). Onderzoek aan microfungi wordt meestal uitgevoerd in gespecialiseerde laboratoria en is veelal gebaseerd op isolatie van de schimmels zelf of hun DNA uit allerlei substraten (GAMS 1992, LEIJ ET AL. 1995). Macrofungi worden doorgaans geïdentificeerd aan de hand van in het veld verzamelde vruchtlichamen. De vele vrijwilligers in Nederland leveren vrijwel alleen bijdragen aan onderzoek van deze groep. In Nederland worden echter wel steeds meer kleine ascomyceten door amateurs bestudeerd en herkend. Daarmee worden ze geleidelijk ingelijfd bij de macrofungi en verschuift de grens tussen beide groepen. Alleen over macrofungi worden in Nederland systematisch veldgegevens verzameld binnen het karteringsproject van de Nederlandse Mycologische Vereniging en het meetnet bospaddenstoelen als onderdeel van het Netwerk Ecologische Monitoring. Daarom wordt in dit hoofdstuk vooral deze groep belicht, hoewel ze wat diversiteit en ecologische rol betreft zeker niet belangrijker zijn dan microfungi.

Cyclus

De wijze van voortplanting varieert binnen de schimmels sterk en is soms zeer gecompliceerd (ALEXOPOULOS ET AL. 1996). Hier kunnen slechts de belangrijkste processen schematisch worden besproken. Vruchtlichamen van ascomyceten en basidiomyceten (paddenstoelen) produceren vaak enorme aantallen sporen. Deze worden meestal met luchtstromingen verspreid, maar soms spelen bij de verspreiding dieren een belangrijke rol, bijvoorbeeld insecten bij stinkzwammen (Phallales) en zoogdieren bij de ondergrondse vruchtlichamen van truffels (onder andere *Tuber*).

De levenscyclus van de basidiomyceten begint met een eekernige, haploïde spore. Op een geschikt substraat groeit deze spore gewoonlijk uit tot een schimmeldraad met eekernige cellen, het primaire mycelium, dat in het algemeen een korte levensduur heeft. Een primair mycelium kan fuseren met een ander eekernig mycelium en zo een tweekernig (maar nog niet diploïd) mycelium vormen. De secundaire mycelia zijn in principe langlevend en kunnen jaarlijks opnieuw vruchtlichamen vormen. Ze kunnen zeer omvangrijk worden, maar vallen doorgaans op den duur in stukken uit elkaar. Een individuele schimmel kan onder de grond een enorme biomassa hebben. Het grootste levende organisme ter wereld zou een mycelium van een sombere honingzwam *Armillaria ostoyae* (Agaricales) zijn in Noord-Amerika met een oppervlakte van 8,9 km², een geschat gewicht van 605 ton en een leeftijd van 2200 jaar. Een bekend fenomeen is de heksenkring die ontstaat als een mycelium zich in een geschikt milieu ongestoord naar alle zijden kan uitbreiden. In ongestoorde gebieden zijn heksenkringen bekend met een doorsnede van honderden meters en een geschatte ouderdom tot 650 jaar (MICHAEL ET AL. 1985).

Veel schimmels kennen naast een geslachtelijke ook een ongeslachtelijke voortplanting, waarbij het erfelijke materiaal ongewijzigd wordt doorgegeven. Zo vormen zich klonen met identiek genetisch materiaal. Ze kunnen zich verspreiden door ongeslachtelijke sporen, bijvoorbeeld conidiën. Sommige soorten planten zich uitsluitend ongeslachtelijk

voort: men gaat ervan uit dat de arbusculaire mycorrhiza-schimmels (Glomeromycota) het al 460 miljoen jaar zonder seks stellen. Er bestaan ook schimmels met zeer gecompliceerde cycli, waarbij verschillende typen sporen worden gevormd op verschillende gastheren. Deze 'waardwisselende' fungi komen vooral voor bij de plantenparasitaire roestzwammen (Pucciniales).

Ecologie

Fungi hebben geen bladgroen, waardoor ze niet kunnen fotosynthetiseren. Ze zijn voor hun koolstofvoorziening dus altijd afhankelijk van andere organismen (DIGHTON 2003). Op grond van de strategie om koolstof te verwerven kunnen drie functionele hoofdgroepen worden onderscheiden: saprotrofie, mycorrhizavorming en parasitisme.

Saprotrofe schimmels leven van de afbraak van dood organisch materiaal. Deuteromyceten en ascomyceten benutten overwegend eenvoudige organische verbindingen afkomstig van de inhoud van plantencellen en dierlijk weefsel. Veel

basidiomyceten zijn gespecialiseerd in de enzymatische afbraak van complexe polymeren, in het bijzonder lignine (GAMAU ET AL. 2007, RAYNER & BODDY, 1988). Dit zijn de belangrijkste bouwstenen van plantaardige celwanden, zoals aanwezig in bijvoorbeeld hout, bladeren en mest van planteneters. Sommige schimmels zijn generalisten, andere zijn gespecialiseerd op de afbraak van specifieke substraten. Zo groeit de sparrenkegelzwam *Strobilurus esculentus* uitsluitend op afgevallen kegels van de fijnspar *Picea abies*, de zeedenmycena *Mycena seynii* alleen op kegels van de zeeden *Pinus pinaster*. Andere fungi, meest ascomyceten, zijn gespecialiseerd in de afbraak van keratine, een belangrijk eiwit in haren, veren, horens en dergelijke. De vogelveerzwam *Onygena corvina* is de enige soort uit deze groep die tot de macrofungi wordt gerekend. Van de 2624 macrofungi die geanalyseerd zijn in het kader van de Rode Lijst (ARNOLDS & VEERKAMP 2008) leven er 1714 (65%) overwegend saprotroof. Daarvan groeien er 1006 (58%) voornamelijk op strooisel en grond, 565 (33%) op hout, 80 (5%) op kruidachtige planten en 63 (4%) op mest.



Basterdwederikroest - *Puccinia pulverulenta*



Seifertia azaleae



Torrubiella op spin



Grote parasolzwam - *Macrolepiota procera*



Gekraagde aardster - *Geastrum triplex*



Gele aardappelbovist - *Scloderma citrinum*



Gele kussentjeszwam - *Hypocrea aureoviridis*



Grote sponszwam - *Sparassis crispa*



Hulstdekselbekertje - *Trochila ilicina*



Rozetkussentjeszwam - *Hypocreopsis lichenoides*



Echte tonderzwam - *Fomes fomentarius*



Paarse eikenkorstzwam - *Peniophora quercina*



Kostgangersboleet - *Pseudoboletus parasiticus* op *Scloderma citrinum*



Kussenvormige jeneverbesroest - *Gymnosporangium tremelloides*

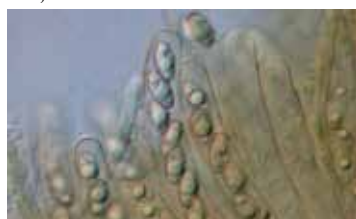


Tinea nigra

Mycorrhizavormende schimmels leven in mutualistische (tot wederzijds voordel strekkende) symbiose met wortels van levende planten. Zij ontvangen suikers van hun waardplanten in ruil voor een efficiënte toevoer van water en nutriënten, in het bijzonder stikstof en fosfor (GIRLANDA ET AL. 2007, SMITH & READ 2008). De taxonomische positie en morfologie van mycorrhizaschimmels zijn divers, evenals de functies voor planten. De twee belangrijkste typen zijn ectomycorrhiza en arbusculaire mycorrhiza. Ectomycorrhiza's worden vrijwel alleen gevormd door macrofungi, vooral basidiomyceten, waaronder bekende paddenstoelen als de vliegenzwam *Amanita muscaria*, eekhoornstjesbrood *Boletus edulis* en hanenkam *Cantharellus cibarius*. Een kleine groep ascomyceten vormt ook ectomycorrhiza, bijvoorbeeld de truffels (onder andere *Tuber*). Van de 2624 geanalyseerde soorten macrofungi in Nederland vormen er ten minste 726 (28%) ectomycorrhiza. Dit type komt vrijwel alleen voor bij bomen en struiken, waarbij de wortels geheel door een schimmelmantel worden omgeven. Arbusculaire mycorrhizi-

za's worden gevormd door in de bodem levende glomeromyceten. Over de taxonomie en diversiteit van deze schimmels is in Nederland veel minder bekend. Ten opzichte van ectomycorrhiza lijkt het om weinig soorten te gaan, naar schatting enkele tientallen. Het mycelium van deze fungi vormt geen mantel, maar dringt slechts hier en daar de wortels van de gastheer binnen en vormt in de cellen uitwisselingsstructuren (arbuskels), vaak ook opslagorganen voor koolhydraten (vesikels). Deze vorm van symbiose treedt op bij ongeveer 85% van de landplanten, vooral bij kruiden alsmede bij sommige houtige planten. Naast deze twee hoofdtypen zijn er specifieke mycorrhizatypen die voorkomen bij orchideeën en heideachtige planten (VAN DER HEIJDEN & SANDERS 2002).

Parasitaire schimmels onttrekken hun koolstof aan levende organismen. De belangrijkste parasieten horen tot de microfungi. Biotrofe parasieten zijn volledig afhankelijk van levende waardplanten, zoals alle roestzwammen (Pucciniales). Necrotrofe parasieten tasten vooral verzwakte

Vliegenzwam - *Amanita muscaria*Elzenvlag - *Taphrina alni*Inktviszwam - *Clathrus archeri*Krulhaarkelkzwam - *Sarcoscypha austriaca**Microsphaera alphitoides**Phragmidium rubi-idaei*Zeedenmycena - *Mycena seynii*Judasoor - *Auricularia auricula-judae*Kapsjesmorielje - *Morchella semilibera*Vossenbesbladgast - *Exobasidium vaccinii*Kaasjeskruidroest - *Puccinia malvacearum**Penicillium chrysogenum*Brede aardtong - *Geoglossum cookeianum*Bruine bekerzwam - *Peziza badia*Kernzwamknopje - *Polydesmia pruinosa*

planten aan en kunnen ook saprotroof leven, bijvoorbeeld een buisjeszwam als de dennenmoorder *Heterobasidion annosum* en een plaatjeszwam als de echte honingzwam *Armillaria mellea*. Veel microfungi en enkele macrofungi zijn biotrofe parasieten op dieren, bijvoorbeeld de ascomyceet rupsendoder *Cordyceps militaris*, of op andere schimmels, bijvoorbeeld de kostgangersboleet *Pseudoboletus parasiticus*. Ook zijn er ziekteverwekkende schimmels op mensen, bijvoorbeeld *Candida albicans*. Van de 2624 geanalyseerde macrofungi staan er 84 (4%) bekend als necrotrofe en 29 (1%) als biotrofe parasieten.

De ecologische en economische betekenis van schimmels kan niet worden overschat. Een deel van de soorten wordt als schadelijk ervaren, namelijk indien mensen in het gedrag zijn dan wel voor mensen waardevolle organismen of goederen. De vruchtlichamen van een klein aantal macrofungi, in Nederland een tiental soorten, zijn dodelijk giftig, zoals de groene knolamaniet *Amanita phalloides*. Sommige microschemmels zijn pathogeen voor mensen (bv. *Aspergillus fumigatus* en *Coccidioides*-soorten), andere zijn opportunisten die alleen personen met een verzwakt afweersysteem kunnen infecteren (*Fusarium oxysporum*, *Rhizopus stolonifer*), weer andere produceren gevaarlijke toxines, zoals *Aspergillus flavus* (aflatoxine) en *Fusarium sporotrichoides* (trichothecenen). Houtafbreekende schimmels veroorzaken schade aan houten constructies en gebruiksvoorwerpen. Daarom moet hout in contact met de buitenlucht worden verduurzaamd door verf of andere middelen. De meest beruchte schimmel in gebruikshout is de echte huiszwam *Serpula lacrymans* die in staat is om in enkele jaren vloeren en funderingen te ondermijnen. Parasitaire schimmels kunnen grote economische schade veroorzaken in de land- en bosbouw (ZADOKS 2008). Een voorbeeld is de in Nederland algemene gele roest, die veroorzaakt wordt door *Puccinia striiformis*. Deze wereldwijd verspreide roestzwam tast de bladen aan van granen met op de bovenzijde van het blad lichtgele tot oranje sporenhooptjes. De ziekte kan alleen bestreden worden door gebruik van de modernste rassen of de inzet van bestrijdingsmiddelen. Problematisch is dat de roestschimmel resistentie van de granen snel weet te doorbreken, zodat er steeds weer nieuwe rassen ontwikkeld moeten worden.

De positieve aspecten van schimmels overheersen echter. Ze zijn alomtegenwoordig en terrestrische ecosystemen zijn vanaf het begin van de kolonisatie van het land zonder deze organismen ondenkbaar. Zonder de afbraak van houtbestanddelen en andere complexe organische stoffen door schimmels zouden stofkringlopen spoedig tot stilstand komen (DIGHTON 2007). De wijde verbreiding van mycorrhiza indiceert het belang van deze vorm van symbiose voor de plantengroei. Algemeen wordt aangenomen dat de verovering van het land door de voorlopers van de huidige planten slechts mogelijk was dankzij de symbiose met arbusculaire mycorrhizaschimmels. Parasitaire schimmels spelen een belangrijke rol bij de regulering van populaties van planten en in mindere mate dieren. Daarnaast zijn er specifieke producten die uit schimmels worden geoogst. De bekendste voorbeelden zijn eetbare paddenstoelen die zowel uit natuurlijke ecosystemen als in cultuur kunnen worden verkregen, zoals de gekweekte champignon *Agaricus bisporus*

(gecultiveerd, maar ook gevestigd), oesterzwam *Pleurotus ostreatus* (gecultiveerd, maar ook gevestigd) en hanenkam *Cantharellus cibarius* (nog niet in cultuur). Enkele inheemse plaatjeszwammen ('paddo's') bevatten psychoactieve stoffen en worden als geestverruimend middel gebruikt, bijvoorbeeld het puntig kaalkopje *Psilocybe semilanceata*. Zeer belangrijk is de productie van antibiotica, bijvoorbeeld penicilline uit het deuteromycetengenus *Penicillium*. Voor de bereiding van brood en alcoholische dranken zijn gisten *Saccharomyces* essentieel.

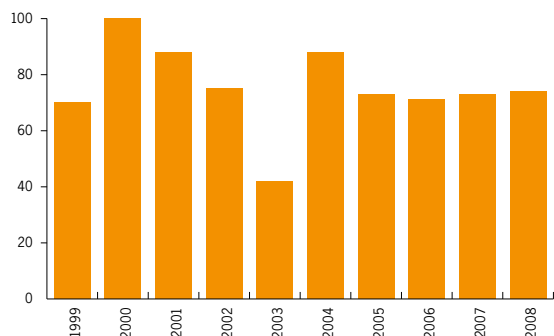
Diversiteit

Wereldwijd zijn er bijna 100.000 soorten beschreven (HAWKSWORTH 2001). Schattingen van het werkelijke aantal soorten kennen een grote onzekerheidsmarge. Vaak wordt het getal genoemd van 1,5 miljoen soorten wereldwijd en de hoogste schatting geeft aan dat er mogelijk tien miljoen soorten bestaan (HAWKSWORTH 2001). In Nederland zijn momenteel ruim 10.300 gevestigde soorten bekend, waarvan ruim 4000 macrofungi, ruim 5350 microfungi en 950 soorten korstmossen, maar dit aantal zal bij intensiever onderzoek nog sterk stijgen, vooral bij de microfungi. Formeel zijn hiervan circa 1200 soorten macrofungi in Nederland nog niet-gevestigd omdat ze pas de laatste tien jaar zijn geregistreerd. Aangenomen mag worden dat meer dan 95% van deze soorten reeds langer aanwezig is, maar dat ze niet eerder zijn opgemerkt. Daarom worden ze in deze bijdrage wel tot de gevestigde soorten gerekend. Onder de gevestigde soorten bevinden zich circa 150 exoten. Op grond van Nederlands materiaal zijn tientallen micro- en macrofungi beschreven. De meeste nieuwe soorten macrofungi zijn beschreven tussen 1970 en 2000 in de plaatjeszwammen (Agaricales), vooral in de genera satijnzwam *Entoloma*, vezelkop *Inocybe*, franjehoed *Psathyrella* en inktzwam *Coprinus*. Een actueel overzicht van deze soorten is niet voorhanden. Er is nooit speciale aandacht besteed aan het behoud van typelocaties. Een deel van de in Nederland beschreven soorten is (nog) niet elders gevonden en dus potentieel endemisch.

Voorkomen

Schimmels zijn alomtegenwoordig in alle ecosystemen, maar schaars in aquatische systemen; daar komen uitsluitend microfungi voor. Over aquatische fungi is in Nederland zeer weinig bekend. De kennis over de verspreiding en diversiteit van terrestrische saprotrofe microfungi is fragmentarisch omdat deze berust op een beperkt aantal isolaten uit vooral landbouwgronden (DOMSCH ET AL. 2007, GAMS 1992). Naar schatting 1000-2000 soorten microfungi zijn plantenpathogenen, waarvan zo'n 100 soorten bodemgebonden zijn en de rest bovengrondse plantendelen aantast. Slechts een klein aantal van deze pathogenen is landbouwkundig van groot belang.

We beperken ons verder tot de macrofungi, die alleen aanwezig zijn in terrestrische ecosystemen. De soortenrijkste gebieden zijn te vinden in het rivierengebied, het Zuid-Limburgse heuvelland en op de hogere zandgronden. Uit sommige kilometerhokken in deze streken zijn meer dan 700 soorten bekend (JALINK 1999). Het soortenaantal wordt echter niet zozeer bepaald door bodemomstandigheden als wel door de aanwezigheid van oude, ongestoorde bossen.

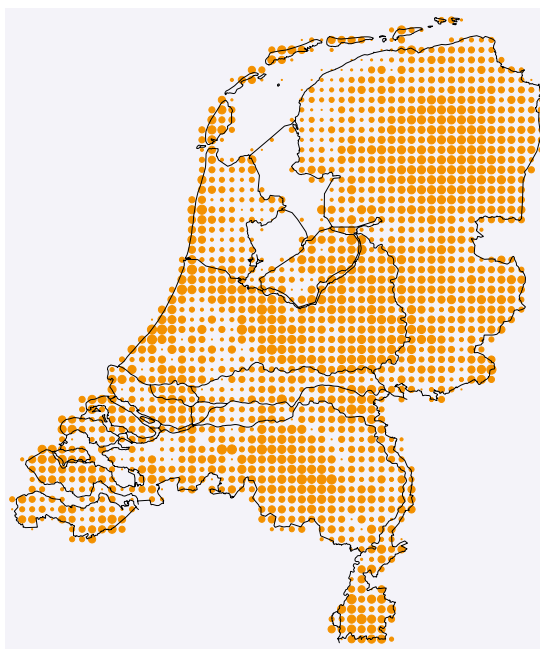


De diversiteit van macrofungi wordt gewoonlijk bepaald op een oppervlakte van 1000 m² omdat individuele mycelia vaak vele vierkante meters groot zijn. Op voedselarme zandgronden worden in naaldbossen gemiddeld 72 soorten macrofungi gevonden op een oppervlakte van 1000 m² en in loofbossen 110 soorten (VEERKAMP 2005). Het rijkst aan soorten zijn oude loofbossen op basenrijke leem met gemiddeld 154 soorten (maximaal 198) per 1000 m². Gemiddeld groeit ongeveer de helft van de soorten op houtige substraten. Ook schrale graslanden kunnen met 50-65 soorten per 500 m² rijk zijn aan soorten macrofungi, voornamelijk saprotrofe soorten op strooisel, humus en op mest van grazers (ARNOLDS 1981). Het aantal soorten macrofungi is gering op voedselrijke, gestoorde bodems, bijvoorbeeld in akkers.

Voor- en achteruitgang van soorten is alleen gedocumenteerd voor macrofungi. Voor de meest recente Rode Lijst zijn 2624 soorten in beschouwing genomen. Daarvan staan er 1619 (62%) op de Rode Lijst, waaronder 171 soorten die sinds 1988 niet meer in Nederland zijn waargenomen en als verdwenen worden beschouwd (ARNOLDS & VEERKAMP 2008). De belangrijkste oorzaak voor de achteruitgang van paddenstoelen is tegenwoordig vermeting, terwijl ook verzuring en verdroging hun tol eisen. Daarnaast hebben veel soorten baat bij specifieke beheersmaatregelen (KEIZER 2003).

Voor de macrofungi is het aantal bekende soorten sinds de standaardlijst uit 1995 (ARNOLDS ET AL. 1995) gestegen van 3488 tot 4745 medio 2008 (digitale standaardlijst Nederlandse Mycologische Vereniging, www.mycologen.nl). De veranderingen voor de belangrijkste taxonomische groepen zijn in de tabel weergegeven. Hierbij zijn de kunstmatige groepen binnen de basidiomyceten nog wel onderscheiden. De toename van het aantal basidiomyceten met 13% wordt veroorzaakt door diverse factoren: intensiever veldonderzoek, opsplitsing van soorten op grond van taxonomische studies en nieuwe vestigingen in Nederland. Waarschijnlijk is de laatste factor het minst van belang. De grote toename van het aantal phragmobasidiomyceten is vooral te danken aan de sterk toegenomen aandacht van veldmycologen voor kleine en onopvallende fungi. Dit verklaart ook de enorme toename van het aantal geregistreerde ascomyceten, waarbij tevens een verschuiving heeft plaatsgehad van de begrenzing van macrofungi naar steeds minder opvallende soorten. Het einde hiervan is nog niet in zicht. Uiteindelijk valt te verwachten dat het aantal ascomyceten het aantal basidiomyceten in Nederland zal overtreffen.

Recente vestigingen door areaaluitbreiding of aanvoer vanuit andere streken zijn slechts voor weinig macrofungi



◀◀ Trenddiagram bospaddenstoelen (macrofungi). Jaarlijkse gemiddelde trend van alle gemeten soorten in het meetnet. Bron: Nederlandse Mycologische Vereniging & CBS.

▶ Aantal waargenomen soorten paddenstoelen per 5x5 km tot en met 2009. Exponentieel geschaald; grootste stip: 833-1663 soorten. Bron: Nederlandse Mycologische Vereniging.

goed gedocumenteerd, bijvoorbeeld voor de spectaculaire inktviszwam *Clathrus archeri* die bij toeval in 1914 vanuit Australië in de Vogezen is ingevoerd, in 1973 ons land heeft bereikt en thans volledig is gevestigd. Ook onder de plantenpathogene microfungi zijn enkele bekende voorbeelden. De veroorzaker van de iepenziekte ('Dutch elm disease'), *Ophiostoma novo-ulmi*, die in Europa tot een massaal afsterven van iepen *Ulmus* heeft geleid, is een bastaard tussen de Aziatische soort *O. himal-ulmi* (ingevoerd omstreeks 1915) en de in Europa en Noord-Amerika voorkomende *O. ulmi*.

Determinatie

Macrofungi: BREITENBACH & KRÄNZLIN 1984-2005. Plaatjeszwammen in wijde zin: BAS ET AL. 1988-2005, KNUDSEN & VESTERHOLT 2008.

Microfungi: ELLIS & ELLIS 1997, 1998. Plaatjesloze vlieszwammen, buikzwammen, trilzwammen: JÜLICH 1984, HANSEN & KNUDSEN 1997. Ascomyceten gerekend tot de macrofungi: HANSEN & KNUDSEN 2000.

Tabel

Veranderingen in bekende aantallen soorten van enkele groepen macrofungi in Nederland tussen 1995 en 2008 (naar ARNOLDS ET AL. 1995 en de interactieve soortenlijst van de Nederlandse Mycologische Vereniging (www.mycologen.nl)).

Taxonomische groep	Aantal soorten Standaardlijst 1995	Aantal soorten met aanvullingen tot 2008	Toename aantal soorten in %
Macrofungi totaal	3488	4745	36
Basidiomycota	2709	3063	13
<i>Agaricales</i>	1985	2207	11
<i>Aphylliphorales</i>	547	638	16
<i>Gasteromyceten</i>	95	96	1
<i>Phragmobasidiomyceten</i>	82	122	49
Ascomycota	779	1682	116