

EEN MACRO-OECOLOGISCH SPECTRUM VAN DE EUROPESE AGARICALES

C. Bas

Joh. Wagenaarlaan 12
Leiden

Al lang had ik het plan eens een overzicht te maken van de verdeling van de grote oecologische groepen (houtbewoners, mycorrhizavormers etc.) over de families van de Agaricales en over de Agaricales als geheel. Niet dat ik daar spektakulaire konklusies uit hoopte te kunnen trekken, maar gewoon om eens te weten hoe hoog b.v. het percentage houtbewoners is en hoe het zit met de voorkeur voor loof- of naaldhout, etc.

Het enige boek dat enigermate geschikt is om de hiervoor nodige gegevens uit te putten is "Die Röhrlinge und Blätterpilze" van Moser (3e druk, 1967), daar het gros van de Europese soorten hierin is opgenomen en op vergelijkbare wijze is behandeld. Nu weet ik wel, dat de standplaats-gegevens van Moser niet altijd even nauwkeurig zijn. Zo staan er bijvoorbeeld nogal wat soorten in vermeld voor naaldbos die bij ons ook in loofbos groeien, e.d. Moser's boekje is echter voor dit doel het beste wat er is, en in die gevallen waar ik uit ervaring wist dat de standplaats-opgaven onjuist waren, heb ik korrekties toegepast. Bovendien heb ik in een aantal gevallen waar Moser minder duidelijk is, Singer's "The Agaricales..." (3e druk; 1975) geraadpleegd.

Voor de indeling in families heb ik in grote lijnen Moser (en daarmee Singer) gevolgd, alleen zijn de Strobilomycetaceae, de Paxillaceae en de Gomphidiaceae gemakshalve bij de Boletaceae getrokken en heten Moser's Polyporaceae bij mij Pleurotaceae, daar ik *Polyporus* s.s. buiten beschouwing heb gelaten. De *Cyphella*-achtigen die door Singer als gereduceerde plaatjeszwammen in de Agaricales zijn opgenomen, heb ik eveneens niet meegeteld.

Het skala van oecologische groepen waar ik mee begon, was te groot. Aanvankelijk werd bijvoorbeeld onderscheid gemaakt tussen humus- en strooiselbewoners en tussen bewoners van stammen en dik hout enerzijds en twijgen anderzijds. Dit onderscheid bleek echter te subtiel. De humusbewoners werden later bij de algemene bodbewoners geteld ("Terrestrisch-Onbepaald" in de tabel) en achteraf gezien kan de groep strooiselbewoners daar ook beter bij gevoegd worden. De twee groepen houtbewoners werden samengetrokken.

Ook nu nog is het nodig, de percentages in de tabellen met

enige reserve te bezien. De beslissing in welke oecologische groep een soort thuishoort is soms zeer arbitrair. Een soort die bijvoorbeeld doorgaans op hout voorkomt maar ook wel eens op de bodem, is als houtbewoner genoteerd; een soort die even vaak op hout als op de grond voorkomt, is in de groep "Onbepaald substraat" opgenomen. De grenzen tussen deze gevallen zijn echter niet scherp.

Voor houtbewoners, strooiselbewoners etc. is ook genoteerd of zij een voorkeur voor naaldhout of loofhout hebben (N, respectievelijk L). Soorten die onder of op beide voorkomen en soorten waarvan nadere gegevens ontbreken, zijn onder "O" genoteerd. Achteraf gezien hadden die twee groepen beter apart gehouden kunnen worden, daar het voorkomen onder of op loof- en naaldhout of beide, een belangrijk gegeven is, dat nu versluierd wordt.

De groep graslandbewoners ("Gras" in de tabel) is kleiner dan men zou verwachten. Dit komt doordat voor vrij veel grasland-fungi (bijv. *Mycena*'s, *Melanoleuca*'s, enz.) ook het voorkomen langs boswegen en in grazige bossen wordt opgegeven.

In de tabel zijn percentages onder de 20 op halve procenten afgerond, boven de 20 op hele procenten. Men komt daardoor, als men de percentages per familie optelt, niet steeds op 100% uit. Vooral bij kleine families zijn de lage percentages van weinig betekenis. Om enig idee hiervan te hebben, is onder de familienaam het globaal aantal soorten van die familie opgegeven.

Kommentaar op de tabel

Van de Agaricales in Europa is bijna de helft (43%) mycorrhizavormend. Dit is hoger dan ik verwachtte. Dat dit percentage zo hoog ligt komt vooral doordat 86% van de soorten van de grootste familie, de Cortinariaceae, en globaal gesproken alle soorten van de middelgrote familie van de Russulaceae mycorrhizavormers zijn. Loofhout en naaldhout zijn even geliefd (14 en 15%).

Het aantal houtbewoners ligt lager dan ik gedacht had, n.l. 11.5%, en hierbij is de voorkeur voor loofhout bijna 3x zo groot als voor naaldhout.

Opvallend vind ik, dat de bewoners van speciale substraten (kruiden, mest, brandplekken enz.) geen van alle boven de 1.5% komen, behalve de mosbewoners, die 3% halen. Voor de laatste groep heb ik nog onderscheid gemaakt tussen *Sphagnum* en andere mossen, en de verhouding daar tussen is ongeveer één op twee.

Tabel I
Verdeling Europese Agaricales over oecologische groepen
(in procenten)

(aantal soorten →)		Agaricales (± 2550)	Boletac.c.s. (± 90)	Pleurotac. (± 30)	Hygrophorac. (± 130)	Tricholomatac. (± 590)	Rhodophyllac. (± 140)	Amanitac. (± 110)
Terr.	Bodem	$\begin{bmatrix} L & 3 \\ N & 4 \\ O & 17.5 \end{bmatrix}$ 25	$\begin{bmatrix} - \\ 1 \\ 2 \end{bmatrix}$ 3.5		$\begin{bmatrix} 1.5 \\ 1 \\ 16.5 \end{bmatrix}$ 19	$\begin{bmatrix} 3.5 \\ 11 \\ 27 \end{bmatrix}$ 42	$\begin{bmatrix} 12 \\ 4 \\ 46 \end{bmatrix}$ 62	$\begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ 13 \end{bmatrix}$ 15
	Gras	5.5	1		45	4	23	2
	Myc.	$\begin{bmatrix} L & 14 \\ N & 15 \\ O & 14 \end{bmatrix}$ 43	$\begin{bmatrix} 31 \\ 30 \\ 24 \end{bmatrix}$ 86		$\begin{bmatrix} 9 \\ 13 \\ 14 \end{bmatrix}$ 36	$\begin{bmatrix} 2.5 \\ 4.5 \\ 3 \end{bmatrix}$ 10		$\begin{bmatrix} 10 \\ 4 \\ 15 \end{bmatrix}$ 29
	Str.	$\begin{bmatrix} L & 2 \\ N & 1 \\ O & 1.5 \end{bmatrix}$ 4.5				$\begin{bmatrix} 5 \\ 4 \\ 3.5 \end{bmatrix}$ 12.5	$\begin{bmatrix} 1.5 \\ - \\ - \end{bmatrix}$ 1.5	
	Hout	$\begin{bmatrix} L & 5.5 \\ N & 2 \\ O & 4 \end{bmatrix}$ 11.5	$\begin{bmatrix} 1.0 \\ 4.5 \\ 2 \end{bmatrix}$ 8	$\begin{bmatrix} 50 \\ 10 \\ 30 \end{bmatrix}$ 90		$\begin{bmatrix} 8 \\ 2.5 \\ 6.5 \end{bmatrix}$ 17	$\begin{bmatrix} 2 \\ 1 \\ 2 \end{bmatrix}$ 5	$\begin{bmatrix} 24 \\ 4 \\ 24 \end{bmatrix}$ 52
	Kruiden	1.5		6		4.5		
	Mos	3				2.5	7.5	
	Kegels	0.5				1		
	Mest	1.5				0.5		
	Brandpl.	1		3		1		
	Fungi	0.5	1			0.5	1	1
88	Onbep.	3				6		

Tabel I
(vervolg)

(aantal soorten →)		<u>Agaricaceae</u> (± 140)	<u>Coprinaceae</u> (± 170)	<u>Bolbitiaceae</u> (± 60)	<u>Strophariac.</u> (± 70)	<u>Cortinariac.</u> (± 780)	<u>Crepidotac.</u> (± 35)	<u>Russulaceae</u> (± 200)
Terr.	Bodem	$\begin{bmatrix} L & 11 \\ N & 14.5 \\ O & 65 \end{bmatrix}$ 90	$\begin{bmatrix} 6.5 \\ - \\ 22 \end{bmatrix}$ 28	$\begin{bmatrix} 13 \\ - \\ 45 \end{bmatrix}$ 58	$\begin{bmatrix} 1.5 \\ 2.5 \\ 10 \end{bmatrix}$ 14	$\begin{bmatrix} 0.5 \\ 1 \\ 1.5 \end{bmatrix}$ 3	$\begin{bmatrix} - \\ - \\ 6 \end{bmatrix}$ 6	
	Gras	6.5	4.5	23	6.5	0.5		
	Myc.	$\begin{bmatrix} L \\ N \\ O \end{bmatrix}$				$\begin{bmatrix} 26 \\ 33 \\ 27 \end{bmatrix}$ 86		$\begin{bmatrix} 38 \\ 26 \\ 36 \end{bmatrix}$ 100
	Str.	$\begin{bmatrix} L & - \\ N & - \\ O & 2 \end{bmatrix}$ 2	$\begin{bmatrix} 2 \\ - \\ 2.5 \end{bmatrix}$ 4.5		$\begin{bmatrix} 1.5 \\ 1.5 \\ 6.5 \end{bmatrix}$ 9.5	$\begin{bmatrix} 1 \\ 0.5 \\ - \end{bmatrix}$ 1.5	$\begin{bmatrix} 6 \\ - \\ 11 \end{bmatrix}$ 17	
Hout		$\begin{bmatrix} L \\ N \\ O \end{bmatrix}$	$\begin{bmatrix} 10 \\ 2 \\ 10.5 \end{bmatrix}$ 22	$\begin{bmatrix} 3 \\ - \\ 1.5 \end{bmatrix}$ 5	$\begin{bmatrix} 22 \\ 20 \\ 13 \end{bmatrix}$ 55	$\begin{bmatrix} 1.5 \\ 2 \\ 1 \end{bmatrix}$ 4.5	$\begin{bmatrix} 33 \\ 3 \\ 16 \end{bmatrix}$ 52	
Kruiden			5			0.5	6	
Mos			0.5		7	2.5	8	
Kegels								
Mest			16	7	4			
Brandpl.			3	3	1.5	1		
Fungi								
Onbep.			15	5	4	1	11	

Tabel II

	Bodem	Grasl.	Mycorr.	Str.	Hout	Rest
Agaricales	25%	5.5	<u>43</u>	4.5	11.5	9
Tricholomataceae	<u>42</u>	4	<u>10</u>	12.5	17	16
Coprinaceae	28	4.5	--	4.5	22	40
Russulaceae	--	--	100	--	--	--
Agaricaceae	<u>90</u>	6.5	--	2	--	--
Pleurotaceae	--	--	--	--	<u>90</u>	9
Cortinariaceae	3	0.5	<u>86</u>	1.5	<u>4.5</u>	5
Boletaceae c.s.	3.5	1	<u>86</u>	--	8	1
Rhodophyllaceae	<u>62</u>	23	--	1.5	5	8.5
Bolbitiaceae	<u>58</u>	23	--	--	5	15
Strophariaceae	14	6.5	--	9.5	<u>55</u>	16.5
Crepidotaceae	6	--	--	17	<u>52</u>	25
Amanitaceae	15	2	<u>29</u>	--	<u>52</u>	1
Hygrophoraceae	19	<u>45</u>	<u>36</u>	--	--	--

Als we eens naar de mate van oecologische specialisatie van de families van de Agaricales kijken (Tabel II), zien we dat alleen de op één na grootste familie, de Tricholomataceae, een redelijke spreiding over alle oecologische groepen vertoont. Het zwaartepunt ligt met 42% bij de saprophytische niet-grasland-bodembewoners (het minst "speciale" substraat?). De grootste spreiding vertonen vervolgens de Strophariaceae en de Rhodophyllaceae, maar als we als criterium voor specialisatie nemen dat meer dan 50% van de familie tot één oecologisch type behoort, dan moeten deze twee families als gespecialiseerd worden beschouwd (zie verderop).

Overigens past voor mij het oecologisch beeld van de Tricholomataceae mooi bij het taxonomische beeld van deze familie, die als geheel zeer divers is, maar weinig hoog ontwikkeld lijkt en misschien de basisgroep van de Agaricales is van waaruit de (meeste?) andere families zich ontwikkeld hebben.

Een tweede familie die niet als gespecialiseerd kan worden beschouwd en tevens een grote spreiding over de oecologische groepen vertoont, is verrassenderwijs die van de Coprinaceae (*Coprinus*, *Psathyrella*, *Panaeolus*, etc.). Een "negatieve specialisatie" van deze familie is echter het ontbreken van mycorrhizavormers. Als positieve specialisatie mag ondanks het lage getal (16%) het aandeel mestbewoners in deze familie worden genoemd,

daar deze oecologische groep binnen de Agaricales gemiddeld zeer klein is (1.5%) en de Coprinaceae daarvan verreweg het grootste percentage heeft (Bolbitiaceae 7%, Strophariaceae 4%, etc.). Wat verrassend is ook het grote aantal houtbewoners in de Coprinaceae (22%), een familie waarbij we toch vooral aan mestbewoners denken. Dat het percentage "Onbepaald" bij deze familie zo hoog is, komt doordat tal van soorten zowel op mest als op de bodem of zowel op hout als op de bodem voorkomen.

Als we, zoals reeds voorgesteld, een familie als gespecialiseerd beschouwen als meer dan 50% van haar soorten in één oecologische groep thuishoren, dan vallen 9 van de 13 families in die categorie.

In tabel II zijn de voornaamste gegevens uit tabel I wat overzichtelijker samengevat en zijn de families volgend op de Coprinaceae gerangschikt naar sterkte van de specialisatie.

Het is wat verrassend in de lijst van gespecialiseerde families de Agaricaceae (*Agaricus*, *Lepiota*, etc.) op de tweede plaats aan te treffen. Deze zeker niet zeer primitieve familie preferert in sterke mate een levenswijze (saprophytisch niet-graslandbodembewonend) die men geneigd zou kunnen zijn als weinig specialistisch te beschouwen. Het enorme succes van deze familie in de tropen en subtropen toont echter aan, dat deze specialisatie biologisch van grote betekenis is.

Het zou te veel ruimte vragen om alle aspecten van de hier geproduceerde tabellen te bespreken. Ik zal volstaan met enkele opvallende punten eruit te lichten. De lezer houdt zodoende ook nog wat ruimte voor eigen filosofietjes.

Er zijn twee families, n.l. de Amanitaceae en de Hygrophoraceae, die geen of nauwelijks enige specialisatie in bovengenoemde zin vertonen, maar waarbij we gezien het oecologisch spektrum van twee kleinere specialisaties kunnen spreken, daar twee oecologische groepen meer dan 1/3 van de soorten omvatten.

Bij de Amanitaceae worden deze groepen gevormd door de houtbewoners (47%) en de mycorrhiza-vormers (36%). * Nu bevatten Moser's Amanitaceae ook de roze-sporige genera *Pluteus* en *Volvariella*, die vooral veel houtbewoners omvatten. Op morphologische gronden heeft Singer (1975) deze genera, m.i. terecht, ondergebracht in de afgesplitste familie der Pluteaceae. Na deze splitsing worden zowel de Amanitaceae als de Pluteaceae sterk gespecialiseerde families.

Bij de Hygrophoraceae zijn de belangrijkste oecologische groepen de graslandbewoners (45%) en de mycorrhiza-vormers (36%).

* Achteraf bleek er een fout ingeslopen te zijn; 47 wordt 52 en 36 wordt 29. Dit doet aan het betoog echter niet veel af.

Hier zijn mij geen pogingen bekend de familie te splitsen. Persoonlijk vind ik de afgrenzing van de Hygrophoraceae ten opzichte van de Tricholomataceae zeer zwak en ben ik geneigd die twee families samen te voegen. In dat geval zou door versterking van het mycorrhiza-element het oecologisch spektrum van de Tricholomataceae nog meer gaan lijken op dat van de Agaricales in totaal.

Tabel III

Grondbewoners (saprophytische, niet-grasland)

Agaricaceae	90%	(voorkeur L 11%	, N 14.5%)
Rhodophyllaceae	62	(" L 12	, N 4)
Bolbitiaceae	58	(" L 13	, N —)
Tricholomataceae	42	(" L 3.5	, N 11)

Graslandbewoners

Hygrophoraceae	45%
Rhodophyllaceae	23
Bolbitiaceae	23

Mycorrhiza-vormers

Russulaceae	100%	(voorkeur L 38%	, N 26%)
Boletaceae c.s.	86	(" L 31	, N 30)
Cortinariaceae	86	(" L 26	, N 33)
Hygrophoraceae	36	(" L 9	, N 13)
Amanitaceae	29	(" L 10	, N 4)

Houtbewoners

Pleurotaceae	90%	(voorkeur L 50%	, N 10%)
Strophariaceae	55	(" L 22	, N 20)
Amanitaceae	52	(" L 24	, N 4)
Crepidotaceae	52	(" L 33	, N 3)
Coprinaceae	22	(" L 10	, N 2)
Tricholomataceae	17	(" L 8	, N 2.5)

Mestbewoners

Coprinaceae	16%
Bolbitiaceae	7
Strophariaceae	4

In tabel III heb ik nog eens voor enkele oecologische groepen de families gerangschikt naar aflopend percentage vertegenwoordigers van die groep. Tevens zijn hier bij de in aanmerking

komende groepen de percentages van de soorten met een voorkeur voor loofhout respektievelijk naaldhout aangegeven. Bij de laatste gegevens is opvallend, dat bij de houtbewoners bij alle genoemde families loofhout duidelijk tot zeer duidelijk favoriet is, behalve bij de Strophariaceae waar die voorkeur maar zeer zwak is.

Bij de mycorrhiza-vormers is dat verschil veel kleiner. Bij de Russulaceae en de Amanitaceae is loofhout aantrekkelijker, maar bij de Cortinariaceae en de Hygrophoraceae is naaldhout meer in tel. Bij de boleet-achtigen is er geen overwegende voorkeur.

Door anderen is er al eens op gewezen, dat binnen de boleten het interessante verschijnsel zich voordoet dat de op morfologische gronden primitief geachte boleten (bijvoorbeeld *Suillus*) een zeer duidelijke voorkeur hebben voor naaldhout en de hoger ontwikkelde boleten (bijvoorbeeld *Boletus* en *Leccinum*) voor loofhout. Dit wordt wel in verband gebracht met het feit, dat de coniferen als zeer oude groep worden beschouwd.

Hier wil ik het verder bij laten. Wie nog eens dieper in deze zaak wil duiken, kan de oorspronkelijke lijsten waarin de meeste gegevens per genus gescheiden zijn, in bruikleen krijgen.
