

SPORENAFWORP IN BASIDIOMYCETEN: HOE WERKT DAT ?

Nico Dam, Abersland 10-26, 6605 MB Wijchen

A review of the theories proposed during the last century to explain the active discharge of basidiospores is presented. The merits of each theory are judged against morphological and dynamical criteria. Morphological criteria comprise the morphological features characteristic for basidiospores, such as apiculus, suprahilar depression and suprahilar plage. Dynamical criteria concern the observed processes preceding actual spore discharge, notably the formation of Buller's drop at the apiculus. Only the theory invoking the liberation of surface energy when Buller's drop touches and subsequently flows out over the spore is found to be consistent with all known features concerning basidiospore discharge.

Inleiding

In de beginjaren van de microscopie verkeerden de mycologen nog in de veronderstelling dat de sporen van alle paddestoelen (inclusief diegene die we tegenwoordig Basidiomyceten noemen) in asci gevormd werden (zie Ainsworth, 1976: 64-77). De weerlegging van deze misvatting door de ontdekking van het basidium wordt algemeen toegeschreven aan Leveillé (1837) en veertig jaar later vermeldt Brefeld dat, evenals ascosporen, ook basidiosporen¹ actief afgeworpen worden (Brefeld, 1877: 65-66). De eerste uitgebreide onderzoeken naar het bij Basidiomyceten werkzame mechanisme van sporenafworp komen waarschijnlijk voor rekening van Buller (1909). Sindsdien zijn er verschillende theorieën betreffende dit mechanisme geopperd en vooral in de laatste tien jaar is er aanzienlijke vooruitgang geboekt. Niettemin is het probleem tot op heden nog niet tot in alle details opgehelderd.

In dit verhaal wil ik de verschillende in de loop der tijd geopperde theorieën de revue laten passeren en hun zwakke en sterke punten kort bediscussiëren. Op de meest veelbelovende kandidaat, die ik de oppervlaktespanning-theorie zal noemen, zal uitgebreider ingegaan worden. Deze theorie is in het afgelopen decennium door vooral het werk van Webster en medewerkers goed onderbouwd. De huidige stand van zaken is samengevat in een zeer aanbevelenswaardig artikel van Webster en Chien (1990).

Waarnemingen aan de sporenafworp

De basis voor het huidige begrip van het werkzame mechanisme van sporenafworp in Basidiomyceten is gelegd door experimentele waarnemingen. Deze waarne-

¹Bij Gasteromyceten worden de basidiosporen niet actief afgeworpen. In dit verhaal zal ik onder een Basidiomyceet steeds uitsluitend diegenen met actief afgeworpen basidiosporen (ballistosporen) verstaan.

mingen betreffen zowel de morfologische kenmerken van sporen en basidiën, als de dynamische processen die aan de feitelijke sporenafwerp voorafgaan.

Basidiosporen vertonen een grote variatie aan vorm, grootte en ornamentatie, maar bezitten ook een aantal gemeenschappelijke kenmerken. Een basidiospore zit asymmetrisch op de punt van een sterigme met een naar de as van het basidium wijzende, uitstekende apiculus. Ze is vaak asymmetrisch gevormd, met een bollere abaxiale dan adaxiale zijde, er kan een suprahilaire depressie aanwezig zijn en bij geornamenteerde sporen eventueel een plage (zie bijv. *Flora agaricina neerlandica* 1, fig. 32). Aangezien deze kenmerken her-en-der bij overigens niet nauw verwante Basidiomyceten voorkomen, mogen we verwachten dat ze iets te maken hebben met wat al die fungi gemeen hebben: hun manier van sporenafwerp.

Om een idee te krijgen van de dynamische processen die aan de feitelijke sporenafwerp voorafgaan, is het nuttig om een specifiek voorbeeld te bekijken, en wel *Itersonilia perplexans*. Dit is een Heterobasidiomycete die de laatste jaren veel gebruikt is in onderzoek naar het mechanisme van sporenafwerp (Ingold, 1991). Deze soort is populair geworden doordat ze makkelijk en snel te kweken is in het laboratorium, grote sporen heeft en de processen die aan de feitelijke sporenafwerp voorafgaan relatief traag verlopen. Waarnemingen aan de sporenafwerp in *I. perplexans* geven het volgende beeld, karakteristiek voor alle Basidiomyceten, al kunnen de details verschillen (Webster & al., 1984a; zie fig. 1).

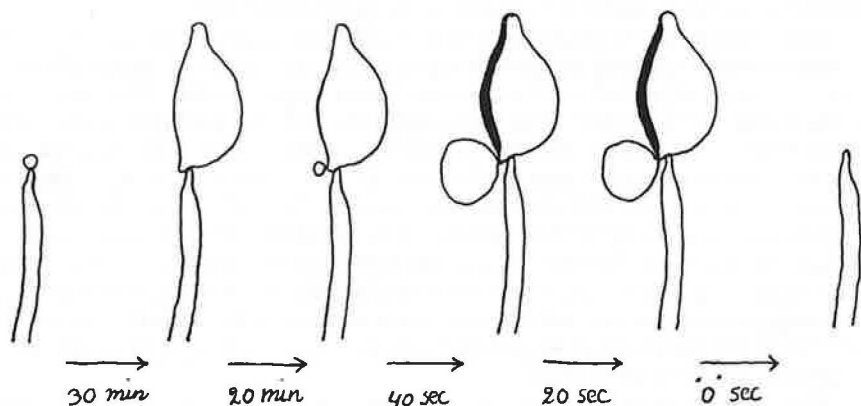


Fig. 1. Sporenafwerp in *Itersonilia perplexans*.

De vorming van de spore neemt ongeveer 30 minuten in beslag en wordt gevolgd door een iets kortere periode van (althans uiterlijke) rust. Plotseling verschijnt er dan een druppeltje aan de apiculus, dat in ongeveer 40 seconden groeit tot het eenzelfde diameter als de spore heeft. Vaak, maar mogelijk niet altijd, verschijnt er tegelijkertijd ook een vloeistoflaagje op de adaxiale zijde van de spore. Als de druppel aan de apiculus ("Bullers druppel") haar maximale grootte bereikt heeft, lijkt er weer zo'n 15-20 seconden niets te gebeuren. Dan zijn spore en druppels plotseling uit het microscoopbeeld verdwenen, te snel voor het oog om

te volgen. Het sterigme is niet van vorm of oriëntatie veranderd. Hoewel de vorming van Bullers druppel niet altijd door sporenafworp wordt gevolgd, wordt sporenafworp altijd voorafgegaan door de vorming van Bullers druppel. Wanneer, bijvoorbeeld door verlaging van de luchtvochtigheid, Bullers druppel niet meer wordt gevormd, wordt ook de spore niet afgeworpen. Afworp van basidiosporen komt eveneens tot stilstand wanneer het hymenium door water bedekt raakt.

Zowel de karakteristieke morfologie van basidiosporen als de zojuist geschetste dynamische processen moeten in beschouwing worden genomen om het mechanisme van sporenafworp overtuigend te verklaren. Het zal blijken dat veel van de hieronder te bespreken theorieën hierin te kort schieten, vooral waar het de rol van Bullers druppel betreft.

Het basidium als waterpistool

Ongetwijfeld gebaseerd op het bij (unitunicate) Ascomyceten werkzame mechanisme, werd door de eerste onderzoekers van de sporenafworp bij Basidiomyceten verondersteld dat ook hier de sporen door een straal celsap weggeschoten zouden worden (Brefeld, 1877, l.c.). Het basidium werd als een door inwendige druk onder spanning staande cel met elastische wanden gezien. Rijpe sporen zouden op de zwakste plek, de top van het sterigme, van het basidium afbreken, waarna de onder druk staande celinhoud van het basidium met kracht uit het aldus ontstane gat in het sterigme zou spuiten en de spore wegschieten.

Tegen een dergelijk mechanisme is een hele serie argumenten aan te voeren. Na sporenafworp zijn basidium noch sterigme van vorm veranderd, hoewel dat door verlies van inwendige druk toch wel verwacht zou mogen worden. Ook werpt een basidium zijn sporen vrijwel nooit gelijktijdig af. Wil het waterpistool voor alle sporen werken, dan zou er dus een aansluitend proces werkzaam moeten zijn dat, na afworp van één spore, tegen de druk van het naar buiten spuitende celsap in, het lek in de top van het sterigme weer snel dicht, zodat er voldoende druk overblijft om ook de resterende sporen af te schieten. Een dergelijk proces is moeilijk voorstelbaar. Verder wordt sporenafworp bij Basidiomyceten totaal belemmerd als het hymenium met water wordt bedekt. De "levendigheid" van verse microscoppreparaatjes van het hymenium van een rijpe Discomyceet, veroorzaakt door het rustig voortgaande wegschieten van de inhoud van rijpe asci, zult u bij Basidiomyceten niet tegenkomen.

Het waterpistoolmechanisme als verklaring voor sporenafworp wordt tegenwoordig vrijwel niet meer in beschouwing genomen.

Springveermechanisme

Ook Buller (1909) verwierp het waterpistoolmechanisme omdat het in tegenspraak was met de waarnemingen. Zijn theorie, die hij later overigens weer introk (Buller, 1922), was gebaseerd op het mechanisme dat in de Entomophthoraceae (parasitaire schimmels op insecten) voor de afstoting van conidiën zorgt. Volgens deze theorie zouden de rijpe spore en haar sterigme door een dubbele, elastische wand van elkaar gescheiden zijn (fig. 2a). Door de inwendige druk in zowel

basidium als spore zijn deze wanden stijf tegen elkaar aangepast, maar zolang de buitenwand nog intact is, blijft de spore op het sterigme zitten. Uiteindelijk scheurt de buitenwand en de interne druk doet de twee binnenwanden tegen elkaar in naar buiten puilen waardoor de spore wordt weggeschoten (fig. 2b).

Evenals de vorige theorie kent ook deze geen enkele rol toe aan Bullers druppel en de karakteristieke sporenmorfologie. Evenmin verklaart ze waarom sporenafwerp stopt zodra het hymenium met water bedekt raakt. Ook deze theorie moet dus als onbevredigend terzijde worden geschoven.

Sporen schudden

Eén van de manieren waarop de conidiën bij Hyphomyceten afgeworpen worden is dat een langsstrijkende windvlaag, of veranderingen in bijvoorbeeld de luchtvochtigheid, bruuske bewegingen van de conidiëndragers veroorzaken, waardoor de er aan vastzittende conidiën er als het ware af worden geschud. Het is enkele malen geopperd dat een dergelijk mechanisme ook voor afwerp van basidiosporen verantwoordelijk zou kunnen zijn (Buller, 1922; Locquin, 1948).

Sterigmen zijn er in soorten en maten, en kunnen opvallend robuust zijn. De vraag rijst dan waardoor de noodzakelijke schudbeweging van zo'n sterigme veroorzaakt zou moeten worden. Anders dan bij Hyphomyceten is de lucht tussen de lamellen of in de buisjes van een "typische paddestoel" uitgesproken rustig. Die rust is functioneel. Turbulentie zou weliswaar het afschudden van de sporen bevorderen, maar zou tegelijkertijd verhinderen dat de sporen in de vrije atmosfeer terecht komen. Immers, in de kleine tussenruimte tussen twee lamellen zou iedere luchtbeweging een vallende spore op het hymenium terecht doen komen, waar ze zou blijven kleven. Bij geëxponeerd groeiende Corticiaceae zou het afschudmechanisme eventueel wel kunnen werken, maar hier vinden we hetzelfde type basidium als bij lamellen- of buisjesvormende Basidiomyceten. Het lijkt me niet redelijk te veronderstellen dat het functioneren van een in alle Basidiomyceten fundamenteel identiek basidium af zou hangen van de opbouw van het hele hymenium, waarvan de karakteristieke dimensies een factor duizend groter zijn dan die van het basidium.

Afgezien daarvan wordt, opnieuw, geen enkele rol toebedacht aan Bullers druppel, noch aan de sporenmorfologie. Het is dan ook onwaarschijnlijk dat deze theorie de correcte verklaring voor sporenafwerp geeft.

Gasbel-theorie

In het tweede deel van zijn "Researches on Fungi" toont Buller (1922) aan dat de druppel die vlak voor de sporenafwerp aan de apiculus verschijnt, inderdaad een vloeistofdruppel is en geen gasbel. Zijn methode was simpel, maar doeltreffend (zie fig. 3a). Een dekglasje wordt een fractie van een millimeter boven een plat neergelegd lamelfragment gebracht. Met het microscoop wordt dan een basidium met zo rijp mogelijke sporen uitgezocht, en dit basidium wordt continu geobserveerd. Zodra de druppel aan de apiculus van één der sporen verschijnt, wordt snel gefocussieerd op de onderkant van het dekglasje. Hierop kan men dan na enige seconden de spore geschoten zien worden, omringd door een plasje vloeistof.

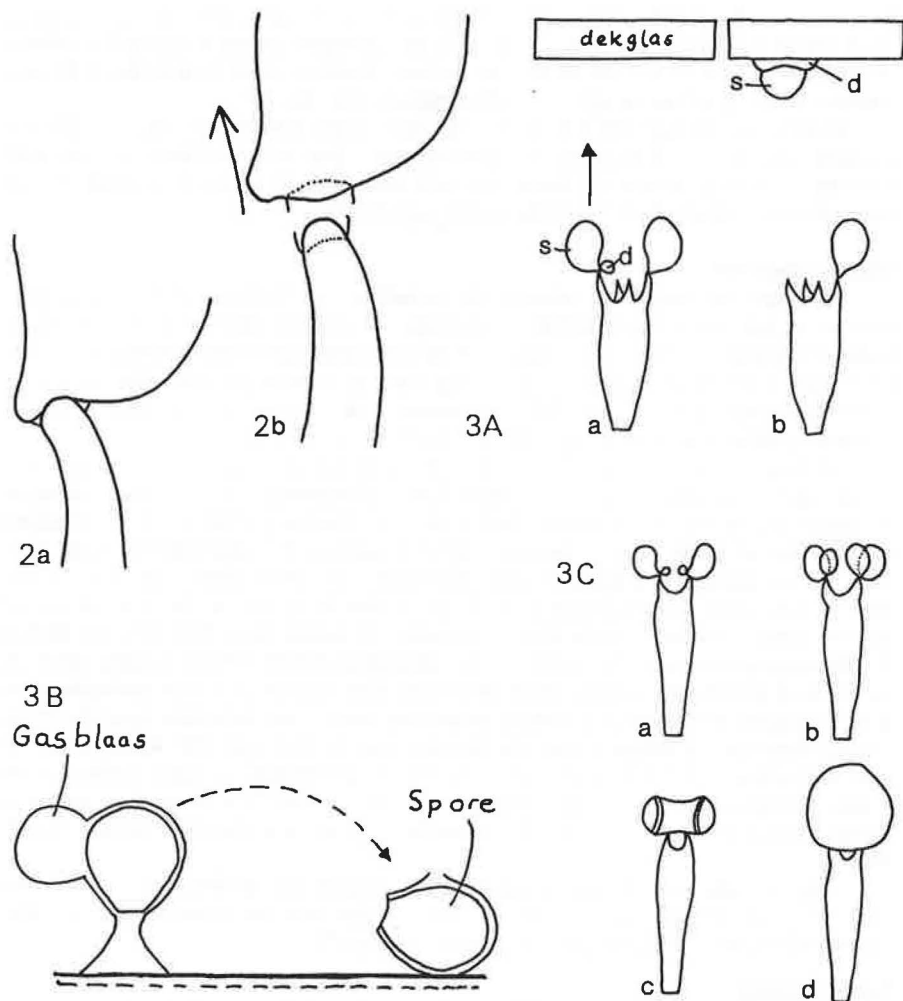


Fig. 2. Het springveer-mechanisme. Spore en sterigme zijn van elkaar gescheiden door een septum met dubbele wand; door de interne druk zijn die twee wanden stijf tegen elkaar aangeperst (a). Als de buitenwand scheurt pullen de wanden van het septum tegen elkaar aan naar buiten, waardoor de spore wordt weggeschoten (b).

Fig. 3. A. Bullers methode voor het aantonen van het vloeistof karakter van de druppel aan de apiculus (naar Buller (1922)); B. Sporenafwerp in *Schizoplasmodium cavostelioides* (naar Ingold (1979)); C. Abnormaal groot wordende druppels kunnen de sporen totaal omhullen (naar Buller (1922)).

Ondanks dit overtuigende bewijs omtrent de aard van wat later "Bullers druppel" genoemd zou worden, werd in 1964 door L.S. Olive toch een theorie geopperd die er van uitging dat Bullers druppel in feite een gasbel zou zijn (Olive, 1964). De nieuwe theorie was geïnspireerd op de ontdekking van een analoog mechanisme in een minuscule Slijmzwam, *Schizoplasmodium cavostelioides* (fig. 3b). Deze soort vormt sporen ieder op een eigen, korte steel. Bij rijpheid ontstaat een gasbel tussen de twee buitenste lagen van de sporewand. Deze bel groeit gedurende enige tijd en uiteindelijk barst hij. Die miniatuur-explosie breekt de spore los van haar steel en slingert haar enige tientallen μm ver weg. Wanneer dit proces in water (!) bekeken wordt, zie je gasbelletjes opstijgen na de explosie van de bel, hetgeen aantoonde dat de inhoud van de bel inderdaad gasvormig is.

Voor Basidiomyceten kan Olive echter niet een dergelijk overtuigend bewijs overleggen, en hij poneert simpelweg dat de inhoud van Bullers druppel gasvormig zou zijn (Olive, 1964). De hierboven beschreven experimenten van Buller worden als onbeduidende toevalstreffers afgedaan ("tenuous circumstantial evidence"). Niettemin kunnen alle vervolgens door Olive als bewijs voor de gasbel aangevoerde waarnemingen eenvoudiger verklaard worden door aan te nemen dat Bullers druppel wel degelijk een druppel is. Dit geldt met name voor het ook al door Buller waargenomen verschijnsel van abnormaal groot wordende druppels. Buller (1922) beschrijft een waarneming aan (waarschijnlijk) *Agaricus bisporus*, waarbij de druppels aan de twee sporen op een basidium zo hard groeiden dat ze contact maakten, in elkaar overvloeiden en vervolgens ook de sporen geheel omhulden (fig. 3c). Uiteindelijk stroomde de druppel langs de sterigmen omlaag op het hymenium. Helaas vermeldt Buller niet of de twee sporen daarna nog steeds op de sterigmen zaten, maar desondanks is deze waarneming moeilijk te verklaren met de gasbeltheorie.

Elektrisch geladen sporen

Sporenvorming en -afworp zijn dynamische processen, waarbij vele verschillende stoffen betrokken zijn (bijv. celwand, celplasma, de substantie van Bullers druppel). Ieder contact of wrijving tussen substanties van verschillende elektronen-affiniteit gaat met ladingsoverdracht gepaard. Dit is er bijvoorbeeld de oorzaak van dat, wanneer u op een droge winterdag uit de auto stapt en het portier aanraakt, dit wel eens een vonk op kan leveren. Het is dan ook beslist niet onredelijk om aan te nemen dat zowel spore als sterigme elektrisch geladen zijn en dat er een elektrostatistische interactie tussen beiden bestaat. Het ondubbelzinnig experimenteel aantonen van zo'n interactie is moeilijk. Weliswaar is verscheidene malen aangetoond dat afgeworpen sporen elektrisch geladen zijn (Gregory, 1957; Swinbank & al., 1964; Webster & al., 1988), maar het kan niet uitgesloten worden dat deze lading opgedaan is door wrijving met lucht gedurende de val.

De mogelijkheid dat elektrische lading een rol bij de sporenafworp zou kunnen spelen werd al geopperd door Savile (1965). De meest uitgebreide experimenten hierover zijn verricht door Leach (1976). Door in een geklimatiseerde experimenteerkamer elektroden te monteren op met *Drechslera turcica* geïnfecteerde maisbla-

deren, kon hij duidelijk aantonen dat door externe factoren veroorzaakte sporulering (conidiën, geen basidiosporen) voorafgegaan wordt door significante veranderingen in het voltage op de bladeren. Ditzelfde gold echter voor de luchtvochtigheid, die grote invloed uitoefent op de interne spanning (turgor) van een cel of hyfe. De resultaten werden door Leach geïnterpreteerd als bewijs dat de conidiën door ladingsverschuivingen op het hymenium vrijkomen, en het werd geopperd dat hetzelfde proces ook voor de afworp van basidiosporen verantwoordelijk zou kunnen zijn. Hier lijkt echter de wens weer eens vader te zijn geworden. Ook deze theorie kent geen rol toe aan Bullers druppel, noch aan de andere morfologische sporenkenmerken. Daar komt bij dat de interpretatie van Leach zijn experimenten niet ondubbelzinnig is en, in feite, ook tot de tegenovergestelde conclusie kan leiden. Dit alles maakt ook de elektrostatische theorie een onwaarschijnlijke kandidaat voor de verklaring van sporenafworp.

Oppervlakte-energie

Al in 1922 opperde Buller dat het vrijkomen van de oppervlakte-energie van de aan de apiculus gevormde druppel op één of andere manier gebruikt zou kunnen worden om de spore in beweging te zetten. Ingold (1939) borduurde op dit thema voort, maar liet de theorie later weer varen omdat hij niet inzag hoe de opgeslagen energie gemobiliseerd zou kunnen worden (Ingold, 1953, 1979). Dit probleem is echter opgelost door recent werk van met name Webster en medewerkers (Webster & al., 1984a,b, 1988, 1989, 1990); Ingold, 1990a).

We hebben gezien dat vlak vóór de sporenafworp Bullers druppel en de adaxiale druppel ontstaan (fig. 4a). Beide groeien gedurende enkele tientallen seconden. De onderhavige theorie veronderstelt nu, dat de twee druppels elkaar op een gegeven moment raken (fig. 4b), met als gevolg dat ze samensmelten en over het sporeoppervlak uitvloeien (fig. 4c,d). Dit samensmelten is een proces dat zeer snel verloopt, zodat je praktisch kunt zeggen dat Bullers druppel vanaf de apiculus tegen de spore aan wordt geschoten. Door de botsing breekt de spore los van haar sterigme en vliegt, met de samengevloede druppels, van het basidium weg (fig. 4e).

De voor het in beweging brengen van de spore benodigde energie wordt geleverd door de in Bullers druppel opgeslagen oppervlakte-energie. Vóór Bullers druppel en de adaxiale druppel elkaar raken hebben beide druppels een vorm die hun afzonderlijke oppervlakte-energieën minimaliseert. Vanaf het moment dat de druppels elkaar raken vormen ze samen één nieuwe druppel met een, in het begin (fig. 4b), vreselijk ongunstige vorm, namelijk één met een grote oppervlakte en dus veel oppervlakte-energie. De vorm van de nieuw gevormde druppel zal dan ook veranderen totdat haar oppervlakte-energie minimaal is, althans in principe, ongeveer zoals in fig. 4d. De hierbij vrijkomende energie kan gebruikt worden om de spore in beweging te zetten. Het kan eenvoudig berekend worden dat er ruim voldoende energie aanwezig is om de spore in de tussenruimte tussen twee lamellen of in het midden van een buisje te werpen.

Anders dan de meeste hiervoor besproken theorieën kent deze theorie duidelijk een prominente rol toe aan Bullers druppel en de adaxiale druppel. Eveneens is duidelijk dat, als het hymenium met water bedekt raakt, Bullers druppel niet meer gevormd kan worden en sporenafworp dus stopt. Zowel de apiculus en de relatief vlakke adaxiale zijde als een eventuele suprahilaire depressie en/of plage kunnen worden opgevat als aanpassingen om een voortijdig contact tussen Bullers druppel en spore te voorkomen. De kromming van het sterigme voorkomt dat Bullers druppel het sterigme raakt en zou bovendien een buitenwaartse richting aan de afgeschoten spore kunnen geven; de puntigheid ervan vermindert de binding tussen sterigme en (rijpe) spore.

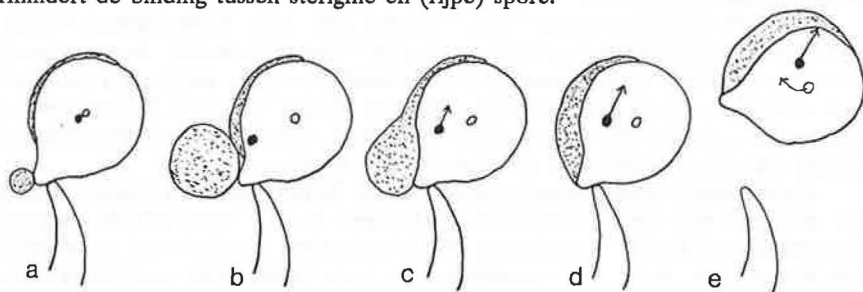


Fig. 4. Sporenafworp volgens de oppervlakte-energie theorie. Het massa-zwaartepunt van de spore is aangegeven door een open cirkel (O), dat van het hele systeem (spore plus druppels) door een opgevulde cirkel (•). Een tiental seconden vóór de feitelijke sporenafworp ontstaan Bullers druppel en de adaxiale druppel (a). De twee druppels groeien, en op een gegeven moment raken ze elkaar (b). Bullers druppel vloeit dan uit over de spore (c,d), waardoor het zwaartepunt van het hele systeem (spore plus druppels) een snelheid in een richting van het basidium af krijgt. De stoot waarmee Bullers druppel tot stilstand komt op de spore doet het geheel los breken van het sterigme en wegvliegen (e). Waarschijnlijk krijgt de spore daarbij ook een zekere rotatie mee.

Afwijkend gedrag van Bullers druppel kan ook verklaard worden. Soms kan Bullers druppel gevormd worden om vervolgens niet te verdwijnen maar te blijven hangen of zelfs weer te krimpen (Webster & al., 1984a). Ook kan het gebeuren dat ze na vorming wel plotsklaps verdwijnt, maar de spore gewoon blijft zitten (Müller, 1954). In het eerste geval groeien de druppels blijkbaar niet snel genoeg om contact te maken. In het tweede geval is de binding tussen spore en sterigme nog te sterk. Experimenten met micromanipulators hebben laten zien dat deze binding beduidend in sterkte afneemt gedurende de rijping van de spore (van Niel & al., 1972; Webster & al., 1984a).

Tenslotte

In de discussies van de hierboven besproken theorieën heb ik me voornamelijk tot de rol die aan Bullers druppel wordt toebedacht beperkt. Voor iedere theorie zijn nog meer argumenten voor en tegen aan te voeren, maar het algemene beeld verandert daardoor niet. Alleen de oppervlaktespanning-theorie is in staat om alle

waarnemingen omtrent de sporenafworp te verklaren. Gelukkig betekent dat nog niet dat alle vragen daarmee beantwoord zijn. Waar, bijvoorbeeld, komt Bullers druppel vandaan? Wat is de invloed van sporevorm en -ornamentatie? En vooral, hoe is zo'n subtiel mechanisme ontstaan?

Recent werk van Webster (1984b, 1989) lijkt er op te duiden dat de spore een geringe hoeveelheid van een onbekende maar sterk hygroscopische stof aan de apiculus uitscheidt, waarop vervolgens atmosferische waterdamp condenseert en Bullers druppel vormt. Dit mechanisme zou de spore in staat stellen zichzelf te lanceren met gebruik van slechts 0,2 % van zijn gewicht (Turner & Webster, 1991). Over efficiëntie gesproken!

Over de eventuele invloed van sporenornamentatie is vooralsnog weinig te zeggen. In principe heeft een gladde spore een kleiner oppervlak dan een analoge ruwe spore, zodat, in overigens gelijke omstandigheden, er meer oppervlakte-energie uit Bullers druppel vrij zou komen bij een gladde spore dan bij een ruwe. De situatie wordt echter wat ingewikkelder doordat de ruwheid van het sporeoppervlak althans ten dele door de adaxiale druppel wordt opgeheven.

De als laatste opgeworpen vraag is, wat mij betreft, de meest interessante. Aan het ontstaan van het ballistosporen-mechanisme is nog geen gericht onderzoek verricht. Corner (1991) veronderstelt dat het primitieve basidium van algen afgeleid zou kunnen zijn, maar deze veronderstelling moet in het licht van Corners (mijns inziens onjuiste) opvattingen omtrent de werking van het basidium gezien worden. Verder zijn me op dit gebied geen speculaties bekend. Vaak is het stellen van de vraag (Ingold, 1990b), al de eerste aanzet tot het antwoord. Ik ben benieuwd.

Marjo Dam wil ik hierbij bedanken voor het maken van de tekeningen bij dit verhaal, Heinz Cléménçon voor stimulerende discussies en Thom Kuyper voor commentaar op een eerste versie van dit verhaal.

LITERATUUR

- Ainsworth, G.C., 1976. Introduction to the History of Mycology. Cambridge.
- Brefeld, O., 1877. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, III. Heft: Basidiomyceten I. Leipzig. (geciteerd in Buller, 1909).
- Buller, A.H.R., 1909. Researches on Fungi, Vol. I. London.
- Buller, A.H.R., 1922. Researches on Fungi, Vol. II. London.
- Corner, E.J.H., 1991. The active basidium. Mycologist 5: 69.
- Gregory, P.H., 1957. Electrostatic charges on spores of fungi in air. Nature 180: 330.
- Ingold, C.T., 1939. Spore discharge in land plants. Oxford.
- Ingold, C.T., 1953. Dispersal in Fungi. Oxford.
- Ingold, C.T., 1979. The nature of toadstools. Studies in Biology 113. London.
- Ingold, C.T., 1990a. The ballistospore. Mycologist 4: 36-37.
- Ingold, C.T., 1990b. How did the active basidium arise? Mycologist 4: 149.
- Ingold, C.T., 1991. *Itersonilia*. Mycologist 5: 35-37.
- Leach, C.M., 1976. An electrostatic theory to explain violent spore liberation in *Drechslera turcica* and other fungi. Mycologia 68: 63-86.
- Leveillé J.H., 1837. Recherches sur l'hymenium des champignons. Ann. Sci. Nat. Paris, sér. 2, 8: 321-338.
- Locquin, M., 1948. Morphologie et structure des spores de *Russula*. Rev. Mycol. 13: 10-29.

- Müller, D., 1954. Die Abschleuderung der Sporen von *Sporobolomyces* - Spiegelhefe - gefilmt, Friesia 5: 65-74.
- Niel, C.B. van, G.E. Garner & A.L. Cohen, 1972. On the mechanism of ballistospore discharge. Arch. Mikrobiol. 84: 129-140.
- Olive, L.S., 1964. Spore discharge mechanism in Basidiomycetes. Science 146: 542-543.
- Savile, D.B.O., 1965. Spore discharge in Basidiomycetes: A unified theory. Science 147: 165-166.
- Swinbank, P., J. Taggart & S.A. Hutchinson, 1964. The measurement of electrostatic charges on spores of *Merulius lacrimans* (Wulf.) Fr. Ann. Bot., London, N.S. 28: 239-249 (geciteerd in Webster & Chien, 1990).
- Turner, J.C.R. & J. Webster, 1991. Mass and momentum transfer on the small scale: How do mushrooms shed their spores? Chem. Eng. Science 46: 1145-1149.
- Webster, J. & C.-Y. Chien, 1990. Ballistospore discharge. Trans. Mycol. Soc. Japan 31: 301-315.
- Webster, J., R.A. Davey, G.A. Duller & C.T. Ingold, 1984a. Ballistospore discharge in *Isonilia perplexans*. Trans. Br. mycol. Soc. 82: 13-29.
- Webster, J., R.A. Davey & C.T. Ingold, 1984b. Origin of the liquid in Buller's drop. Trans. Br. mycol. Soc. 83: 524-527.
- Webster, J., M.C.F. Proctor, R.A. Davey & G.A. Duller, 1988. Measurement of the electrical charge on some basidiospores and an assessment of two possible mechanisms of ballistospore propulsion. Trans. Br. mycol. Soc. 91: 193-203.
- Webster, J., R.A. Davey and J.C.R. Turner, 1989. Vapour as the source of water in Buller's drop. Mycol. Res. 93: 297-302.

Coolia 36: 21 - 22, 1993.

NEDERLANDSE MYCOFLORA OPNIEUW VERRIJKT MET EEN SOORT UIT DE STIPHOUTSE BOSSEN

Henk Lammers, Hoofdstraat 90, 5760 AM Helmond

Sistotrema quadrisporum has been discovered in the Netherlands, growing on a stem of probably *Chamaecyparis lawsoniana*. This species, characterized by 4-spored basidia, is also known from Spain and Denmark.

Aan de rand van een bosperceel, grenzend aan een woonbuurt, trof ik op 28 december 1991 op de stam van waarschijnlijk een Californische cypres (*Chamaecyparis lawsoniana*) een korstje aan. Macroscopisch deed deze korstzwam mij sterk denken aan een *Sistotrema*, en speciaal *S. brinkmannii*, door zijn korrelige oppervlak. Bij microscopisch onderzoek bleek er echter een verrassing aanwezig te zijn. Het vruchtlichaam bezat weliswaar de voor *Sistotrema* zo karakteristieke urnvormige basidiën, maar het aantal sterigmata was altijd vier, in tegenstelling tot de meeste *Sistotrema*-soorten welke er zes tot acht hebben. Ook waren de sporen beduidend groter dan die van *S. brinkmannii*.

Bij determinatie met Eriksson et al. (1984) kwam ik vrij snel uit bij een soort welke geheel overeen stemde met mijn vondst. Deze soort wordt in dit werk slechts vermeld als *Sistotrema* sp., herbariumnummer 15372 Ryvarden.