

TEN GELEIDE: OECOLOGIE VAN PADDESTOELEN EN SCHIMMELS

De centrale activiteit van de NMV is het verrichten van mycologische inventarisaties te zamen met het ophelderen van bijkomende taxonomische problemen. De belangstelling bij de Floradagen wijst er echter op dat de interesse van de leden verder gaat dan die van een soortenlijstje van een locatie. Zij die geïnteresseerd zijn in de levenswijze van schimmels stuiten echter op een veelheid aan buitenlandstalige literatuur die schimmels veelal terzijde van de bacteriën en andere organismen behandelt of die slechts aandacht besteedt aan een economisch belangrijk deelgebied, zoals de plantenziektenkunde.

In Coolia wordt daarom een reeks over de oecologie van schimmels opgenomen. Hierbij zullen we ons niet beperken tot de macrofungi, enerzijds omdat de interesse van veel leden verder gaat dan die van de macrofungi, anderzijds omdat van microfungi in een aantal gevallen meer bekend is. Lezers die geïnteresseerd zijn om een bepaald aspect van de oecologie in deze reeks toe te lichten kunnen contact opnemen met ondergetekende die de eindredactie van deze rubriek zal voeren. In de reeks passen zowel algemene, meer theoretische bijdragen die een bepaald onderdeel van het schimmelrijk belichten (bv. entomofage schimmels; mycorrhiza), als artikelen over de oecologie van bijvoorbeeld één soort paddestoel.

De reeks wordt geopend door Thom Kuyper en ondergetekende met een algemeen artikel over de oecologie van schimmels.

Aad Termorshuizen

Coolia 38: 35 - 40. 1995.

OECOLOGIE VAN PADDESTOELEN EN SCHIMMELS: EEN INLEIDING. DEEL 1.

Thomas W. Kuyper, Biologisch Station, Kampsweg 27, 9418 PD Wijster
Aad Termorshuizen, Vakgroep Fytopathologie, Binnenhaven 9, 6709 PD Wageningen
Mededeling nr. 535 van het Biologisch Station, Centrum voor Bodemecologie

A short introduction to fungal ecology is given in two parts. In the first part, basic aspects of ecology of fungal individuals, populations, and communities are discussed. Arguments for a separate study on the ecology of fruitbodies are given. Examples are given of ecological research on fungi, taken from the three main functional groups, viz. mycorrhizal fungi, saprotrophs, and parasites.

Oecologie is de studie van de wisselwerkingen tussen organismen en hun omgeving. Daarbij moet bedacht worden dat de omgeving van een organisme niet alleen bestaat uit het abiotische milieu maar ook uit andere organismen. Het resultaat van deze wisselwerkingen, of interacties, kan worden vastgesteld aan de verspreiding en talrijkheid van organismen. Deze omschrijving uit leerboeken is eigenlijk te beperkt. In de oecologie bestuderen we niet alleen afzonderlijke organismen, maar ook **populaties** (een aantal individuen van dezelfde soort op één plaats) en **levensgemeenschappen** (populaties van

verschillende soorten op dezelfde plaats). Levensgemeenschappen met hun directe abiotische milieu vormen samen een oecosysteem. Het zal duidelijk zijn dat de grootte van oecosystemen niet vastgelegd is: we kunnen de hele aarde met alle soorten als één oecosysteem opvatten, maar ook één konijnekeutel met de daarin voorkomende organismen.

Oecologen onderzoeken hoe afzonderlijke organismen beïnvloed worden door hun omgeving (en zelf natuurlijk ook weer hun omgeving beïnvloeden). Ze onderzoeken de verspreiding en aantallen individuen in populaties, en de schommelingen in aantallen. Tot slot onderzoeken ze de structuur (met name de soortensamenstelling) en het functioneren (de circulatie van nutriënten) van levensgemeenschappen, en de veranderingen in structuur en functie in de tijd.

Het zal duidelijk zijn dat oecologie een zeer breed wetenschapsgebied is, dat raakvlakken heeft met de meeste andere benaderingen in de biologie. De breedte van het vakgebied is er helaas ook verantwoordelijk voor dat oecologen elkaars benaderingen niet altijd voldoende begrijpen en waarderen.

Oecologie van paddestoelen en schimmels

In leerboeken over oecologie krijgt de oecologie van paddestoelen en schimmels maar zeer beperkte aandacht in tegenstelling tot de planten- en dierenoecologie (Carroll & Wicklow, 1992). Hiervoor zijn verschillende verklaringen te geven. Voor een deel komt dat door het relatief kleine aantal oecologen dat onder mycologen aan te treffen is. Een belangrijker reden lijkt evenwel dat mycelium zo lastig te bestuderen is. Aan de hand van mycelium is het overgrote deel van de soorten niet direct identificeerbaar. Hiervoor is isolatie op kunstmatig voedingsmedium noodzakelijk, wat voor lang niet alle schimmelsoorten mogelijk is. Ook als een soort isoleerbaar is, dan is deze in de meeste gevallen slechts te identificeren als deze sporuleert of andere karakteristieke structuren vormt. Hieraan ontbreekt het nogal vaak: veel basidiomyceten vormen op kunstmatig voedingsmedium alleen mycelium, waardoor ze niet identificeerbaar zijn.

Mycologen kijken daarom vaak naar vruchtlichamen om reden van betere zichtbaarheid en herkenbaarheid (Arnolds, 1992). Een aantal oecologische vragen verdwijnt echter met deze praktische benadering achter de horizon. Toch mag hieruit niet zonder meer geconcludeerd worden dat de studie van de zichtbare reproductieve organen (de vruchtlichamen van paddestoelen) alleen met praktische argumenten kan worden verdedigd. Er zijn tenminste drie fundamentele redenen waarom oecologische studie van paddestoelen ook noodzakelijk is:

1. De vorming van vruchtlichamen lijkt gevoeliger voor ongunstige milieu-omstandigheden dan het functioneren van het mycelium. Bij de achteruitgang van veel mycorrhizapaddestoelen onder invloed van stikstofrijke en zure depositie is gebleken dat de mycelia ondergronds nog een aantal jaren kunnen overleven en mycorrhiza's vormen zonder vruchtlichamen te maken. Zo bleken in 1993 in een eikenbos in Drenthe nog steeds mycorrhiza's van *Elaphomyces* voor te komen, terwijl er al een tiental jaren geen vruchtlichamen meer waren gevonden. Ook in kalkgraslanden is gebleken dat mycelia van Wasplaten nog aanwezig waren zonder dat vruchtlichamen werden gevormd. Korte tijd na herstel van het juiste beheer en verwijdering van de vervilte grasmat werd op de Bemelerberg al een zeer groot aantal soorten Wasplaten waargenomen.

Aangezien de oecologie zich ook bezighoudt met de vraag hoe organismen aan hun milieu zijn aangepast, is deze grotere gevoeligheid van vruchtlichamen van fundamenteel belang.

2. Vruchtlichamen zijn rijk aan verschillende nutriënten, met name aan stikstof- en fosforverbindingen. De bijdrage van vruchtlichamen aan nutriëntenstromen in bossen kan daardoor erg hoog zijn. Schattingen uit naaldbossen geven aan dat jaarlijks zo'n 5-10% van de nutriëntencirculatie via paddestoelen verloopt. Ook kunnen na vergaan van vruchtlichamen de bodemomstandigheden lokaal zo sterk veranderen (hoge stikstofbeschikbaarheid, verhoging van de pH) dat mos kan afsterven.
3. Vruchtlichamen zijn een belangrijke voedselbron voor allerlei organismen, hetzij als incidentele aanvulling op hun dieet (zoals voor mensen), hetzij als permanente en exclusieve voedselbron. Daarbij denken we in eerste instantie aan larven van paddestoelbewonende fruitvliegjes en andere insecten. In Amerika en Australië blijken vruchtlichamen van truffelachtigen een permanente voedselbron te vormen voor zoogdieren. Ook vormen vruchtlichamen weer het substraat voor andere organismen: parasitaire schimmels, maar ook stikstofbindende bacteriën zijn in vruchtlichamen van paddestoelen waar te nemen.

Studies aan voedselwebben waarin paddestoelen een belangrijke rol spelen, horen meestal niet tot het onderzoeksterrein van schimmeloecologen, maar tot dat van dieroecologen. Ditzelfde geldt ook voor voedselwebben waarin consumptie van hyfen en mycorrhiza's door bodemdieren een hoofdrol speelt.

Het belang van de directe studie van niet alleen de vruchtlichamen maar ook het mycelium mag echter niet uitgevlakt worden. De opname van nutriënten en water heeft namelijk vooral plaats bij de schimmeldraden. Het milieu bepaalt de groeisnelheid van het mycelium in de grond. Hierbij spelen niet alleen abiotische factoren een rol, zoals temperatuur en vochtigheid, maar ook biotische factoren zoals aanwezigheid van parasieten en begrazers (dit zijn dieren die mycelium eten). Het feit dat de produktie van vruchtlichamen en de groei van mycelium niet op dezelfde manier door het milieu worden beïnvloed, zoals hierboven is aangegeven, is een belangrijk argument om beide aspecten in oecologisch onderzoek te betrekken.

Bij de bespreking van oecologisch onderzoek aan paddestoelen en schimmels zullen voorbeelden ontleend worden aan de drie voornaamste functionele groepen: mycorrhiza-schimmels (Allen, 1992), saprotrofen (strooisel- en houtafbrekers) en parasieten (Frankland et al., 1982; Cooke & Rayner, 1984; Rayner & Boddy, 1988). Op deze functionele groepen wordt in deel 2 van dit artikel dieper in gegaan.

Interacties tussen schimmels en hun abiotische omgeving

Het voorkomen van soorten wordt bepaald door milieufactoren, zoals temperatuur, zuurgraad, vochtigheid en de beschikbaarheid van nutriënten, inclusief energie (koolstof). In tegenstelling tot planten zijn schimmels voor hun energiebron afhankelijk van andere organismen. Het gevolg daarvan is dat het functioneren van schimmels eerder beperkt wordt door de beschikbare energie dan door nutriënten als stikstof en fosfor. Hogere planten aan de andere kant zijn meestal beperkt door nutriënten als stikstof en fosfor, maar niet door koolstof. Andersom gezegd: planten hebben gewoonlijk een relatief overschot aan koolstof (ten opzichte van andere nutriënten) en paddestoelen en schimmels

een relatief overschot aan nutriënten als stikstof en fosfor (ten opzichte van hun energiebron koolstof). Vanuit dat perspectief is evolutie voorstelbaar van een **mutualistische symbiose**, een samenlevingsvorm waarin beide partners wederzijds profijt hebben, doordat het ene organisme als het ware parasiteert op het relatieve overschot van het andere organisme en omgekeerd. Dit zien we het duidelijkst bij mycorrhiza's, maar in zekere zin is er ook sprake van een indirecte mutualistische relatie tussen strooiselafbrekende schimmels en de planten die dat strooisel produceren.

Het optimum van een soort voor een bepaalde milieufactor onder afwezigheid van andere organismen, dat wil zeggen onder laboratoriumomstandigheden, is vaak heel verschillend van het optimum zoals dat onder natuurlijke omstandigheden aangetroffen wordt. Onder natuurlijke omstandigheden wordt het gedrag van soorten ten opzichte van het milieu mede beïnvloed door interacties met andere soorten. Zo heeft *Marasmius androsaceus* onder laboratoriumomstandigheden voorkeur voor het wat vochtigere microklimaat in de laag met de enigszins gefragmenteerde en deels al afgebroken naalden (F-laag) boven de wat drogere bovenste strooisellaag met intacte naalden (L-laag). In de F-laag wordt het Paardehaarzwammetje echter sterk begraasd door een springstaart; als gevolg daarvan wordt in het veld de soort vooral in de L-laag, waarin de springstaart niet kan overleven, aangetroffen.

De reactie op een milieufactor is niet bij alle individuen van een bepaalde soort dezelfde. Zo blijken organismen uit arctische en alpine streken vaak een lager temperatuuroptimum te hebben dan organismen van diezelfde soort uit Noordwest-Europa. Variatie in optima vinden we ook ten aanzien van de zuurgraad. Verschillende stammen van *Paxillus involutus* of *Pisolithus tinctorius* hebben een verschillend optimum ten aanzien van de zuurgraad. Dat deze soorten ongevoelig lijken ten opzichte van de zuurgraad is dus niet het gevolg van de ongevoeligheid van elke stam van die soort, maar het gevolg van de variatie binnen de soort. Verrassend is dat natuurlijk niet: naast variatie in macroscopische en microscopische kenmerken is er ook fysiologische variatie binnen één soort.

Bij de hierboven genoemde milieufactoren kunnen we onderscheid maken tussen factoren die verbruikt kunnen worden en dus kunnen opraken (zoals nutriënten) en factoren die niet verbruikt kunnen worden door andere aanwezige organismen zoals temperatuur en zuurgraad van de bodem. In de plantenecologie is dit een veel gemaakt onderscheid. Voor schimmels is dit onderscheid niet altijd gemakkelijk te maken. Zo is azijnzuur in hout voor de meeste houtafbrekende soorten een gifstof (en een dus niet te verbruiken milieufactor), maar voor *Fistulina hepatica* een koolstofbron. Dit verschijnsel geldt vermoedelijk voor een groot aantal gifstoffen in hout en strooisel.

Hierboven werden stikstof en fosfor genoemd als te consumeren milieufactoren. Stikstof komt in een groot aantal chemische vormen voor en elk van deze vormen is een nutriëntenbron voor verschillende soorten. Ingewikkelde organische stikstofverbindingen zijn een stikstofbron voor strooisel- en houtafbrekende schimmels, maar niet voor de meeste ectomycorrhizaschimmels. Eenvoudige organische stikstofverbindingen kunnen al door meer mycorrhizaschimmels worden gebruikt, hoewel sommige soorten uitsluitend anorganische stikstof kunnen opnemen. Anorganische stikstof kan beschikbaar zijn in de ammoniumvorm (onder zure omstandigheden) en in de nitraatvorm (meestal onder niet-zure omstandigheden). Slechts enkele soorten ectomycorrhizaschimmels kunnen nitraat opnemen (bijv. *Hebeloma cylindrosporum* en *Paxillus involutus*). Hetzelfde geldt voor

strooiselafbekers waar nitraat voor *Clitocybe metachroa* wel, maar voor *C. vibecina* geen stikstofbron is. Voor de verschillende vormen, waarin fosfor beschikbaar is, geldt hetzelfde.

Een beperkende factor waar niet vaak aan gedacht wordt is ruimte. Vruchtlichamen van paddestoelen bedekken zelfs in het gunstigste geval minder dan 1% van de bosbodem. Wanneer we daarentegen naar houtfragmenten of bladeren kijken is de ruimte voor verschillende mycelia wel een belangrijke beperkende factor. Competitie om ruimte tussen twee individuen van dezelfde soort of tussen verschillende soorten kan sterk zijn. Kijk maar eens naar een stuk hout waar het ruimtelijke domein van elke soort door zwarte demarcatielijntjes is afgegrensd. Blijkbaar slagen soorten er niet in om elkaars ruimte binnen te dringen. Daardoor wordt de snelheid waarmee een nieuw substraat gekoloniseerd wordt van groot belang. Juist doordat (toevallige) beschikbaarheid van ruimte zo'n belangrijke factor is, is het niet verrassend dat op het oog min of meer dezelfde milieus toch een verschillende soortensamenstelling kunnen hebben. In mycosociologisch onderzoek moet om die reden een groot oppervlak onderzocht worden, en dan nog kan blijken dat het minimumareaal (de oppervlakte die minimaal onderzocht moet worden om een betrouwbaar inzicht te krijgen in de totale soortensamenstelling) voor korstzwammen vaak groter is dan de bosopstand. Waar begin je dan aan, vraag je je af bij dat onderzoek.

Paddestoelen en schimmels lijken in het algemeen grotere verspreidingsarealen te hebben dan hogere planten. Veel soorten die in Europa voorkomen worden ook in Japan en in Noord-Amerika waargenomen, terwijl bij hogere planten er in zulke gevallen vaak sprake is van verschillen op het niveau van soorten in hetzelfde geslacht. Toch mogen we niet concluderen dat sporen van paddestoelen en schimmels overal kunnen komen. Het mislukken van de teelt van exotische dennen in delen van Afrika en van eucalyptussoorten in Saoedi-Arabië door de afwezigheid van mycorrhizasymbionten zijn daarvan voorbeelden. Na introductie van mycorrhizaschimmels via geïmporteerde grond, slaan de bomen wel aan. We gaan er misschien wel eens te gemakkelijk van uit dat paddestoelsoorten een zeer groot verspreidingsgebied hebben en dat endemen (soorten met een zeer klein verspreidingsgebied) verhoudingsgewijs zeldzaam zijn. Toch zou het ons niet verbazen als een groot deel van de beschreven soorten plaatjeszwammen van slechts één of enkele vindplaatsen bekend is. Of het bestaan van zulke soorten met een uiterst klein verspreidingsgebied iets zegt over de 'kwaliteit' van die soorten, is een vraag die niet beantwoord kan worden.

Populatiebiologie van paddestoelen en schimmels

Het is in de mycologie een probleem geweest om te bepalen wat een individu nu eigenlijk is. Een gevolg daarvan was dat de populatiebiologie zich maar langzaam ontwikkeld heeft. Het moge duidelijk zijn dat één vruchtlichaam, waar dat als zodanig te herkennen is (zoals bij plaatjeszwammen) niet overeenstemt met een individu zoals dat in de populatiebiologie wordt opgevat. Een mycelium kan daarentegen wel als een individu worden opgevat. Om die reden heeft men wel eens geprobeerd om groepen vruchtlichamen te karteren, om op die manier het aantal mycelia te bepalen. Dit bleek echter een hopeloze zaak doordat de grenzen tussen groepen vaak willekeurig bepaald moesten worden.

Het moderne individu-begrip in de mycologie maakt gebruik van het gegeven dat elk individu zijn eigen unieke erfelijke samenstelling heeft, en dat contact tussen hyfen die tot

verschillende individuen van dezelfde soort behoren, een reactie oproept die verschilt van die van de reactie tussen twee delen van hetzelfde individu. Deze herkenningreactie bestaat in het optreden van **demarcatielijnen** waarmee twee individuen elk hun ruimtelijk domein afgrenzen.

We kunnen nu bepalen hoe oud en hoe groot individuele mycelia worden. Uit recent onderzoek in Noord-Amerika is gebleken dat een individu van *Armillaria bulbosa* een oppervlakte van 15 hectare en een leeftijd van meer dan 1500 jaar heeft. Zulke grote individuen komen in West-Europa misschien wel niet meer voor, omdat er hier vrijwel nergens zulke oude milieus zijn aan te treffen. Toch werd in Engeland een individu van *Megacollybia platyphylla* met een oppervlakte van meer dan 1 hectare aangetroffen. Individen van *Marasmius androsaceus* moeten het met een oppervlak van hoogstens 1 m² doen en meestal nog met aanmerkelijk minder, terwijl bij Ascomyceten de individuen meestal nog veel kleiner blijken te zijn.

Wanneer er een geschikt milieu aanwezig is, kunnen verschillende individuen van één soort vrijwel gelijktijdig het substraat koloniseren. Zo bleek op een pas afgezaagde berkestronk een drietal individuen van *Trametes versicolor* aanwezig te zijn. En bij een stukje land met spontane dennenopslag bleek aanvankelijk een groot aantal kleine individuen van *Suillus bovinus* aanwezig te zijn. Concurrentie leidde ertoe dat met het ouder worden van de opstand het aantal individuen afnam, totdat tenslotte een klein aantal grote individuen overbleef.

Populatiestudies tonen ook aan dat individuele mycelia geruime tijd kunnen overleven zonder vruchtlichamen te vormen.

LITERATUUR

- Allen, M.F. (ed.), 1992. Mycorrhizal functioning - an integrative plant-fungal process. New York.
- Arnolds, E., 1992. The analysis and classification of fungal communities with special reference to macrofungi. in: W. Winterhoff (ed.), Fungi in vegetation science, p. 7-47. Dordrecht.
- Carroll, G.C. & D.T. Wicklow (eds), 1992. The fungal community - its organization and role in the ecosystem. New York.
- Cooke, R.C. & A.D.M. Rayner, 1984. Ecology of saprotrophic fungi. London.
- Frankland, J.C., J.N. Hedger & M.J. Swift (eds), 1982. Decomposer basidiomycetes, their biology and ecology. Cambridge.
- Rayner, A.D.M. & L. Boddy, 1988. Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology. Chichester.

Uitgebreide literatuurlijst op aanvraag beschikbaar bij Aad Termorshuizen.

Het tweede deel van deze inleiding verschijnt in Coolia 38(2).
