

(Reigersbergen) vonden we bij geen van de twee excursies een exemplaar. Deze Geweizwam is een paddestoeltje waar je naar moet zoeken.

Zoals de naam al aangeeft komt het op beukedoppen voor en éénmaal troffen we het op een oud beukeblad aan. Een lid van onze werkgroep heeft de gewoonte om bij de eerste de beste beuk naar dit paddestoeltje te gaan zoeken en het is bijna altijd raak. Een leuke bijkomstigheid is, dat zij bij drie excursies waar geen *X. carpophila* werd gevonden niet aanwezig was!

We troffen deze soort in 1993 in tien van de elf parken aan en dat bevestigt ons vermoeden, dat in ieder geval in de binnenduinrand, waar onze parken zijn gelegen, dit paddestoeltje altijd is te vinden.

In Reigersbergen staan slechts 2 oude beuken, waar ook bij nader onderzoek in 1993 geen *X. carpophila* werd gevonden. Eén is aangetast door een *Ganoderma*. Niet tevreden over onze zoekacties gingen wij in 1994 weer aan de slag en ziet..nu werd ook in dit park *X. carpophila* gevonden.

In de Standaardlijst staat de soort als Z vermeld, wat waarschijnlijk wordt veroorzaakt door het feit dat men er in het algemeen niet naar zoekt.

Ook in Ierland, waar 5 leden van de werkgroep jaarlijks op excursie gaan, vinden we in de parken waar nog oude beuken staan regelmatig *X. carpophila*. Die was ook niet eerder in de Ierse literatuur beschreven.

We zijn daarom erg benieuwd hoe het elders in het land is gesteld en zouden de lezers willen vragen om op excursies elders serieus naar de *X. carpophila* te zoeken. Wanneer U dezelfde ervaringen hebt als wij, zouden wij het op prijs stellen wanneer U dit aan ons laat weten.

Coolia 38: 87 - 91. 1995.

OECOLOGIE VAN PADDESTOELEN EN SCHIMMELS: EEN INLEIDING. DEEL 2.

Thomas W. Kuyper, Biologisch Station, Kampsweg 27, 9418 PD Wijster
Aad Termorshuizen, Vakgroep Fytopathologie, Binnenhaven 9, 6709 PD Wageningen

In this second and last part of the introduction to fungal ecology, topics include competition between species, ecological niche, and the position of fungi in the ecosystem. Examples are mainly derived from research on basidiomycetes.

Interacties tussen schimmels en hun biotische omgeving

Interacties tussen organismen treden overal op waar verschillende soorten elkaar ontmoeten. Wat dit betreft is het meest dynamische milieu de bodem. Voor een globale indruk: de grootte-orde van bacteriën in één gram akkergrond bedraagt 10.000.000 kiemen, van actinomyceten 2.000.000, van schimmels 100.000 en van wieren 25.000.

Het zal dan ook niemand verbazen dat organismen elkaar voortdurend ontmoeten, toevallig of niet. Deze ontmoetingen hebben zeer vaak gevolgen, voor één of beide organismen. Het resultaat van de ontmoeting hangt af van de aard van de interactie. De uitkomst van een bepaalde interactie is voor een soort of neutraal, of tot voordeel, of tot nadeel.

De meest algemene vorm van interactie is **concurrentie**, waarbij soorten belemmerd worden in groei doordat met andere soorten gewedijverd wordt om ruimte, licht, water en voeding. Bij veel oecologen bestaat de idee dat concurrentie tussen soorten ofwel leidt tot uitsluiting van de zwakkere soort ofwel tot een vorm van verscheidenheid waarbij elke soort haar oecologische nis zal bewonen. Hoge soortenrijkdom hangt dan samen met een sterke nisdifferentiatie. Het blijkt echter zeer lastig om nisdifferentiatie aan te tonen, vooral bij nauw verwante soorten die in hetzelfde milieutype voorkomen.

Maar concurrentie hoeft niet te leiden tot vervanging van de ene soort door de andere. Er zijn verschillende mechanismen denkbaar waarbij concurrentie samengaat met coëxistentie (gelijktijdig naast elkaar voortbestaan) van soorten:

1. In een aantal gevallen leidt het koloniseren van een domein tot een toestand waarin soorten elkaar niet kunnen verdringen doordat de demarcatiezones als effectieve grens tussen de mycelia fungeren.
2. Daarnaast kan concurrentie geen competitieve rangorde kennen, zodat elke interactie een specifieke uitkomst heeft. Zo vervangt *Phallus impudicus* *Megacollybia platyphylla*, *M. platyphylla* *Psathyrella hydrophila*, maar laatstgenoemde soort kan weer *P. impudicus* verdringen!
3. Andere organismen dan de twee concurrerende soorten kunnen een evenwicht tussen beide tot stand brengen. Als de dominante soort sterker begraaasd of geparasiteerd wordt dan de zwakkere soort kan coëxistentie optreden. Dit gebeurt bij *Mycena galopus* en *Marasmius androsaceus*. Laatstgenoemde soort kan *M. galopus* verdringen in de F-laag, maar doordat het Paardehaarzwammetje bij voorkeur wordt gegeten door een springstaart, kan de Melksteelmycena in die laag toch de dominante soort worden. Voor *M. androsaceus* resteert slechts een "vlucht" naar de drogere L-laag, waar de springstaart niet kan overleven.

Concurrentie leidt tot coëxistentie als de snelheid waarmee soort A soort B kan verdringen lager is dan de snelheid van verstoringen van het systeem, wanneer soort B van die verstoringen minder nadeel heeft. Anders gezegd: soorten die oecologisch sterk overeenkomstig zijn, zullen slechts langzaam weggeconcentreerd kunnen worden, en elke gebeurtenis die de zwakkere soort een kans geeft om een nieuwe ruimte te koloniseren, leidt tot een verhoogde kans tot coëxistentie van beide soorten. Er zijn dus geen dwingende redenen om oecologische specialisatie bij nauw-verwante soorten te verwachten; een principe van coëxistentie van deze soorten is wel zo aannemelijk. Het optreden van nauw-verwante soorten (*Hygrocybe* en *Geoglossum* in schrale graslanden; *Phlegmacium* in kalkrijke loofbossen) met dezelfde oecologie is dus wellicht niet zo verrassend als op het eerste gezicht zou lijken.

Er is een tijd geweest dat oecologen vrijwel alle aandacht op concurrentie richtten en dit verschijnsel als belangrijkste, zo niet de enige factor van belang voor de structuur van levensgemeenschappen hebben opgevat. Dit ging zelfs zover dat oecologen, in het geval dat ze er niet in slaagden om concurrentie aan te tonen, competitie in het verleden aanna-

men. Tegenstanders van deze visie spraken dan ook spottend van de "geest van voorbije concurrentie".

Men realiseert zich nu dat ook andere interacties tussen soorten kunnen leiden tot het naast elkaar voorkomen van schimmelsoorten. Daarbij kunnen we denken aan interacties, zoals bij *Leucoscypha leucotricha*, die geassocieerd is met de mycorrhiza's van *Lactarius subdulcis* en beuk, en aan parasitisme, zoals *Lenzites betulinus* (op *Trametes versicolor*), *Trametes gibbosa* (op *Bjerkandera adusta*) of *Gomphidius*-soorten (op *Suillus*- en *Rhizopogon*-soorten)

Oecologische strategieën en gilden

Het is onmogelijk om alle interacties tussen soorten en de neveneffecten van die interacties te bestuderen. Om die reden kiezen oecologen vaak enkele soorten uit waarvan gehoopt en verwacht wordt dat hun gedrag vergelijkbaar is met dat van andere soorten. Oecologen zijn dan geïnteresseerd in de vraag welke eigenschappen van soorten een belangrijke rol spelen bij het bepalen van het resultaat van interacties tussen soorten en het milieu. Op die manier kun je komen tot classificaties van eigenschappen en eigenschapscomplexen (strategieën) van soorten en soortengroepen, en daarmee ook tot oecologische classificaties van soorten. Vaak, maar niet noodzakelijkerwijze altijd, loopt zo'n indeling parallel met een indeling in taxonomische groepen.

Groepen soorten met vergelijkbare oecologische eigenschappen worden **functionele groepen** of ook **gilden** genoemd. Gilden kun je op verschillende niveaus onderscheiden: allereerst is er het welbekende onderscheid tussen mycorrhizaschimmels, saprotrofen (strooisel- en houtafbrekers), en parasieten; maar ook binnen deze groepen kun je verdere indelingen maken. Zo onderscheiden we binnen de houtafbrekers de witrotters (afbraak van lignine en cellulose) en de bruinrotters (alleen afbraak van cellulose); en binnen de witrotters onderscheiden we soorten waarvan de lignine-afbraak wordt geremd door stikstof (zoals *Trametes versicolor*) en soorten waarbij deze remming niet optreedt (zoals *Bjerkandera adusta*). De strooiselafbrekers kunnen we verder onderverdelen in soorten die karakteristiek zijn voor een humusprofiel van zure bodem met een dik, duidelijk gelaagd strooiselpakket en soorten die karakteristiek zijn voor een voedselrijkere bodem waarbij het strooisel door de minerale grond is gemengd. De eerste groep kun je verder onderverdelen in soorten die groeien op verse bladeren en naalden (bijv. *Marasmius*), soorten die groeien op gedeeltelijk verteerd strooisel (bijv. *Clitocybe*, *Collybia*) en soorten die groeien op het meest verteerde strooisel en de humus zelf (bijv. *Agaricus*, *Macrolepiota*); en de soorten van gedeeltelijk verteerd strooisel kunnen we onderverdelen in stikstofmijdende soorten zoals *Clitocybe vibecina*, die geen lignine kan afbreken bij hoge stikstofbeschikbaarheid, en stikstofminnende soorten zoals *C. metachroa* die ook bij hoog stikstofaanbod lignine kan afbreken.

Ook voor mycorrhizaschimmels zijn dergelijke gilden te onderscheiden. De belangrijkste hiervan zijn de ectomycorrhizaschimmels (vooral bij houtige planten) en vesiculorbusculaire mycorrhizaschimmels. Dit onderscheid kan nog verder gaan. Zo kunnen bijvoorbeeld binnen de ectomycorrhizaschimmels gilden onderscheiden worden op basis van concurrentiekracht van de soorten op jonge en oude bomen of op basis van de mogelijkheden om verschillende stikstofbronnen te gebruiken.

Door deze strategieën te vergelijken in verschillende milieus kunnen we nagaan welke eigenschappen in bepaalde milieutypen van voordeel zijn. Op die manier kunnen

we een brug slaan tussen de studie van de oecologie van afzonderlijke soorten en de studie van levensgemeenschappen. Ook kunnen dergelijke studies bijdragen tot het verklaren van de hoge soortenrijkdom van soorten uit dezelfde taxonomische groep. In het geval van de trechterzwammen behoren verwante soorten juist wel tot verschillende gilden.

We moeten bij deze indeling in gilden wel goed bedenken dat deze door mensen is bedacht. Hoe duidelijk dat schimmels zich hier niets van aantrekken, blijkt wel uit het feit dat veel schimmelsoorten er tegelijk verschillende strategieën op na kunnen houden. *Armillaria mellea* is bijvoorbeeld een parasiet, die ook aangetroffen wordt op dood hout, en daar dus saprophytisch leeft. Mycorrhizaschimmels leven in symbiose met een groene plant, maar sommige zijn ook in staat complexe organische verbindingen af te breken: mycorrhizaschimmels kunnen dus tegelijk symbiont en saprophyt zijn. Tot slot kunnen symbiontische schimmels zich ook onder bepaalde omstandigheden parasitair gedragen ten opzichte van de plant. Toch is de scheiding in de drie functionele oecologische groepen heel praktisch, omdat de meeste schimmelsoorten zich in hun levenswijze voornamelijk beperken tot één hoofdfunctie. Over de oecologie van deze functionele groepen zullen nog aparte bijdragen in deze reeks verschijnen.

Oecologie van levensgemeenschappen

Strikt genomen is de studie van paddestoelengemeenschappen een wat merkwaardige zaak, omdat het criterium om paddestoelengemeenschappen te beschrijven niet oecologisch is bepaald. Immers, soorten worden onderzocht, onafhankelijk van de rol die ze in het oecosysteem vervullen. Daarom zou het beter zijn om paddestoelengemeenschappen in aparte groepen op te splitsen, afhankelijk van hun oecologische rollen. Het is dan ook terecht dat in de laatste jaren meer aandacht wordt geschonken aan de studie van paddestoelen(deel)gemeenschappen waarbij de functionele groepen gescheiden zijn.

Het is een wijdverbreide gedachte dat soortenrijkdom binnen functionele groepen altijd leidt tot efficiëntere of snellere processen. Deze gedachte is waarschijnlijk binnen zekere grenzen wel juist voor mycorrhizaschimmels. Verschillende soorten verschillen in de structuur van hun mycorrhiza's; en het is zeer waarschijnlijk dat niet alleen het aantal mycorrhiza's maar ook de diversiteit aan mycorrhizatypen voor de boom belangrijk is.

Voor strooisel- en houtafbrekende schimmels ligt de zaak ingewikkelder. Voor konijnkeutels kon worden aangetoond dat keutels die door één soort waren gekoloniseerd, dezelfde afbraaksnelheid hielden als daar een tweede soort met een hogere afbraaksnelheid aan werd toegevoegd; m.a.w. de afbraaksnelheid van soortenparen en -combinaties werd bepaald door de afbraaksnelheid van de soort met de laagste afbraaksnelheid. Voor jeneverbeshout bleek de afbraaksnelheid zelfs lager te zijn bij een hogere soortenrijkdom.

Het lijkt waarschijnlijk dat dit negatieve effect van soortenrijkdom een gevolg is van toegenomen concurrentie om energie. In zulke omstandigheden neemt de onderhoudsenergiebehoefte van de soorten toe en kan er dus minder biomassa gevormd worden, met als gevolg dat de afbraaksnelheid achteruit zal gaan. Als er minder biomassa van schimmels wordt gevormd valt het te verwachten dat het vrijkomen van nutriënten versneld wordt; en dit is ook verschillende malen gevonden. Langzamere afbraak gaat dus gepaard met sneller vrijkomen van nutriënten. We zien dus al hoe naïef het is om te veronderstellen dat meer (soorten) vanzelfsprekend ook hogere snelheid of meer efficiëntie betekent. Wel

is het natuurlijk waar dat een hogere soortenrijkdom, juist waar het soorten met dezelfde nis betreft, zal leiden tot een hogere weerstand van het ecosysteem tegen verstoringen.

Het is een interessante vraag of de soortenrijkdom van de drie functionele groepen met elkaar samenhangt of niet. Bij sterke competitie tussen functionele groepen mag verwacht worden dat rijkdom van de ene groep negatief gecorreleerd is met die van een andere groep. Bij zwakkere interacties tussen functionele groepen is het daarentegen niet goed mogelijk om hierover voorspellingen te doen. Bij onderzoek in beukenbossen bleek dat de soortenrijkdom van mycorrhizaschimmels en strooiselafbrekers negatief gecorreleerd is; op zure bodem met een dik strooiselpakket was de rijkdom aan mycorrhizaschimmels hoog en die aan strooiselafbrekers laag, terwijl op vruchtbare kalkrijke bodem waar mede onder invloed van dierlijke activiteit de strooisellaag nauwelijks ontwikkeld was de soortenrijkdom van de strooiselafbrekers juist hoog was en die van de ectomycorrhizaschimmels laag. Voor de bosreservaten in Nederland bleek echter de rijkdom van alle drie de functionele groepen positief gecorreleerd te zijn. Een verklaring voor dit verschil kan niet gegeven worden.

Het moge op het eerste gezicht wellicht merkwaardig lijken dat de soortenrijkdom van strooiselafbrekende schimmels op voedselrijke bodems hoger is dan op zure bodems, aangezien oecologen er meestal van uitgaan dat op vruchtbare bodems bacteriën belangrijker zijn voor het afbraakproces dan schimmels, terwijl op zuurdere bodems het belang van de schimmels toeneemt. Men dient daarbij te bedenken dat soortenrijkdom niet vanzelfsprekend de meest geschikte maat is om de betekenis van een functionele groep vast te stellen: de biomassa van de mycelia is een veel betere maat voor het functionele belang van zo'n groep, en op die basis is het duidelijk dat strooiselafbrekers op zure grond belangrijker zijn dan op voedselrijkere bodem.

We kunnen tot slot concluderen dat kennis van de oecologie van levensgemeenschappen en van afzonderlijke soorten wederzijds noodzakelijk is voor een betere kennis van de oecologie van paddestoelen en schimmels. Praktisch gesproken is kennis van levensgemeenschappen lastiger te bereiken dan kennis van de oecologie van afzonderlijke soorten; maar de test van de oecologische kennis kan alleen via de levensgemeenschap bereikt worden. Voor dat betere begrip zijn kleine stapjes vanuit de basis (kennis van de oecologie van afzonderlijke soorten) en een grote dosis creativiteit van de kant van de schimmeloecologie nodig.

LITERATUUR

De literatuurlijst is opgenomen na deel 1 van dit artikel, in *Coolia* 38(1). Aan deze lijst kan nog worden toegevoegd: N.J. Dix & J. Webster 1995. *Fungal ecology*. Chapman & Hall, London. Het is volgens Thom een niet onaardig overzicht over oecologie, met name van schimmels van een aantal specifieke substraten, maar het is wel vrij prijzig (200 piek).