

Sex, bastaarden en exoten¹

Thomas W. Kuyper

sectie Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 8005, 6700 EC Wageningen

Kuyper, Th.W., 2004. Sex, crossbreeds and exotics. *Coolia* 47(1): 22-26.

Fungi generally possess effective systems against hybridisation, the crossing of different species. However, the effectiveness of this system is less when closely related species that have geographically separate areas, come into contact. Inadvertent introduction of fungi (especially fungal pathogens) into novel areas, as a consequence of increased global trade in plants, can provide opportunities for hybridisation and subsequent niche expansion with potentially large ecological consequences.

Sommige grootschalige plantenziekten zijn het gevolg van het onbedoeld invoeren van exotische ziekteverwekkers naar nieuwe gebieden waar deze soorten tot dan toe niet voorkwamen. Dat exotische parasitaire schimmels zulke verwoestende gevolgen kunnen hebben, is voor een belangrijk deel het gevolg van het feit dat de inheemse plantensoort geen weerstand heeft tegen de exotische ziekteverwekker. Er was geen sprake van co-evolutie tussen gastheer en ziekteverwekker. Bovendien blijkt er vaak in de landbouw en bosbouw sprake te zijn van monocultures van planten, zodat zo'n nieuwe ziekteverwekker ook vrijwel onbeperkte mogelijkheden worden geboden.

De evolutie van exotische pathogenen staat natuurlijk niet stil in het nieuwe verspreidingsgebied waar zich nieuwe ecologische kansen en bedreigingen voor de pathogeen voordoen. Vaak verloopt de uitbreiding via ongeslachtelijke voortplanting. Dit kan er toe leiden dat de pathogeniteit tijdens de evolutie in het nieuwe gebied minder wordt. Een mogelijkheid waar de laatste jaren meer belangstelling voor gekomen is, is de mogelijkheid van uitwisseling van erfelijk materiaal tussen verwante soorten die voordien geografisch gescheiden waren (Brasier, 2001; Olson & Stenlid, 2002). Zulke uitwisseling kan leiden tot het ontstaan van bastaarden (hybriden) met onverwachte eigenschappen.

Schimmelhybriden

Over het algemeen is bastaardering zeer zeldzaam bij schimmels. In de eerste 6 delen van de *Flora Agaricina Neerlandica* zult u tevergeefs een verwijzing naar bastaarden tegenkomen, terwijl in flora's van hogere planten bastaarden niet zelden genoemd worden (en een frustratie kunnen vormen voor een correcte determinatie). Men zou kunnen denken dat het ontbreken van bastaarden in de mycologische determinatieliteratuur een gevolg is van het feit dat mycologen onvoldoende oog hebben voor de mogelijkheden tot bastaardering of voor de herkenning van bastaarden. Maar ook onderzoek met moderne methoden (kruisingsproeven, moleculaire analyses) laat zien dat bastaardering zeer zelden optreedt. Blijkbaar hebben schimmels effectieve systemen die bastaardering tegengaan. Het systeem is het sterkst ontwikkeld tegen bastaardering tussen verwante soorten die in hetzelfde gebied voorkomen, en we mogen dus wel aannemen dat er actieve selectie tegen bastaardering is opgetreden.

¹ Dit artikel is het vijfde in een serie over recent ecologisch onderzoek aan paddestoelen.

Wel is bastaardering aangetoond bij het *Hebeloma crustuliniforme* complex waar de moleculaire kenmerken van één van de biologische soorten het eenvoudigst verklaard kunnen worden door een kruisingsgebeurtenis tussen twee soorten (Aanen et al., 2000). Binnen *Flammulina* is bastaardering tussen *F. velutipes* en *F. rossica* opgetreden (Hughes & Petersen, 2001). Bij lagere schimmels, en met name bij plantenparasitaire schimmels, treedt bastaardering wat vaker op, soms met onverwachte ecologische gevolgen. In deze bijdrage wil ik enkele van deze studies behandelen, laten zien wat de ecologische gevolgen zijn, en speculeren wat de ecologische gevolgen voor de toekomst kunnen zijn als soorten die voorheen in verschillende gebieden voorkwamen, via introductie door de mens met elkaar in contact komen en erfelijk materiaal uitwisselen.

Heterobasidion

De Dennenmoorder (*H. annosum*) bestaat in Europa uit drie biologische soorten (*H. annosum* s. str., *H. parviporum*, *H. abietinum*), die elk een verschillende gastheervoorkeur hebben en grotendeels, maar niet volledig, gescheiden zijn. Die gastheervoorkeur is sterker bij de kolonisatie van de levende boom en minder bij de kolonisatie van boomstronken. Door houtkap worden nieuwe nissen gecreëerd voor deze soorten, zodat op stronken verschillende soorten eerder met elkaar in contact komen. Dit kan leiden tot uitwisseling van DNA tussen die soorten. Het is niet duidelijk of dit gevolgen kan hebben voor de mate waarin de Dennenmoorder een (zwakte-)parasiet is, doordat de mate van pathogeniteit niet op het kern-DNA zit, maar op een ander deel van het DNA dat niet bij de geslachtelijke voortplanting wordt vermengd, maar via één van beide ouders wordt overgeërfd (Olson & Stenlid, 2001).

Melampsora

Sommige soorten van dit geslacht, dat tot de roesten behoort, komen op populier voor. Populierenkwekers hebben getracht via kruisingen van populieren nieuwe varianten te ontwikkelen die resistent zijn tegen deze roesten. Aanvankelijk was deze strategie succesvol. Maar in 1996 werden op populieren in Noord-Amerika die voorheen resistent waren tegen de soort *M. occidentalis*, toch roesten gevonden. Bij nader onderzoek bleken deze roesten ontstaan te zijn via een kruising tussen *M. occidentalis* en *M. medusae*. Deze nieuwe roesten'soort', die als *M. × columbiana* werd beschreven [het ×-teken staat voor de bastaard], bleek een waardplantenkeuze te hebben die die van beide oudersoorten combineerde. Via deze bastaard is het mogelijk dat eigenschappen van de ene soort ziekteverwekker kunnen worden overgebracht naar de andere soort. Ook in Nieuw-Zeeland, waar van nature geen populieren voorkomen, is een bastaardroest (*M. × medusae-populina*) ontstaan door kruising van twee soorten *Melampsora* (*M. medusae* en *M. larici-populina*) die de waardplantenkeuze van beide oudersoorten combineert. Grootschalige ecosysteemeffecten zijn uitgebleven, maar zijn zeker denkbaar, al was het maar doordat veredeling van populieren ten behoeve van verhoogde resistentie tegen roesten onvermijdelijk leidt tot populierenvarianten die minder door ectomycorizaschimmels gekoloniseerd worden.

Ophiostoma

Soorten van dit geslacht zijn bekend als de beruchte verwekkers van iepenziekte. Iepenziekte is uit Europa en Noord-Amerika bekend sinds 1900, vooral dankzij onderzoek van Nederlandse mycologen (daarom heet de ziekte Dutch elm disease). In de afgelopen

100 jaar zijn er twee grote epidemieën van de iepenziekte geweest, veroorzaakt door twee verschillende soorten, namelijk *O. ulmi* (een grote epidemie begon rond 1910, bereikte haar hoogtepunt rond 1930 en nam weer af vanaf 1940) en *O. novo-ulmi* (een grote epidemie vanaf 1970). Het is aannemelijk dat beide soorten oorspronkelijk uit Azië afkomstig waren, waar ze, door co-evolutie met de daar inheemse iepen, relatief weinig schade aanrichtten. Van *O. novo-ulmi* komen twee ondersoorten voor, subsp. *novo-ulmi* en subsp. *americana*. Blijkbaar is de soort onafhankelijk van elkaar op beide continenten geïntroduceerd. Aanvankelijk hadden beide ondersoorten een gescheiden areaal, maar ook hier heeft de mens materiaal verslept waardoor subsp. *americana* in Europa terecht is gekomen. Deze ondersoorten hybridiseren in gebieden waar beide voorkomen. Deze kruisingen zijn net zo vernietigend voor iepen als de oorspronkelijke ondersoorten die nu door de hybride vervangen worden. Het valt echter niet te voorspellen of door voortgaande evolutie van deze nieuwe bastaard-ondersoort, zich nieuwe en meer pathogene varianten zullen ontwikkelen of niet.

Als de beide oudersoorten concurreren wint *O. novo-ulmi* eigenlijk altijd en vervangt dan de oorspronkelijk aanwezige *O. ulmi*. Maar *O. novo-ulmi* kan bovendien kruisen met *O. ulmi*, althans in de situatie waarin *O. novo-ulmi* de mannelijke rol vervult en *O. ulmi* de vrouwelijke. In het omgekeerde geval kan er geen kruising optreden. Bastaaarding tussen beide soorten kan optreden doordat beide soorten in dezelfde boom kunnen voorkomen. De bastaarden zijn echter niet erg fit (zelfs zwakkere pathogenen dan *O. ulmi*) en verliezen daardoor de concurrentiestrijd met beide oudersoorten. Maar zulke bastaarden, zelfs als ze maar korte tijd overleven, kunnen als genetische brug tussen beide soorten fungeren; daardoor kunnen, na terugkruising van de bastaard met een oudersoort, de erfelijke eigenschappen van de ene soort in de andere terecht komen. Dat zou er toe kunnen leiden dat de veel agressievere soort *O. novo-ulmi* een deel van zijn schadelijkheid verliest doordat *O. ulmi* virussen bevat die leiden tot een verzwakking van het pathogene karakter van de soort, wanneer die virussen worden overgedragen bij zo'n kruising tussen beide soorten. Tegelijkertijd leidt zo'n kruising ook tot het ontstaan van zogenaamde nieuwe vc-types, waardoor de verdere verspreiding van het virus geremd wordt. Daardoor lijkt de verzwakking van *O. novo-ulmi* door zulke virussen slechts beperkt effectief te zijn. Er is voorlopig dan ook weinig hoop dat de nieuwe iepenziekte, waaraan wereldwijd honderden miljoenen iepen zijn bezweken, binnen afzienbare tijd uitdooft (Brasier & Buck, 2001).

Phytophthora

Strikt genomen zijn soorten van het geslacht *Phytophthora*, waartoe de gevreesde verwekker van de aardappelziekte behoort (*P. infestans*), geen schimmels, hoewel ze een groeiwijze hebben als schimmels. Vroeger werden ze als Oömyceten geclassificeerd, maar verschillende kenmerken (zoals de samenstelling van de celwand en ook moleculaire kenmerken) wijzen erop dat deze soorten eigenlijk bladgroenloze, parasitaire algen zijn. Maar omdat *Phytophthora* niet door algologen maar door mycologen bestudeerd wordt wil ik ze hier ook behandelen. *Phytophthora infestans* kon na de introductie in Europa (in 1845) zich alleen ongeslachtelijk voortplanten, maar sinds 1980, na een nieuwe onbedoelde introductie, kan de soort zich ook geslachtelijk voortplanten. Een gevolg is dat de soort nu haar ecologische nis vergroot heeft en lastiger beheersbaar is geworden (Smart & Fry, 2001).

In dit geslacht zijn twee gevallen bekend van het ontstaan van nieuwe soorten door bastaaarding. In een kas in Nederland is een bastaard ontstaan tussen *P. cactorum* en

P. nicotianae. Deze bastaard is nog tot kassen beperkt. Ook kruisingen tussen andere *Phytophthora*-soorten zouden in kassen kunnen optreden, waar op korte afstand planten van verschillende herkomst staan en via een systeem van watercultures gemakkelijk ziekteverwekkers van de ene naar de andere plant overgedragen kunnen worden. Zulke nieuwe bastarden kunnen tot onverwachte gevolgen leiden zoals blijkt uit het tweede voorbeeld (Brasier et al., 1999). Hier betrof het een reeks van bastarden tussen *P. cambivora* en *P. fragariae* (of een nauwverwante, nog onbeschreven soort). Deze bastaard leidt tot aanzienlijke elzensterfte op verschillende plaatsen in Europa, terwijl de oudersoort *P. cambivora* op verschillende loofbomen voorkomt (maar niet pathogeen is op els) en *P. fragariae* op aardbei en framboos. Door bastaardering is dus de waardplantkeuze verbreed en is een nieuw pathogeen op els ontstaan. Dergelijke scenario's moeten aanleiding geven tot voorzichtigheid.

Daarom staat het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit klaar om in te grijpen als door bastaardering nieuwe en gevaarlijkere varianten ontstaan. Vanaf 1993 ontving de Plantenziektenkundige Dienst rododendrons met symptomen van takinsterving. Ook in Duitsland werden aangetaste planten gevonden, maar de ziekte was niet dodelijk. Het bleek hier te gaan om een nog onbeschreven *Phytophthora* die als *P. ramorum* werd beschreven. De soort werd ook op *Viburnum* aangetroffen, waar ze stambasisrot veroorzaakte, leidend tot afsterving. In Californië en Oregon (Verenigde Staten) werd vanaf 1995 massaal eikensterfte waargenomen. De veroorzaker van deze "sudden oak death" bleek eveneens een *Phytophthora*-soort te zijn. Onderzoek aan deze ziekteverwekker bracht aan het licht dat deze soort vrijwel identiek is aan *P. ramorum* (Rizzo & Garbelotto, 2003). Het is aannemelijk dat in beide gevallen de soort vanuit een ander continent geïntroduceerd is (vanuit China – het zwaartepunt van het geslacht *Rhododendron*?). De varianten van de soort in Europa en Californië verschillen in enkele cruciale kenmerken. In Californië blijft *P. ramorum* niet alleen op eiken voor te komen, maar ook op rododendron en *Viburnum*. Mogelijk vormen nog meer boomsoorten een reservoir voor de ziekteverwekker, doordat de soort daar kan overleven zonder in die soorten ziektesymptomen op te roepen. In Europa is de soort (gelukkig!) nog niet op eiken aangetroffen. Maar het is niet onmogelijk dat menging tussen de Californische en Europese stammen van de soort kan optreden en dat uit die kruising nieuwe varianten ontstaan, al is dit in laboratoriumexperimenten nog niet aangetoond. Het ministerie van LNV wenst geen risico te nemen en de Plantenziektenkundige Dienst heeft de opdracht gekregen maatregelen te nemen (LNV, 2003).

De moraal van deze voorbeelden moge duidelijk zijn. Het ongewild introduceren van schimmels in nieuwe continenten kan leiden tot kruisingen van nauwverwante soorten die tot dan toe geen erfelijk materiaal uitwisselden. Vooral voor bodempathogenen, waarbij de verspreiding snel een beperkende factor kan zijn, is het risico mogelijk groot. Zulke kruisingen leiden tot hybriden en soms zelfs nieuwe soorten met een waardplantenkeuze die groter kan zijn dan die van de oudersoorten. Zelfs plantensoorten die voor geen van beide oudersoorten vatbaar waren, kunnen alsnog geparasiteerd worden. Geïntroduceerde organismen staan in de belangstelling omdat zij voor een belangrijk deel verantwoordelijk zijn voor het uitsterven van inheemse soorten. Na verwoesting van natuurlijke leefgebieden is de rol van exoten de belangrijkste factor die voor uitsterven verantwoordelijk is.

Literatuur

- Aanen, D.K., Th.W. Kuyper, T.H.M. Mes & R.F. Hoekstra 2000. The evolution of reproductive isolation in the ectomycorrhizal *Hebeloma crustuliniforme* aggregate (Basidiomycetes) in northwestern Europe: a phylogenetic approach. *Evolution* 54: 1192-1206.
- Brasier, C.M. 2001. Rapid evolution of introduced plant pathogens via interspecific hybridization. *BioScience* 51: 123-133.
- Brasier, C.M. & K.W. Buck 2001. Rapid evolutionary changes in a globally invading fungal pathogen (Dutch elm disease). *Biological Invasions* 3: 223-233.
- Brasier, C.M., D.E.L. Cooke & J.M. Duncan 1999. Origin of a new *Phytophthora* pathogen through interspecific hybridization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96: 5878-5883.
- Hughes, K.W. & R.H. Petersen 2001. Apparent recombination or gene conversion in the ribosomal ITS region of a *Flammulina* (Fungi, Agaricales) hybrid. *Molecular Biology and Evolution* 18: 94-96.
- LNV 2003. www.minlnv.nl/eikenschimmel/
- Olson, A. & J. Stenlid 2001. Mitochondrial control of fungal hybrid virulence. *Nature* 411: 438.
- Olson, A. & J. Stenlid 2002. Pathogenic fungal species hybrids infecting plants. *Microbes and Infection* 4: 1353-1359.
- Rizzo, D.M. & M. Garbelotto 2003. Sudden oak death: endangering California and Oregon forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 197-204.
- Smart, C. & W. Fry 2001. Invasions by the late blight pathogen: renewed sex and enhanced fitness. *Biological Invasions* 3: 235-243.
-

EEN NIEUWE WERKWECKOÖRDINATOR

Met ingang van het komende jaar heeft Arthur Oosterbaan zich bereid verklaard de organisatie van de binnen- en buitenlandse werkweken van Roel Douwes over te nemen. Suggesties voor interessante lokaties zijn van harte welkom, en kunnen aan hem doorgegeven worden.