

PADDENSTOELENEILANDEN

Thomas W. Kuyper

sectie Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Kuyper, Th.W. 2008. Mushroom islands. *Coolia* 51(2): 72–75.

The theory of Island Biogeography has hardly been tested for fungi. Peay and collaborators (2007) tested the quantitative relationship between island size (isolated patches of evenly-aged monospecific stands of *Pinus muricata* in California), distance to source area, and species richness of ectomycorrhizal fungi, based on both fruit body inventories and molecular assessment of root tips. In conformity with the theory, island (patch) size was the dominant explanatory variable, but distance to source area also contributed significantly to the results. The importance of the theory of island biogeography and the study by Peay et al. for ectomycorrhizal mushroom management in the Netherlands (How large should areas for sod-cutting in pine forests be to achieve maximal positive impact? Where should areas for sod-cutting be located?) is discussed. It is likely that similar considerations (size and location of suitable areas) should apply to fungi that are characteristic for old-growth forests (forest reserves).

In de NRC van vrijdag 2 november 2007 stond een reportage van Koos van Zomeren die samen met Rob Chrispijn op paddenstoelenexcursie was geweest. Ondanks het schrale weer werd er nog wel het een en ander gevonden in de door hen bezochte lanen. Koos van Zomeren stelde toen de voor de hand liggende vraag: “Waarom lopen we niet dwars door het bos?” Het antwoord lag evenzeer voor de hand: “Omdat we er dan lang niet zoveel zouden zien.” Dat antwoord riep een nieuwe vraag van Van Zomeren op: “En is dat zorgelijk?”, waarop Rob antwoordde: “Als je iets van paddenstoelen weet is dat inderdaad zorgelijk.”

Want veel mycorrhizapaddenstoelen (want daarover gaat het natuurlijk) houden niet zo van bossen met hun dikke, stikstofrijke strooisellaag, en leiden thans een gemarginaliseerd bestaan aan de rand van het bos, en in met bomen beplante lanen en wegbermen. Niet alleen journalisten maar ook buitenlandse mycologen zijn soms verrast door dit verschijnsel. Ik herinner me een excursie samen met een Duitse cortinarioloog die, na een aantal rijke bermen bekeken te hebben, nu eindelijk wel eens in het bos gordijnzwammen wilde verzamelen. De doosjes bleven toen uiteraard leeg.

Niet alleen is de oorzaak van dit verschijnsel bekend (depositie van vermestende en verzurende stoffen die strooiselophoping veroorzaken), maar ook is er succesvol geëxperimenteerd met maatregelen in de strooiselhuishouding in bossen door plaggen. In de laatste vijftien jaar werd plaggen in bossen steeds grootschaliger. Begon Lies Jansen nog met strooiselverwijdering op een schaal van enkele vierkante meters op plekken waar voorheen cantharellen groeiden, thans wordt er geplagd op oppervlakten van enkele duizenden vierkante meter tot op hectareschaal. En met het groter worden van het geplagde oppervlak nam ook het succes toe: niet alleen duurde het positieve effect langer voort (doordat het langer duurde voordat die plagplekken vanuit de rand weer vergrasten), maar ook nam het aantal soorten toe. Die waarneming doet vermoeden dat de kolonisatie van zulke geïsoleerde plekken in een zee van verder niet of nauwelijks geschikt bos een beperkende factor is. Uit Nederland hebben we daarover nog geen betrouwbare cijfers: wat dat betreft is de maatregel nog te weinig toegepast. Kolonisatie van een geschikt gebied als functie van de grootte van dat gebied en van de afstand tot een brongebied is een belangrijk thema in de ecologie, en

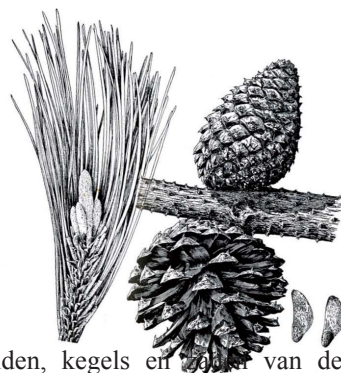
de theorie van de eilandbiogeografie (MacArthur & Wilson, 1967) is het meest gebruikte model om dit verband kwantitatief te onderzoeken. Voor planten en dieren is die theorie vaak getoetst en juist bevonden. De laatste jaren heeft men geprobeerd hem ook te toetsen voor micro-organismen. Want voor micro-organismen hanteerde men vaak de concurrerende theorie van Baas Becking (1934) die zegt dat alles overal is, maar het milieu selecteert. In dat geval is er nauwelijks een verband te verwachten tussen de grootte van het geschikte gebied (het eiland) en de soortenrijkdom – behalve het effect dat een groter eiland gemiddeld een grotere diversiteit aan micro-habitats heeft. Maar voor paddenstoelen was de theorie tot nog toe niet getoetst.

Bisschopsdennen

In een recent onderzoek van Peay en anderen (Peay et al., 2007) is voor het eerst de eilandtheorie getoetst voor ectomycorrhizapaddenstoelen. Zij onderzochten opstanden van de Bisschopsden (*Pinus muricata*) in Californië. Die den heeft een aantal eigenschappen die de soort tot een geschikt onderzoeksobject maken. Ze kan alleen kiemen nadat de kegels door verhitting (gewoonlijk na een bosbrand) opengesprongen zijn. Daardoor ontstaan opstanden waarin alle bomen even oud zijn. Op die manier kan een storende factor (een grotere variatie aan leeftijdsklassen kan ook een positief effect hebben op de soortenrijkdom) worden uitgesloten. De soort groeit verder in een milieu dat qua bodem uniform is, en de overige planten in dat biotoop vormen arbusculaire mycorrhiza, zodat we zeker weten dat alle ectomycorrhizapaddenstoelen met de Bisschopsden geassocieerd zijn. Door die combinatie leek de onderzoeksaanpak eenvoudig. Als gevolg van een bosbrand in 1995 kiemde er een nieuwe generatie dennen. De opstanden van de Bisschopsden (variërend van enkele vierkante meters tot zeven hectare) waren ten tijde van het onderzoek ongeveer tien jaar oud. Kortom een gemakkelijke onderzoeksvraag.

Maar zo simpel ging dat onderzoek toch niet, want als je een eerlijke schatting wilt maken van soortenrijkdom moet je zowel paddenstoelen verzamelen en determineren alsook worteltopjes moleculair onderzoeken. De mycologen namen in het veld in totaal 36 soorten waar. De onderzoekers in het moleculaire lab kwamen tot een lijst van 28 soorten. Slechts 16 soorten kwamen op beide lijsten voor. Verrassend is dat niet (meer): want al eerder was aangetoond dat het bovengrondse perspectief (paddenstoelen) en het ondergrondse perspectief (de gemycorrhizeerde worteltopjes) bij de Bisschopsden nogal verschillend waren (Gardes & Bruns, 1996). Gelukkig waren die 16 soorten wel veruit het meest algemeen. En nog beter: het bleek geen probleem om beide lijsten te combineren, zodat een toetsing van de eilandtheorie inderdaad uitvoerbaar was.

Voor de twaalf onderzochte opstanden bleek een simpel verband te bestaan tussen grootte van de opstand en de soortenrijkdom: bij verdubbeling van de grootte van het eiland nam het aantal soorten met ongeveer 15% toe. Volgens dat model zouden er in een opstand van 1 hec-



Naalden, kegels en zaai van de Bisschopsden. De kegels worden tot zo'n 3 cm groot. (Uit: George B. Sudworth. Forest Trees of the Pacific Slope. USDA, 1907.)

tare ongeveer 21 soorten gevonden kunnen worden. Voor een soortenlijst met 100 soorten ectomycorrhizapaddenstoelen zou je een bos van meer dan 20 km² nodig hebben.

In de eilandtheorie is nog een tweede factor belangrijk: de afstand tot een brongebied. Peay en collegas berekenden ook de afstand van elke opstand tot de dichtstbijzijnde oude opstand van Bisschopsden. Die factor afstand speelde weliswaar een veel kleinere rol, maar droeg nog wel significant bij. Doordat de bodem in het onderzoeksgebied tamelijk homogeen was, kon milieuvaryatie als verklarende factor wel uitgesloten worden.

De eilandtheorie houdt zich alleen bezig met het kwantitatieve verband tussen eilandgrootte en soortenrijkdom, niet met de soortssamenstelling op eilanden van verschillende grootte, en ook niet met de biologische eigenschappen van die soorten. Uit het onderzoek bleek wel dat de soorten die in de kleinere opstanden voorkwamen een voorspelbare deelverzameling vormden van de soorten uit de grotere opstanden. Er waren dus geen karakteristieke soorten voor kleine opstanden, maar wel kwamen sommige soorten alleen voor als de opstand groot genoeg was.

Plagproeven

Wat kan dit onderzoek nu betekenen voor de Nederlandse plagproeven? Allereerst zouden we op basis van de bestaande gegevens kunnen onderzoeken of de eilandtheorie ook goed genoeg het verband tussen grootte van plagproeven en het succes van de beheersmaatregel beschrijft. Maar er zijn slechts weinig proeven in dennenbossen uitgevoerd, in opstanden van verschillende leeftijd, op verschillende bodems en in verschillende delen van Nederland. Zo'n kwantitatieve relatie zal niet gemakkelijk vast te stellen zijn. Praktische lessen kunnen we wel trekken. De eerste les is dat in bossen waar nu niet of nauwelijks nog ectomycorrhizapaddenstoelen groeien we het beste de zaak grootschalig moeten aanpakken, en dus niet alleen een paar snippertjes moeten plaggen. De tweede les is dat we de gebieden waar we de maatregel toepassen bij voorkeur moeten situeren in de omgeving van nog rijke gebieden, bijvoorbeeld de saaie dennenbossen in de buurt van stuifzanden op de Veluwe en de Utrechtse Heuvelrug. Blijkbaar is het vermogen van paddenstoelen om zich te vestigen op geschikte plekken toch beperkt. Slechts weinig soorten produceren sporen die lang in de bodem levenskrachtig blijven, bijvoorbeeld doordat ze een sporenbank vormen. Soorten die wel zo'n sporenbank vormen zijn onder andere vertegenwoordigers van de geslachten *Suillus* en *Rhizopogon* (Kjøller & Bruns, 2003). In Nederland is *R. luteolus* (Okerkleurige vezeltruffel; zie foto) bij alle plagproeven in groten getale verschenen. Het is tegelijk waarschijnlijk dat soorten die zulke effectieve verspreidingsmogelijkheden hebben, relatief zwakke concurrenten in de bodem zijn. Om een goede verspreider te zijn, moet je relatief veel investeren in sporen, en dus in de vorming van vruchtlichamen. De prijs daarvoor is een beperktere investering in ondergrondse structuren (mycorrhiza, mycelium) die voor een belangrijk deel de concurrentiekracht bepalen. Dat negatieve verband tussen verspreidingsmogelijkheid en concurrentiekracht zou daarmee een van de belangrijkste verklaringen kunnen zijn waardoor bovengrondse (vruchtlichamen) en ondergrondse (worteltopjes) perspectieven vaak zo slecht overeenkomen.

Voor mycologen is de eilandtheorie niet alleen belangrijk voor herstel van ectomycorrhizapaddenstoelen in geplagde dennenbossen. Ook bosreservaten kunnen als eilanden van groot dood hout worden beschouwd in een zee van meer of minder sterk beheerde bossen waar groot dood hout snel opgeruimd wordt. Onze Nederlandse bosreservaten zijn, in verge-



Okerkleurige vezeltruffels (Rhizopogon luteolus) in een jong dennenbos op voormalig stuifzand op de Hoge Veluwe. In de inzet een detail van het oppervlak, met de okerkleurige vezels. (Foto: Nico Dam)

lijking met de bosreservaten in andere Europese landen, arm aan karakteristieke paddenstoelsoorten (Veerkamp, 2007a). De eilandtheorie zou dit kunnen verklaren: niet alleen zijn de eilanden (de grootte van het reservaat, maar ook de hoeveelheid dood hout) klein, maar bovendien is de afstand tot brongebieden nogal groot. Maar als een soort de overstap naar Nederland eenmaal gemaakt heeft, lijkt een relatief snelle uitbreiding daarna mogelijk, zoals *Phleogena faginea* (Beukenkorrelkopje) heeft laten zien (Veerkamp, 2007b).

Literatuur

- Baas Becking, L.G.M. 1934. Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. W.P. van Stockum en Zoon, Den Haag.
- Gardes, M. & Bruns, T.D. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany* 74: 1572–1583.
- Kjøller, R. & Bruns, T.D. 2003. *Rhizopogon* spore bank communities within and among California pine forests. *Mycologia* 95: 603–613.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Peay, K.G., Bruns, T.D., Kennedy, P.G., Bergemann, S.E. & Garbelotto, M. 2007. A strong species–area relationship for eukaryotic soil microbes: island size matters for ectomycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 10: 470–480.
- Veerkamp, M.T. 2007a. Het belang van locaties met veel groot dood hout voor houtpaddenstoelen. In: G.J. Jagers op Akkerhuis et al. (red.), De rol van doodhoutspots voor de biodiversiteit van het bos. Alterra Rapport 1435: 33–45.
- Veerkamp, M.T. 2007b. Het Beukenkorrelkopje veroverd Nederland. *Coolia* 50: 91–93.