



Iedereen weet dat het ene biotoop beter is voor paddenstoelen dan het andere. Schimmels hebben zo hun eigen ecologische voorkeuren. Maar rond die kieskeurigheid hangen nog vele raadsels, die dankzij moderne methoden pas in de laatste jaren langzaam worden ontsluit. Hierover gaat Andy Taylor's bijdrage aan deze jubileum-Coolia, op de volgende pagina's.



NIEUWE INZICHTEN IN DE ECOLOGIE VAN SCHIMMELS

Andy F.S. Taylor

The Macaulay Institute, Craigiebucklar, Aberdeen, AB15 8QH, UK &
Institute of Biological and Environmental Sciences, University of Aberdeen, Cruickshank
Building, St. Machar Drive, Aberdeen, AB24 3UU, UK

Taylor, A.F.S. 2008. Recent advances in our understanding of fungal ecology. *Coolia* 51(4): 197–212.

This review focuses on the developments in fungal ecology over the last ca. 15 years, with an emphasis on those aspects that have seen tremendous advances thanks to the increased availability of molecular techniques. The original paper (in English) can be found on the web site of the NMV, to which we refer our foreign readers.

Ik beschouw het als een eer om gevraagd te zijn een bijdrage te schrijven voor de speciale jubileum-aflevering van *Coolia*, ter gelegenheid van het 100-jarig bestaan van de Nederlandse Mycologische Vereniging. De redactie stelde voor dat ik een overzicht zou geven van de recente ontwikkelingen in ons begrip van de ecologie van de “grotere paddenstoelen”, met inbegrip van zowel saprotroof levende als ectomycorrhiza-vormende schimmels. Bovendien werd me gevraagd om wat gedachten over de nabije toekomst van het vakgebied op papier te zetten, en over de rol die amateurmycologen daarbij zouden kunnen spelen.

Als uitgangspunt voor deze bijdrage heb ik het onderzoek van de laatste 15 jaar genomen, met een nadruk op nieuwe ontwikkelingen in moleculaire technieken die bij ecologisch onderzoek gebruikt kunnen worden. De aanleiding voor deze opzet is tweeledig. Enerzijds zijn de meest opzienbarende ontwikkelingen van de laatste jaren een direct uitvloeisel van vooruitgang in moleculaire microbiologie. Anderzijds zijn de resultaten van dit onderzoek mogelijk niet beschikbaar of slecht bekend bij de potentiële lezers van dit verhaal. Het merendeel van het onderzoek dat ik zal bespreken gaat over ectomycorrhiza-vormende schimmels. Daarmee wil ik niet zeggen dat saprotrofe schimmels minder belangrijk voor een ecosysteem zouden zijn; het is een keuze die vooral aangeeft met welke literatuur ik het best bekend ben. Afgezien daarvan is het natuurlijk onmogelijk om in het bestek van één artikel de resultaten van al het recente ecologische onderzoek uitputtend te bespreken, en ik heb dan ook een selectie gemaakt, waar mogelijk met voorbeelden gekozen uit de Europese literatuur. In een aantal boeken en overzichtsartikelen kan een uitgebreider beeld van de recente ontwikkelingen gevonden worden (van der Heijden & Sanders, 2002; Gadd, 2007; Boddy, Frankland & van West, 2008).

Ik zal m'n verhaal beginnen met een algemeen overzicht van ontwikkelingen in ons inzicht in de biogeografie van paddenstoelen, inclusief de vraag hoe kosmopolitisch paddenstoelen nu eigenlijk zijn. Daarna zullen we kijken naar verschillende aspecten van schimmelgemeenschappen en -populaties, twee onderzoeksgebieden waarin in de afgelopen tijd enorm veel vooruitgang is geboekt. Eén van de traditionele beperkingen van dit type onderzoek, namelijk de onmogelijkheid om schimmels in niet-transparante substraten (zoals aarde en hout) op te sporen en te bekijken, is inmiddels opgeheven, en daar zal ik een aantal voorbeelden van bespreken. Ten slotte ga ik in op een aantal potentiële toekomstige ontwikkelingen en onderwerpen die steeds meer van belang worden in de ecologische mycologie.

Biogeografie van paddenstoelen

Ruim 20 jaar geleden wees Pirozynski (1983) al op de misvatting dat paddenstoelen onbetrouwbaar zouden zijn als biogeografische indicatoren vanwege hun geringe voorkeur voor specifieke milieuomstandigheden en het grote bereik waarover individuele vruchtlichamen hun sporen kunnen verspreiden. Niettemin is er sindsdien maar weinig biogeografisch onderzoek naar paddenstoelen gedaan, hoewel dat langzaam wat aan het bijtrekken is. Het gebruik van moleculaire kenmerken om soorten te herkennen heeft onze mogelijkheden om verspreidingspatronen te onderzoeken, zowel wereldwijd als binnen individuele continenten, aanzienlijk vergroot.

De oorsprong van de Huiszwam (*Serpula lacrymans*) is altijd al een mysterie geweest. Het is een soort die overal ter wereld voorkomt in door de mens gemaakte constructies (zoals huizen), maar die slechts zelden in het wild wordt gevonden. Recent moleculair-genetisch onderzoek van Kausrud et al. (2007) geeft er nu echter sterke aanwijzingen voor dat het thuisland van de Huiszwam in Centraal-Azië gezocht moet worden. In andere delen van de wereld vertonen de populaties van de Huiszwam maar heel weinig genetische variabiliteit, veel minder dan die van populaties uit Centraal-Azië. Kausrud et al. verklaren dit door aan te nemen dat slechts een klein aantal genotypen uit het oorspronkelijke verspreidingsgebied is ‘ontsnapt’ – waarschijnlijk via geïnfecteerd bouw hout – en dat die zich vervolgens heel efficiënt verspreid hebben in de streken waar ze geïntroduceerd zijn.

Subtielere patronen in de geografische verspreiding van soorten of soortcomplexen zijn dankzij de moleculaire technieken ook aan het licht gekomen. Voorbeelden zijn de migratiepatronen van Franse populaties van de Perigordtruffel (*Tuber melanosporum*; Murat et al., 2004) en die van de Vliegenzwam (*Amanita muscaria*; Geml et al., 2006) sinds de laatste ijstijd. In dat laatste geval toonden Geml et al. aan dat er in feite drie genetisch en deels ook geografisch gescheiden groepen binnen *A. muscaria* ss. *lat.* onderscheiden kunnen worden: de ‘Euraziatische’, de ‘Euraziatisch-alpiene’ en de ‘Noord-Amerikaanse’ groepen. Ze postulieren dat de oorspronkelijke *A. muscaria* ontstaan is in het gebied van de Beringstraat, in Siberië. Die populatie zou uiteengevallen zijn, waarna de individuele groepen zich in de aangegeven regio’s hebben uitgebreid. Van alledrie



Figuur 1. Een bruine vliegenzwam (“*Amanita regalis*”), groeiend in gemengd bos bij Uppsala, Zweden, augustus 2005. (Foto: Andy Taylor)

de groepen zijn restpopulaties in het oorspronkelijke leefgebied achtergebleven die zich aan het afkoelende klimaat wisten aan te passen en er nu nog steeds samen voorkomen. In alle groepen bleken minstens twee kleurvarianten voor te komen, waaronder een vorm die in de literatuur vaak nog als aparte soort beschouwd wordt, de Bruine vliegenzwam (*Amanita regalis*; figuur 1). Deze twee studies, over de truffels en de vliegenzwammen, zijn de enige die zich gericht hebben op de post-glaciale migratie van ectomycorrhizapaddenstoelen. Dit ondanks het feit dat zulke migratie op grote schaal moet hebben plaatsgevonden, gezien de grote verscheidenheid aan paddenstoelen die we vandaag de dag waarnemen, ook in het ooit door landijs bedekte Noord-Europa. Ook bij biogeografisch onderzoek naar wereldwijde verspreidingspatronen zijn slechts zelden Noord-Europese collecties betrokken. Paddenstoelengeografie is in Europa duidelijk nogal onderbelicht, in tegenstelling tot de aanzienlijke aandacht die de biogeografie van andere soortengroepen ten deel is gevallen (bijv. boomsoorten (Kullman, 2002)).

Verschillende regio's, verschillende paddenstoelen?

Een belangrijke vraag in het onderzoek naar verspreidingspatronen en naar de factoren die op de verspreiding van paddenstoelen van invloed zijn, is natuurlijk die van conspecificiteit: behoren paddenstoelen die qua uiterlijk sprekend op elkaar lijken echt tot dezelfde soort? Is bijv. het Eikenbladzwammetje uit Noord-Amerika echt wel dezelfde soort als de paddenstoel die bij ons zo genoemd wordt? Die vraag speelt zowel globaal als ook meer lokaal, binnen Europa.

In ons eigen onderzoek hebben we ons gericht op de vraag naar de conspecificiteit van boleten in Europa en Noord-Amerika, en dan vooral op taxa uit de *Xerocomus*-groep, de fluweelboleten. Een vergelijking van taxa uit het soortencomplex van *X. subtomentosus* uit Noord-Amerika en Costa Rica met taxa die in Europa verzameld werden (Taylor et al., 2006, 2007) geeft aan dat veel van de taxa waarvoor in beide continenten dezelfde naam gebruikt wordt, in feite niet tot dezelfde soorten behoren. Voordat we met dit onderzoek begonnen werden er slechts twee soorten van het *X. subtomentosus*-complex geacht algemeen voor te komen in Noord-Amerika. Tot onze verrassing konden we tot nu toe echter zes of misschien zeven verschillende taxa in deze groep onderscheiden. Al die taxa zijn nauw verwant met Europese fluweelboleten, maar geeneen is conspecifiek (Taylor et al., ongepubl.), ze zijn allemaal verschillend. Macromorfologisch lijken alle taxa uit dit complex sterk op elkaar, ook als ze van verschillende continenten komen, en dit ondanks het feit dat ze op grond van hun DNA-sequenties gemakkelijk te onderscheiden zijn. Een mogelijke verklaring hiervoor biedt het concept van 'morfologische stasis': het ontbreken van substantiële veranderingen in de uiterlijke kenmerken over langere tijdspannen. Deze situatie bij de *X. subtomentosus*-groep is overigens niet uniek. De eerste, nog voorlopige, gegevens over een aantal andere boleten (waaronder Inktboleet (*Boletus pulverulentus*), Kastanjeboleet (*X. badius*) en Rode boleet (*X. rubellus*)) wijzen er sterk op dat ook daar de Noord-Amerikaanse en Europese taxa niet identiek zijn, hoewel er tot nu toe wel dezelfde namen voor gebruikt worden.

Bij onderzoek zoals hierboven beschreven gaat het niet slechts om nomenclaturele scherp-slijperij. De resultaten ervan hebben belangrijke consequenties, zoals: 1) ons huidige begrip van de biogeografie van paddenstoelen zou wel eens op onjuiste gegevens gebaseerd kunnen zijn, waardoor 2) hierop gebaseerde beschermingsmaatregelen in feite mogelijk ongeschikt zijn; 3) het belang van verspreiding door sporen over grote afstanden is mogelijk overschat,



Boleten uit de groep van de Gewone fluweelboleet. Gezien het wittige vlees en de gele vlekjes in het basale mycelium zou dit X. ferrugineus kunnen zijn. (Foto en tekst: Nico Dam)

en 4) het wereldwijde aantal ectomycorrhizaschimmels (nu geschat op ongeveer 5500) is mogelijk ernstig onderschat.

Binnen Europa was er een duidelijke noord/zuid-scheiding in het aantal taxa dat in het *Xerocomus subtomentosus*-complex onderscheiden werd. In Zuid-Europa on-

derscheidde men *X. subtomentosus* en *X. ferrugineus* als aparte soorten, terwijl die in Noord-Europa als synoniem beschouwd werden. *X. subtomentosus* werd niet bijzonder kieskeurig geacht in zijn partnerkeuze (boomsoort) of ecologie. Het is inmiddels duidelijk geworden dat “*X. subtomentosus*” in feite een soortencomplex is, waarvan minimaal vier taxa in Europa voorkomen, met verschillende mate van gastheerspecificiteit. *Xerocomus subtomentosus* ss. str. is gebonden aan loofbomen en heeft een zuidelijke verspreiding, terwijl *X. ferrugineus* veel wijder verbreid is, en met zowel loof- als naaldbomen mycorrhiza kan vormen. De twee zeldzame soorten, *X. silwoodensis* en *X. chrysonemus*, zijn gespecialiseerd op populier (*Populus spp.*) resp. eik (*Quercus spp.*).

Evenals het al aangehaalde onderzoek van Geml et al. (2006) illustreert zulk onderzoek duidelijk het belang van moleculaire kenmerken voor het herkennen van rassen of ‘verborgen’ soorten (“cryptic species”) in soortencomplexen. Bij groepen paddenstoelen waarin de morfologische kenmerken dusdanig variabel zijn dat ze een ondubbelzinnige determinatie van collecties lastig maken, zijn het de moleculaire kenmerken die identificatie toch mogelijk maken. Hierdoor krijgen we een steeds duidelijker beeld van de feitelijke verspreidingspatronen en ecologische eisen van individuele soorten paddenstoelen. Zulke informatie is essentieel bij het opstellen van beschermingsplannen voor paddenstoelen (zie ook de bijdrage van Claudia Perini et al., elders in deze Coolia). Er is duidelijk behoefte aan groot opgezet onderzoek waarin grotere groepen paddenstoelen in Europa, Noord-Amerika en elders vergeleken worden.

Structuur en functie van paddenstoelengemeenschappen

Een algemene vraag die ecologen al jarenlang bezighoudt is die naar de relatie tussen processen in en stabiliteit van ecosystemen en de soortenrijkdom (alle organismen) van zo’n systeem. Hoewel er een behoorlijke controverse is geweest over de interpretatie van onderzoeksresultaten, neigen plantencologen er inmiddels toe om aan te nemen dat met toenemende soortenrijkdom ook de productiviteit van ecosystemen en de stabiliteit ervan bij veranderende omgevingsfactoren toenemen (Hooper et al., 2005). Onderzoek naar hoe dat zit bij paddenstoelen is schaars. Bij houtafbrekende schimmels vonden Y. Toljander et al. (2006) dat de afbraak van houtsnippers bij fluctuerende temperatuur sneller verliep naarmate er meer soorten schimmels bij betrokken waren. Aan de basis van zulk onderzoek ligt de hypothese dat toenemende genetische diversiteit (lees: toenemend aantal soorten) schimmelgemeenschappen in staat zal stellen flexibeler te reageren op veranderende leefomstandigheden. Men neemt hierbij impliciet ook aan dat soorten zich specialiseren in een eigen ecologische nis,

dat wil zeggen dat ze zich zouden hebben aangepast aan een voor iedere soort karakteristieke combinatie van omgevingsfactoren. Op die manier leidt een toenemende soortendiversiteit in een schimmelmeeenschap automatisch tot een grotere variatie aan leefomstandigheden waarbinnen die gemeenschap nog kan functioneren, dankzij de fysiologische mogelijkheden van de afzonderlijke soorten.

Echter, over de factoren die de verspreiding van paddenstoelen, en daarmee de samenstelling van schimmelmeeenschappen, beïnvloeden is nog niet zo erg veel bekend. Een voorbeeld is het werk van J. Toljander et al. (2006) naar gemeenschappen van ectomycorrhizaschimmels (die we verder ECM-schimmels zullen noemen) op de worteltopjes van naaldbomen in bos in Noord-Zweden. In de bodem van dat bos trad over korte afstand (90 meter) een gradiënt op in voedingsstoffen: aan de voedselrijke kant stonden sparren, en aan de voedselarme kant dennen. De door Toljander et al. waargenomen variatie in de ECM-schimmelmeeenschappen kon grotendeels gecorreleerd worden aan de variatie in zuurgraad en ammoniakbeschikbaarheid in de bodem, hoewel het vanwege het grote aantal bijdragende milieufactoren niet goed mogelijk was om het afzonderlijke effect van die twee parameters te bepalen. Niettemin blijkt uit dit (en eerder) onderzoek duidelijk het belang van de bodemchemie voor de ruimtelijke verdeling van individuele soorten ECM-schimmels.

Tot nog maar enkele jaren geleden werden onze mogelijkheden om schimmelmeeenschappen te onderzoeken sterk belemmerd doordat alleen de soorten die ten tijde van het veldwerk ook daadwerkelijk met vruchtlichamen (paddenstoelen) aanwezig waren geïdentificeerd konden worden. De vegetatieve zwamvlok zelf kon zonder paddenstoelen niet op naam gebracht worden, en dat gold zowel voor saprotroof levende soorten als voor mycorrhizavormers. De klassieke manier om dat probleem te omzeilen bestond erin om schimmelmeeefsel uit het onderzochte substraat te isoleren en er in het lab cultuurtests mee uit te voeren. Helaas werkt deze methode sterk in het voordeel van soorten die makkelijk in cultuur te brengen zijn; soorten waarvan het mycelium slecht wil groeien op kunstmatig substraat vallen toch weer buiten de boot. Inmiddels is een veel directere aanpak mogelijk door direct DNA uit het substraat te isoleren. Zo heb je nu vruchtlichamen nodig, noch cultuurproeven. Allmér et al. (2005) hebben deze drie methoden vergeleken voor het bepalen van de samenstelling van saprotrofe schimmelmeeenschappen in zeven jaar oude houtstapels die waren achtergebleven na dunning van een 50 jaar oude fijnsparrenaanplant (*Picea abies*). Ze vonden in totaal 58 soorten in de takken en de boomtoppen, waarbij ook de voor- en nadelen van de individuele technieken tot uiting kwamen. In principe bleek DNA-extractie direct uit het substraat alle aanwezige soorten schimmels te kunnen aantonen. Niettemin ontstaat er in de praktijk toch een aanzienlijk probleem met de monsternamen, omdat veel soorten slechts heel beperkt (qua aantal mycelia, maar ook qua volume in het hout) voor blijken te komen, en dus alleen bij heel intensieve bemonstering gevonden zullen worden.

Eén van de consequenties van intensief (economisch) bosbeheer is dat de hoeveelheid groot dood hout in bossen dramatisch is afgenomen, variërend van slechts 2% tot ongeveer 30% van de hoeveelheid die je in ongestoorde oude bossen zou aantreffen (Fridman & Walheim, 2000). In een recent overzicht van het belang van dood hout voor houtbewonende paddenstoelen in Deense bossen, toonden o.a. Heilman-Clausen & Christensen (2004) aan dat juist klein dood hout (minder dan 5 cm doorsnede) een belangrijk substraat vormt voor houtbewonende schimmels, in overeenstemming met het werk van Allmér et al. (2005). Uit hun resultaten bleek echter ook dat een aantal kernrot veroorzakende soorten (zoals *Ischnoderma*



Jonge vruchtlichamen van Fomitopsis rosea, op het zaagvlak van een sparrenstam in een bosreservaat in Midden-Zweden. (Foto & tekst: Nico Dam)

resinosum, een broertje van onze Teervlekkenzwam maar op loofhout voorkomend en erg zeldzaam [red.] bij voorkeur gevonden werd op dikke stammen. De afwezigheid van zulk groot dood hout in economisch beheerde bossen wordt als oorzaak gezien voor de uiterst beperkte verspreiding van een aantal soorten die

nu vrijwel beperkt zijn tot bosreservaten en oerbossen, zoals *Fomitopsis rosea* (Högberg & Stenlid, 1999).

Gastheerverscheidenheid en ectomycorrhizaschimmels

Specificiteit van ECM-schimmels

De mate waarin ectomycorrhizavormende paddenstoelen gastheerspecificiteit vertonen varieert van soort tot soort. Er bestaan opvallende generalisten, zoals de Gewone fopzwam (*Laccaria laccata*), die met een heel scala aan waardplanten samen kunnen leven. Het andere uiterste vormen schimmels die met slechts één enkel geslacht mycorrhiza kunnen vormen, zoals de Gele en Grijze ringboleten (*Suillus grevillei* en *S. viscidus*, uitsluitend bij Lariks). In het algemeen wordt aangenomen dat het proces van gastheerspecialisatie bij ECM-schimmels onomkeerbaar is: heeft zo'n schimmel zich eenmaal op een bepaalde gastheer gespecialiseerd, dan is er geen weg terug meer naar generalisme. Niettemin zijn onlangs ook argumenten tegen deze zienswijze gevonden in het geval van *Leccinum*, de Ruigsteelboleten. Soorten uit dit geslacht vertonen doorgaans een strikte gastheerspecificiteit, maar den Bakker et al. (2004) toonden aan dat *L. aurantiacum* (Rosse populierboleet s.l.) een soort is met een breed scala aan boompartners, die evolutionair gezien toch lijkt af te stammen van voorouders die op één enkel geslacht van bomen gespecialiseerd waren. Zo'n mogelijkheid tot omschakeling tussen waardplanten zou belangrijk kunnen zijn om perioden met extreme klimaatveranderingen (invallende ijstijden, of juist de huidige globale opwarming) te overleven. Op langere termijn zou het kunnen leiden tot ecologisch gespecialiseerde rassen of zelfs genetisch geïsoleerde soorten.

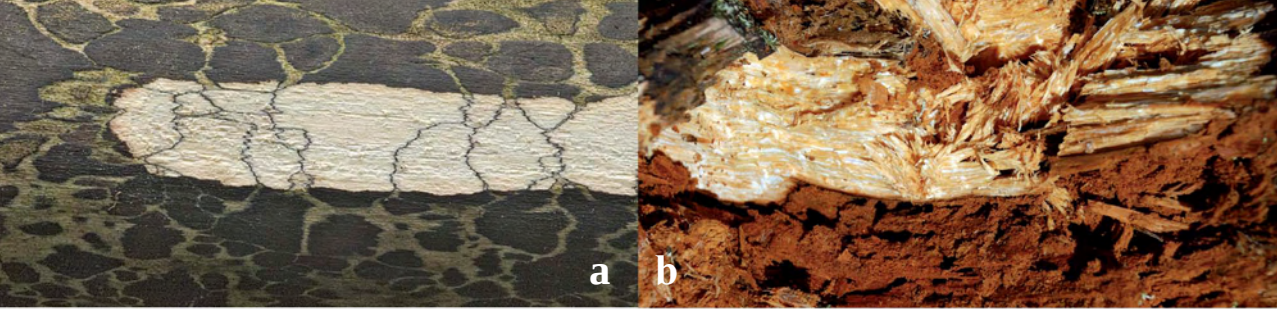
Genetische diversiteit bij de waardplant

Boreale bossen bezitten typisch een grote verscheidenheid aan ECM-paddenstoelen tegen slechts een gering aantal soorten waardplanten. Het is echter niet ondenkbaar dat die soortenrijkdom aan paddenstoelen niettemin samenhangt met een grote genetische variatie binnen die waardplanten. In een aantal zeer interessante, recente publicaties uit Finland van Korkama et al. (2006, 2007) werd aangetoond dat er een opvallend groot verschil was in samenstelling van de ECM-schimmelgemeenschappen die geassocieerd waren met snel of langzaam groeiende klonen van Fijnspaar. De sparrenopstanden met de sneller groeiende kloon hadden een duidelijk soortenrijkere en complexere ECM-schimmel flora dan de bestanden met de langzamer groeiende kloon. Naast de ECM-schimmels bleken ook de mycelia van strooisel-

afbrekende saprotoof levende schimmels en de met mycorrhiza geassocieerde bacteriën door het type kloon te worden beïnvloed. Die verschillen waren niet simpelweg een gevolg van de hogere worteldichtheid onder de snelgroeïende sparren, want daarvoor werd door de onderzoekers gecorrigeerd. Het lijkt er dus op dat zelfs de genetische variatie binnen een boomsoort invloed heeft op de soortensamenstelling van het bodemleven dat met hun wortels geassocieerd is. Korkama et al. suggereren dan ook dat het vaak nogal onregelmatige voorkomen van paddenstoelen van ECM-schimmels in ogenschijnlijk toch nogal uniforme bossen wel eens veroorzaakt zou kunnen worden door genetische verschillen tussen de potentiële gastheerbomen. Dit zou ook van economisch belang kunnen zijn voor de moderne bosbouw, waarin steeds meer van uniform klonaal plantmateriaal gebruik wordt gemaakt. Een andere fascinerende ontdekking van Korkama et al. (2006) was dat er ook een groot verschil bestond tussen de ECM-schimmelgemeenschappen in opstanden met sparren van Estse dan wel Finse origine. Blijkbaar kan het invoeren van buitenlands plantmateriaal een aanzienlijke invloed op de paddenstoelenflora uitoefenen, zelfs als de betrokken regio's, zoals in dit geval, niet eens zo erg ver uit elkaar liggen.

In een ander onderzoek naar het potentiële effect van het genotype van individuele bomen op ECM-schimmels, maar nu in natuurlijk bos, bepaalden Saari et al. (2005) welke soorten ECM-fungi verbonden waren met de wortelstelsels van vijf individuele Grove dennen (*Pinus sylvestris*) in een bos in Caledonië, Schotland. Het waren weer moleculaire technieken die dit onderzoek mogelijk maakten, omdat daarmee wortelfragmenten uit bodemmonsters aan individuele bomen toegekend konden worden. In dit geval werden geen verschillen gevonden tussen de individuele dennen, maar wel werd voor het eerst duidelijk hoeveel ECM-schimmels verbonden kunnen zijn met één enkele gastheer in natuurlijk, volwassen bos. Dat aantal lag, in feite, verrassend laag: zo'n 15 à 19 taxa per boom. Vergelijkbare studies uit de soortenrijke Scandinavische dennenbossen zijn er helaas (nog) niet, maar het valt te verwachten dat de aantallen daar een stuk hoger zullen uitvallen, vooral dankzij de grote soortenrijkdom van de Gordijnzwammen (*Cortinarius*).

Het zou te verwachten zijn dat gemengde bossen in principe een soortenrijkere paddenstoelengemeenschap kennen dan monocultures van loof- of naaldbomen. Dat zou dan vooral voor de (vaak gastheerspecifieke) ECM-vormers moeten gelden. (Zolang er natuurlijk wel ectomycorrhizavormende bomen in dat bos staan, natuurlijk.) Er zijn echter maar weinig experimentele tests van dit idee. In één van de grootste onderzoeken op dit gebied tot nu toe bekeken Ishida et al. (2007) de ECM-schimmelgemeenschappen in twee gemengde loof/naaldbossen. Deze bossen bestonden uit acht verschillende boomsoorten uit zes genera: *Abies* en *Tsuga* (dennenfamilie), *Betula* en *Carpinus* (berkenfamilie), en *Fagus* en *Quercus* (beukenfamilie). Dankzij moleculaire technieken kon een indrukwekkend totaal van 205 soorten ECM-schimmels worden aangetoond, maar de onderzoekers schatten het totale aantal aanwezige soorten op ruim 300. Een groot deel van de aangetoonde ECM-schimmels vertoonde een zekere mate van gastheerspecificiteit. De gemengde samenstelling van de bossen droeg aldus significant bij aan de diversiteit van de paddenstoelengemeenschap. Ook bleek uit dit onderzoek dat de schimmeldiversiteit toenam met de taxonomische diversiteit van de boomsoorten in de proefvakken. Dit zou moeten betekenen dat, onder overigens gelijke omstandigheden, een bos met bijvoorbeeld twee soorten (ECM-vormende) loofbomen en twee soorten naaldbomen meer soorten ECM-schimmels zou moeten huisvesten dan een bos met vier soorten loofbomen of vier soorten naaldbomen. Het zou interessant zijn om dit idee experimenteel te toetsen, in speciaal daarvoor opgezette bosopstanden.



Figuur 2. a) Barrièrevorming tussen verschillende mycelia van *Xylaria longipes* in en op een esdoornentak (Foto & tekst: Nico Dam); b) Barrièrevorming aan de grens tussen twee mycelia in een grove-dennenstronk. Eén mycelium vormt witrot (boven), het andere bruinrot (onder). (Foto: Andy Taylor, Uppsala, Zweden, april 2008)

Populatiestructuur bij schimmels

Eén van de lang onbeantwoord gebleven vragen uit de paddenstoelenecologie is die naar de verdeling van individuele mycelia in een populatie. Berkenzwammen op een dode berk kun je tellen, maar om hoeveel individuele mycelia gaat het dan? De verborgen leefwijze van het mycelium maakt het meestal onmogelijk om in het veld te herkennen welke paddenstoelen bij welk mycelium horen. Houtzwammen vormen soms een uitzondering, als ze grenslijnen vormen tussen individuele mycelia. Die grenzen bestaan soms uit zwarte lijnen, maar zijn ook bijzonder duidelijk als ze bruin- en witrot producerende mycelia van elkaar scheiden (Figuur 2). Vergelijkbare barrières kunnen soms in het lab worden gereproduceerd, door verschillende individuen van dezelfde soort bij elkaar in een bak op kunstmatige voedingsbodems te laten groeien. Als in zo'n geval duidelijke grenzen ontstaan tussen beide mycelia, dan wordt dat als bewijs gezien dat het om twee verschillende individuen gaat. Het verschijnsel wordt **somatische incompatibiliteit** genoemd, en de genetisch blijkbaar verschillende (= incompatibele) individuen worden **genets** genoemd. Deze methode is eind vorige eeuw wel toegepast om de grootte van genets in een aantal ECM-fungi te bepalen (zie o.a. Dahlberg & Stenlid, 1990). Ze heeft echter als nadeel, net als bij de bovengenoemde identificatiepogingen op basis van schimmelcultures, dat het alleen werkt voor schimmels die willen groeien op kunstmatige voedingsbodems. En bovendien vertonen ook niet alle schimmels somatische incompatibiliteit.

Moleculair genetische technieken (alweer) zijn de laatste jaren bijzonder succesvol geweest in het onderscheiden van individuen binnen schimmelsoorten, waardoor onze kennis over de populatie-opbouw van schimmels in korte tijd aanzienlijk is toegenomen. Eén van de meest uitgebreide studies naar de populatiestructuur van ECM-schimmels is uitgevoerd door Roland Marmeisse en medewerkers uit Lyon (Gryta et al., 1997; Guidot et al., 2001), aan *Hebeloma cylindrosporum* (Smalsporige vaalhoed) bij Zeeden (*Pinus pinaster*) in de duinen aan de Franse westkust. De ontwikkeling van soortspecifieke DNA-labels maakte het mogelijk om individuen van de vaalhoed zowel bovengronds (de vruchtlichamen) als ondergronds (de gemycorrhizeerde worteltopjes) te volgen. Dit onderzoek toonde aan dat *H. cylindrosporum* in het zeer dynamische milieu van de 'levende' zandduinen niettemin permanent aanwezig was met grote, meerjarige mycelia die vaak ook grote vruchtlichamen produceerden. In schril contrast daarmee bleek diezelfde soort in naburige zeedenbestanden in de 'rustiger' binnenduinstrand, slechts een moeizaam bestaan te leiden, in de vorm van kleine genets die ieder maar één of twee jaar kleine vruchtlichamen produceerden. Die kleine mycelia verschenen dan ook nog alleen daar waar bodemverstoring had plaatsgevonden, bijv. in bandensporen of voetafdrukken, en ze overleefden hooguit twee jaar. Het lijkt er dus op dat

H. cylindrosporum slecht met andere ECM-schimmels kan concurreren, en alleen daar stand kan houden waar een gevestigde populatie van andere ECM-schimmels ontbreekt.

Andere ectomycorrhizavormers blijken niettemin een vast bestanddeel van schimmelgemeenschappen te kunnen vormen, ook als ze daar zelf steeds als slechts kleine, kortlevende genets in aanwezig zijn (Fiore-Donno & Martin, 2001; Bergmann & Miller, 2002). Deze schimmels, zoals bijv. de Amethystzwam (*Laccaria amethystina*) en *Russula brevipes*, zijn er blijkbaar op ingesteld om de wortels van hun gastheerbomen regelmatig opnieuw te koloniseren vanuit sporen. Boomwortels in ECM-bossen zijn meestal voor vrijwel 100% gemycorrhizeerd, en het is zeer waarschijnlijk dat 'kale' wortels die daar in de bodem verschijnen snel door het aanwezige mycelium gekoloniseerd zullen worden. Een enkele spore van bijv. *L. amethystina* moet, alleen al vanwege de geringe grootte, veel minder concurrentiekrachtig zijn dan al gevestigde complete mycelia van andere soorten, dus het is verbazend dat zo'n soort toch een groot aandeel van de boomwortels weet te koloniseren, zelfs in opgaand, volwassen bos.

Waar zit het mycelium?

Schimmels kunnen, enkele uitzonderingen daargelaten (zoals *Piloderma fallax*, met z'n karakteristiek gele mycelium), niet van uitsluitend hun mycelium worden gedetermineerd. Als direct gevolg daarvan is het altijd erg moeilijk geweest om de ruimtelijke verdeling van schimmels in hun substraat te bestuderen. Ook dit onderzoeksveld heeft enorme vooruitgang geboekt dankzij de moleculaire technieken. Een aantal onderzoekers heeft zich bijvoorbeeld gestort op de verticale verdeling van ECM-mycelium in de bodem. In één van de gedetailleerde studies van de mycorrhiza-groep uit Aberdeen (Genney et al., 2006) is gekeken naar de ECM-schimmelgemeenschap bij Grove den in de duinen van de noordoostkust van Schotland. Ze namen bodemonsters van $2 \times 2 \times 2$ cm³ over een totale diepte van 20 cm, isoleerden daar zowel de mycorrhiza's als het vrije mycelium uit, en identificeerden de betreffende schimmels via hun DNA. Hun resultaten duiden op een enorme soortenrijkdom in de bodem: er werden tot 70 verschillende soorten schimmels geïsoleerd uit één enkel bodemkubusje van 8 cm³. Ook werd duidelijk dat de meeste schimmels zich in de bovenste paar centimeters van de bodem ophielden, al waren er ook een aantal die bij voorkeur dieper in de bodem zaten. Bovendien bleek dat bij sommige soorten schimmels de gemycorrhizeerde worteltopjes en het vrije mycelium ruimtelijk gescheiden in de bodem voorkwamen.

Een complicerende factor bij het onderzoek van de Schotten is dat bij Grove den de fijne worteltjes (die bij mycorrhiza betrokken zijn) ook bij voorkeur in de bovenste bodemlaag zitten. Je kunt daardoor moeilijk zeggen of de schimmels die vooral hoog in de bodem voorkwamen daar zaten omdat ze nu eenmaal de bovenste bodemlaag prefereren, of omdat ook de gewenste boomworteltjes er zaten. Dit aspect is onderzocht door Rosling et al. (2003). Zij verzamelden boomwortels in een aantal podzol bodemprofielen in Noord-Zweden, en bepaalden de schimmels die daarin op boomwortels voorkwamen. De meeste schimmels (15 van de 25 soorten) bleken uitsluitend in de minerale bodemlaag voor te komen. Dit zou kunnen verklaren waarom veel van de soortenrijkdom aan schimmels gemist wordt wanneer in onderzoek alleen de organische bodemlaag bemonsterd wordt. Als bijkomende bijzonderheid leverde Rosling's onderzoek ook nog drie *Piloderma*-soorten op die nog nooit eerder waren waargenomen.

Onderzoek naar de ECM-schimmelgemeenschap in de strooisellaag van bos in Estland, door Tedersoo et al. (2003), toonde een duidelijke ruimtelijke scheiding aan tussen mycelia van ECM-schimmels die in het rottende houtige strooisel zaten of in de bodem tussen en direct naast het strooisel. Veel taxa met resupinate vruchtlichamen, zoals Rouwkorstjes (*Tomentella* spp.), werden vooral gevonden op mycorrhiza's in rottend hout. Dit onderzoek toonde niet alleen aan dat mycelia duidelijk ruimtelijk gescheiden voorkomen, maar ook dat schimmels die geen opvallende vruchtlichamen vormen niettemin een aanzienlijk deel van de totale ECM-schimmelgemeenschap kunnen vormen. In dit specifieke geval vormde 60% van de geïdentificeerde soorten slechts onopvallende vruchtlichamen. En ten slotte benadrukte hun werk eens te meer één van de grootste verrassingen die de moleculaire aanpak van ECM-onderzoek heeft opgeleverd: veel paddenstoelen die traditioneel geacht werden bij saprotroof levende schimmels te horen, bijvoorbeeld omdat ze op hout groeien, bleken in feite de vruchtlichamen van ectomycorrhiza-vormende schimmels te zijn. *Tomentella* is hier weer een voorbeeld van (Köljalg et al., 2000).

De scheidslijn tussen saprotroof en mycorrhiza

De relatieve activiteit van saprotrofe en ECM-schimmels is een onderwerp dat sinds kort nogal wat aandacht trekt. Veel nieuwe resultaten zijn verkregen door de groep van Björn Lindahl en medewerkers, aan het SLU in Uppsala, Zweden.

Het is nog niet zo lang geleden dat algemeen werd aangenomen dat ECM-schimmels niet zelf strooisel afbreken, maar afhankelijk zijn van saprotrofe schimmels (en bacteriën) voor opneembare voedingsstoffen. Inmiddels is echter duidelijk geworden dat veel ECM-schimmels zelf in staat zijn om enzymen uit te scheiden waarmee een heel scala aan organische stoffen afgebroken kan worden (Lindahl et al., 2005). Bovendien is gebleken dat het onwaarschijnlijk is dat saprotroof levende schimmels significante hoeveelheden mineralen vrijmaken (dat wil zeggen, in de bodem brengen, zodat andere organismen ze weer kunnen opnemen). De reden daarvoor is dat zowel mineralen als koolstof efficiënt binnen het saprotrofe mycelium blijken te circuleren, waardoor de noodzaak om steeds maar weer nieuwe organische stof af te breken vermindert (Lindahl et al., 2001a; Lindahl & Olssen, 2004). In een aantal bijzonder elegante experimenten zijn pulsaties in het mycelium aangetoond, waardoor de celinhoud (cytoplasma) als het ware rondgepompt wordt (Tlalka et al., 2007). Dit rondpompen van cel-sap door een mycelium, en de uitgestrekte, dikke rhizomorfen die door sommige saprotrofe schimmels gevormd worden (denk aan Grote stinkzwam of Breedplaatwortelzwam) zorgen ervoor dat plekken met dood organisch materiaal in een bos over grote afstanden met elkaar verbonden kunnen worden.

Toen men zich eenmaal realiseerde dat ECM-schimmels ook zelf organisch materiaal kunnen afbreken, rees gelijk de vraag in hoeverre mycelia van ECM-vormende en saprotrofe schimmels directe concurrenten van elkaar zouden kunnen zijn bij het koloniseren van



De vruchtlichamen van Rouwkorstjes (hier Tomentella sublilacina) groeien vaak op hout, maar blijken in feite typische ectomycorrhizavormers te zijn. (Foto & tekst: Nico Dam)

geschikt substraat. In een serie experimenten forceerden Lindahl et al. (1999, 2001b) de interactie tussen mycelia van de saprotrofe *Psilocybe fascicularis* (Gewone zwavelkop) en de ECM-schimmel *Suillus variegatus* (Fijnschubbige boleet). De zwavelkop was geënt op blokjes hout van variabele grootte, en de boleet op de worteltjes van Grove den. Zij toonden aan dat de boleet voedingsstoffen kon afpakken van de zwavelkop, maar dat dat omgekeerd kon worden door de zwavelkop op groter substraat te enten (en daarmee een robuustere uitvalsbasis te verschaffen). Dit onderzoek wijst erop dat er in onze bossen waarschijnlijk een sterk dynamische interactie tussen ECM-schimmels en saprotrofe schimmels aan de gang is, waar we tot voor kort geen weet van hadden.

In één van de belangrijkste bijdragen aan de schimmeleecologie van de laatste jaren bestudeerden Lindahl et al. (2007) de details van de ruimtelijke verdeling van schimmels in de bodem van een typisch Scandinavisch Grove-dennenbos in Midden-Zweden. De schimmels werden zoveel mogelijk op naam gebracht door middel van DNA-sequenties. De ruimtelijke verdelingen van de schimmels werden vervolgens gecorreleerd aan de leeftijd, de koolstof/stikstof-verhouding (C/N ratio) en de natuurlijke abundantie van het ^{15}N -isotoop in de organische stof van de verschillende bodemlagen. Verrassend genoeg bleken de saprotrofe schimmels vrijwel beperkt te zijn tot het jongste strooisel (minder dan 4 jaar oud), waarin ze de organische koolstof (C) vrijmaakten, maar de stikstof (N) onaangeroerd lieten. Onder deze jongste strooisellaag, in het afgebroken strooisel en de humus, bleken ECM-schimmels veruit te domineren. Juist in deze diepere bodemlagen werd het merendeel van de stikstof vrijgemaakt, en waarschijnlijk voor een deel (weer) aan de waardplanten doorgegeven. Deze resultaten wijzen er sterk op dat de activiteiten van de twee groepen schimmels zowel in ruimte als in tijd gescheiden zijn, althans in de duidelijk gelaagde bodems van de noordelijke bossen. Daarnaast werd ook duidelijk dat er nog steeds veel gegevens ontbreken aan de databases met DNA-sequenties van schimmels, die gebruikt worden om myceliumfragmenten uit bodemmonsters tot op soort te determineren. Vooral de ascomyceten zijn slecht vertegenwoordigd.

Een vergelijkbaar Zweeds dennenbos vormde het toneel voor een ander grensverleggend onderzoek naar het belang van schimmels in natuurlijke ecosystemen. In dit geval ging het om de rol van schimmels als ‘pijpleidingen’ voor vrijgemaakte koolstof terug in de bodem. Eén van de grote onbekenden in relatie tot de koolstofkringloop in bossen is de bijdrage van boomwortels en de daarmee geassocieerde organismen aan de stofwisseling in de bodem. Die factor te kunnen beoordelen is van groot belang voor het modelleren van koolstofinput en -output in bos-ecosystemen. Högberg et al. (2001) verwijderden de schors rondom de stammen van Grove den in een aantal proefvakken. Door dat ‘ringen’ werd in die bomen het transport van fotosyntheseproducten vanuit de kroon naar de wortels effectief geblokkeerd, waardoor zowel de wortels als de bijbehorende mycorrhizaschimmels verstoken bleven van voedsel. De idee was dan dat als er verschillen in CO_2 -uitstoot van de bodems in (onbehandelde) controleplots en in de geringde plots gemeten zouden worden, deze indicatief zouden zijn voor de respiratie van de combinatie boomwortel + mycorrhizaschimmel. De metingen toonden aan dat maar liefst ruim 50% van de totale CO_2 -uitstoot afkomstig was van het wortelstelsel en de bijbehorende schimmels. Vijf dagen na het ringen was de respiratie al met 37% afgenomen, en de fructificatie van de ECM-schimmels liep al binnen twee dagen significant terug. In een vervolgonderzoek toonden Högberg & Högberg (2002) aan dat de mycelia van ECM-fungi ongeveer een derde deel van de totale microbiële biomassa van

deze Grove-dennenbossen uitmaakten, en dat ze, samen met de boomwortels zelf, voor de helft van het in de bodem geproduceerde CO₂ verantwoordelijk waren. Uit dit onderzoek blijkt duidelijk dat het transport van koolstof vanuit de bomen naar het mycorrhizavormende mycelium één van de belangrijkste kanalen is waarlangs fotosyntheseproducten in de bodem terecht komen.

Toekomstige ontwikkelingen

Paddenstoelen en klimaatverandering

De mate waarin de mondiale klimaatverandering zijn weerslag zal hebben op de verspreiding en het functioneren van schimmels zal ongetwijfeld een belangrijk onderzoeksgebied worden in de komende jaren. Voor grote delen van Europa worden veranderingen in patroon en hoeveelheid van de neerslag voorspeld. Experimenten waarbij onder gecontroleerde condities een kunstmatig klimaat werd gecreëerd hebben al aangetoond dat zowel droogte als vernatting een grote invloed op het bodemleven kunnen hebben. Vooral droogte is een belangrijke parameter voor de activiteit van allerlei organismen in de bodem. Schimmelsoorten die aan periodieke droogte zijn aangepast zouden het toekomstige klimaat wel eens prettig kunnen gaan vinden. Ook de verspreidingspatronen van boomsoorten in Europa zullen waarschijnlijk aanzienlijk veranderen als gevolg van de klimaatverandering, en dat zal directe gevolgen hebben voor de met die bomen geassocieerde schimmels.

Een nog onbeantwoorde maar niettemin bijzonder belangrijke vraag is wat het effect van de klimaatverandering op het functioneren van ecosystemen zal zijn. We weten op dit moment nog vrijwel niets over de rol van individuele soorten of zelfs groepen van vergelijkbare soorten in ecosystemen. Kennis hieromtrent moet uit veldonderzoek komen, aan de ecosystemen zelf, om zo de mogelijke consequenties van de door de mens veroorzaakte veranderingen in schimmelpopulaties te kunnen beoordelen. Door de voortdurende vooruitgang van moleculaire technieken zullen ons waarschijnlijk binnen niet al te lange tijd de middelen ter beschikking staan om de activiteit van schimmels in het veld te bepalen. Ik ben er zeker van dat ons in dat opzicht nog heel wat verrassingen wachten.

Schimmels en de toenemende CO₂-concentraties

Het is een erkend feit dat de concentratie van kooldioxide (CO₂) in de atmosfeer dramatisch is toegenomen sinds de industriële revolutie, en dat die stijging nog steeds doorgaat. Enkele onderzoekers hebben de potentiële effecten van die verhoogde CO₂-concentraties op ECM-schimmelgemeenschappen bestudeerd (zie bijv. Fransson et al., 2001). De algemene aanname is dat een verhoogd CO₂-gehalte zal leiden tot toenemende koolstoffixatie door fotosynthese, en dat daardoor meer fotosyntheseproducten (lees: suikers) ter beschikking zullen komen aan de plantenwortels en de daarmee geassocieerde mycorrhiza's. Verhoogde productiviteit van mycelia en toegenomen kolonisatiegraad van worteltopjes door ECM-schimmels is inderdaad waargenomen (Godbald et al., 1997). Onduidelijk is echter of dat blijvende effecten zijn, of alleen maar een kortdurende respons op de verandering in CO₂-concentratie. Ander onderzoek (Parrent & Vilgalys, 2007) heeft slechts minimaal effect van verhoogde CO₂-concentraties op ECM-schimmelgemeenschappen kunnen aantonen. In feite zijn directe effecten van verhoogde CO₂-concentraties op schimmels onwaarschijnlijk, gezien het feit dat CO₂-concentraties in de bodem, en ongetwijfeld ook in dood hout, sowieso al een stuk hoger zijn dan die in de atmosfeer. Dat is een gevolg van de stofwisseling van het bodemleven, en de relatief geringe gasdiffusie in dit substraat.

En de amateurmycologen?

Waar en wanneer paddenstoelen zullen opduiken is een berucht onvoorspelbaar fenomeen. Hierdoor is het bijzonder lastig om betrouwbare gegevens te verkrijgen over verspreiding van schimmels, en over potentiële veranderingen in de ecologie van die schimmels. Niettemin is in twee gevallen aangetoond dat de fenologie van paddenstoelen, dwz het patroon van fructificatie in de tijd, in de afgelopen jaren al is veranderd. In Zuid-Engeland fructificeren sommige soorten vroeger en langduriger dan in het verleden, terwijl andere soorten sinds kort twee fructificatiepieken per jaar vertonen (Gange et al., 2007). In contrast hiermee bleek in Noorwegen de fructificatieperiode met maar liefst bijna twee weken vertraagd te zijn sinds 1980 (Kausrud et al., 2008). Dit onderzoek is feitelijk alleen maar mogelijk geweest dankzij grote aantallen opgeslagen waarnemingen en herbariumcollecties door amateurmycologen. Langetermijn onderzoek waarbij ook naar de fructificatie van schimmels wordt gekeken, naar de paddenstoelen dus, heeft essentiële informatie over de ecologie van schimmels opgeleverd. Financiering van zulk onderzoek is, vandaag de dag, onmogelijk. Eveneens is het in veel landen in Europa (en daarbuiten) helaas erg moeilijk geworden om financiering te krijgen voor grootschalig taxonomisch onderzoek aan schimmels, ondanks het feit dat er duidelijk behoefte is aan zulk werk. Dit zijn gebieden waar amateurs een essentiële rol kunnen (blijven) vervullen.

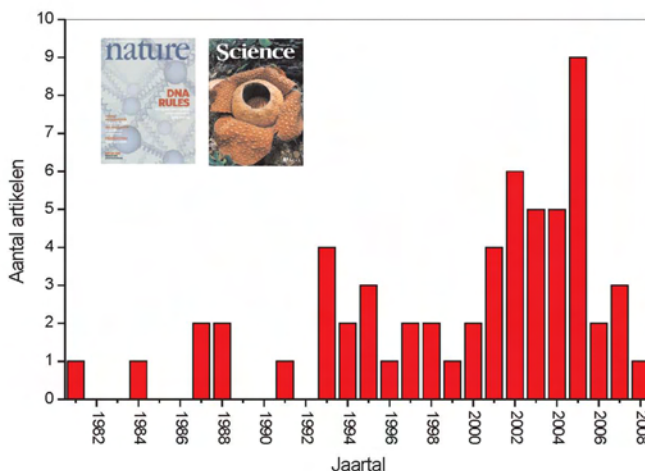
In verschillende delen van de wereld lopen initiatieven die er op gericht zijn organismen te catalogiseren aan de hand van korte stukjes DNA. (Zie bijv. de Europese webstek <http://www.ecbol.org>.) Dit wordt wel 'barcoding' genoemd, streepjescodering: een kort stuk DNA dat alle organismen bezitten, maar dat variabel genoeg is om er individuele soorten mee te kunnen onderscheiden wordt gebruikt als streepjescode voor dat organisme – net als de streepjescode op supermarktproducten. Deze aanpak valt of staat met de correcte identificatie van representatieve exemplaren van iedere soort. In vele landen van Europa is het aantal professionele mycologen dat de interesse of zelfs maar de kennis heeft om paddenstoelen te identificeren, echter aanzienlijk geslonken. Gelukkig zijn er nog steeds heel wat amateurmycologen die veel ervaring op dit gebied hebben, en het is niet onwaarschijnlijk dat er in de komende jaren in toenemende mate een beroep op deze begaafde enkelingen gedaan zal worden door de streepjescodeerders.

Samenvatting

Een groot deel van de toename van onze kennis van schimmelecolgie van de afgelopen jaren is te danken aan de ontwikkelingen in de moleculaire genetika. Het is inmiddels mogelijk om schimmel-DNA direct uit een groot aantal substraten te halen (zoals grondmonsters, dood hout, enz.), waardoor het mogelijk is geworden om gedetailleerde uitspraken te doen over verspreiding, verscheidenheid en functie van schimmels. Nog maar 20 jaar geleden was het vrijwel onmogelijk om zulke gegevens te verkrijgen. De nieuwe resultaten hebben laten zien dat schimmelgemeenschappen nog gevarieerder en complexer in elkaar steken dan men al dacht. Bovendien bleek de verscheidenheid aan ectomycorrhiza-vormende schimmels aanzienlijk groter te zijn dan gedacht, omdat veel vroeger als saprotroof gekarakteriseerde schimmels in feite typische mycorrhizavormers bleken te zijn (bijv. de korstzwammen uit het geslacht *Tomentella*).

Van oudsher een van de belangrijkste beperkingen bij veldonderzoek naar de ecologie van schimmels (of de microbiota in het algemeen) werd gevormd door de enorme heterogeni-

Figuur 3: De aantallen artikelen over mycorrhiza tussen 1981 en april 2008 in *Nature* en *Science*, volgens gegevens uit de Science Citation Index.



teit van het mycelium, in zowel ruimte als tijd, en zowel qua substraat als inherent aan de schimmel zelf. Koppel dat aan de karakteristieke megaverscheidenheid van microbiële levensgemeenschappen, en je staat voor een schier onmogelijke taak als je toch betrouwbare en nauwkeurige uitspraken over zulke systemen wilt doen.

Dit is een onderzoekgebied waar moleculaire technieken voor een revolutie hebben gezorgd. Moleculaire ecologie is een vakgebied dat zich zeer snel ontwikkelt, en in de nabije toekomst zal het mogelijk worden om zelfs de heterogeniteit van schimmelgemeenschappen in kaart te brengen, door onderzoek waarbij op grote schaal monsters genomen worden. Zulk onderzoek is essentieel als we willen begrijpen wat de fundamentele factoren zijn die diversiteit en functie van schimmelgemeenschappen ondersteunen en in stand houden.

Duidelijk is ook dat men zich steeds sterker bewust wordt van het belang van fungi als groep organismen. Dit valt bijvoorbeeld af te lezen aan het recent verschijnen van enkele geheel aan mycologie gewijde wetenschappelijke tijdschriften, zoals *Mycological Progress* en *Fungal Biology Reviews*, en het onlangs door Elsevier gelanceerde *Fungal Ecology*. Ook in bredere kring neemt de interesse voor mycologie toe. Er is een geleidelijke toename van mycorrhiza-gerelateerde publicaties in de twee toptijdschriften, *Nature* en *Science*, over de afgelopen 25 jaar (Figuur 3). Zoals aan de in dit verhaal geciteerde publicaties kan worden afgelezen, behoren Europese mycologen, zowel professioneel als amateur, bij de wereldtop in het onderzoek naar de ecologie van schimmels. Ik hoop dat dat nog minstens 100 jaar zo blijft.

[Vertaling: Nico Dam]

Literatuur

- Allmér J, Vasiliauskas R, Ihrmark K, Stenlid J & Dahlberg A (2006). Wood-inhabiting fungal communities in woody debris of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), as reflected by sporocarps, mycelial isolations and T-RFLP identification. *FEMS Microbial Ecology* 55: 57–67.
- Bergemann SE & Miller SL (2002). Size, distribution and persistence of genets in local populations of the late-stage ectomycorrhizal basidiomycete *Russula brevipes*. *New Phytologist* 156: 313–320.
- Boddy L, Frankland J & van West P (2008). *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Elsevier, Amsterdam.
- Dahlberg A & Stenlid J (1990). Population structure and dynamics in *Suillus bovinus* as indicated by spatial distribution of fungal clones. *New Phytologist* 155: 487–493.
- den Bakker HC, Zuccarello GC, Kuyper ThW & Noordeloos ME (2004). Evolution and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Leccinum*. *New Phytologist* 163: 201–215.
- Fiore-Donno A-M & Martin F (2001). Populations of ectomycorrhizal *Laccaria amethystina* and *Xerocomus* spp. show contrasting colonization patterns in a mixed forest. *New Phytologist* 152: 533–542.

- Fransson PMA, Taylor AFS & Finlay RD (2001). Elevated atmospheric CO₂ alters root symbiont community structure in forest trees. *New Phytologist* 152: 431–442.
- Fridman J & Walheim M (2000). Amount, structure and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management* 131: 23–36.
- Gadd G (2007). Fungi in the environment. BMS Symposium Volume. Nottingham, September 2004.
- Gange AC, Gange EG, Sparks TH & Boddy L (2007). Rapid and recent changes in fungal fruiting patterns. *Science* 316: 71.
- Geml J, Laursen GA, O'Neill K, Nusbaum HC & Taylor DL (2006). Beringian origins and cryptic speciation events in the fly agaric (*Amanita muscaria*). *Molecular Ecology* 15: 225–239.
- Genney DR, Anderson IC & Alexander IJ (2006). Fine-scale distribution of pine ectomycorrhizas and their extramatrical mycelium. *New Phytologist* 170: 381–390.
- Godbold DL, Berntson GM & Bazzaz FA (1997). Growth and mycorrhizal colonization of three North American tree species under elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist* 137: 433–440.
- Guidot A, Debaud J-C & Marmeisse R (2001). Correspondence between genet diversity and spatial distribution of above – and below-ground populations of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *Molecular Ecology* 10: 1121–1131.
- Gryta H, Debaud J-C, Effosse A, Gay G & Marmeisse R (1997). Fine scale structure of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* in coastal sand dune forest ecosystems. *Molecular Ecology* 6: 353–364.
- van der Heijden M & Sanders I (2002). *The Ecology of Mycorrhizas*. Ecological Studies Series. Vol. 157, Springer Verlag.
- Heilmann-Clausen J & Christensen M (2004). Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* 201: 105–117.
- Hooper DU, et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Högberg N & Stenlid J (1999). Population genetics of *Fomitopsis rosea* – a wood decay fungus of old growth European taiga. *Molecular Ecology* 8: 703–710.
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M & Read DJ (2001). Large-scale forest girdling experiment demonstrates that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411: 789–792.
- Högberg MN & Högberg P (2002). Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist* 154: 791–795.
- Ishida TA, Nara K & Hogetsu T (2007). Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insights from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist* 174: 430–440.
- Kausserud H, Svegård IB, Saetre G-P, Knudsen H, Stensrud O, Schmidt O, Doi S, Sugiyama T & Högberg N (2007). Asian origin and rapid global spread of the destructive dry rot fungus *Serpula lacrymans*. *Molecular Ecology* 16: 3350–3360.
- Kausserud H, Stige LC, Vik JO, Økland RH, Høiland K & Stenroth NC (2008). Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 105: 3811–3814.
- Korkama T, Pakkanen A & Pennanen T (2006). Ectomycorrhizal community structure varies among Norway spruce (*Picea abies*) clones. *New Phytologist* 171: 815–824.
- Korkama T, Fritze H, Pakkanen A & Pennanen T (2007). Interactions between extraradical ectomycorrhizal mycelia, microbes associated with the mycelia and growth rate of Norway spruce (*Picea abies*) clones. *New Phytologist* 173: 798–807.
- Kullman L (2002). Boreal tree taxa in the central Scandes during the Late-Glacial: implications for late-Quaternary forest history. *J. Biogeography* 29: 1117–1124.
- Köljal U, Dahlberg A, Taylor AFS, Larsson E, Hallenberg N, Stenlid J, Larsson K-H, Fransson PM, Kärén O, & Jonsson L (2000). Diversity and abundance of resupinate thelephoroid fungi as

- ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. *Molecular Ecology* 9: 1985–1996.
- Lindahl B, Stenlid J, Olsson S & Finlay R (1999). Translocation of ^{32}P between interacting mycelia of a wood decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytologist* 144: 183–193.
- Lindahl B, Finlay R & Olsson S (2001a). Simultaneous, bidirectional translocation of ^{32}P and ^{33}P between wood blocks connected by mycelial cords of *Hypholoma fasciculare*. *New Phytologist* 150: 189–194.
- Lindahl B, Stenlid J & Finlay R (2001b). Effects of resource availability on mycelial interactions and ^{32}P transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms. *FEMS Microbiology Ecology* 38: 43–52.
- Lindahl BD & Olsson S (2004). Fungal translocation – creating and responding to environmental heterogeneity. *Mycologist* 18: 79–88.
- Lindahl BD, Finlay RD & Cairney JW (2005). Enzymatic activities of mycelia in mycorrhizal fungal communities. In: *The Fungal Community - Its Organisation and Role in the Ecosystem* (Dighton J, White JF & Oudemans P, eds.), pp. 331–348. Taylor & Francis, Boca Raton, FL.
- Lindahl BD, Ihrmark K, Boberg J, Trumbore SE, Högborg P, Stenlid J & Finlay RD (2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173: 611–620.
- Murat C, Díez J, Luis P, Delaruelle C, Dupré C, Chevalier G, Bonfante P & Martin F (2004). Polymorphism at the ribosomal DNA ITS and its relation to postglacial re-colonization routes of the Perigord truffle *Tuber melanosporum*. *New Phytologist* 164: 401–411.
- Nilsson RH, Ryberg M, Kristiansson E, Abarenkov K, Larsson K-H & Kõljalg U (2006). Taxonomic reliability of DNA sequences in public sequence databases: A fungal perspective. *PLoS ONE* 1(1): e59. doi:10.1371/journal.pone.0000059
- Parrent J, Vilgalys R (2007) Biomass and compositional responses of ectomycorrhizal fungal hyphae to elevated CO_2 and nitrogen fertilization. *New Phytologist* 176: 164–174.
- Pirozynski KA (1983). Pacific mycogeography: an appraisal. *Australian J. Bot., Suppl.* 10: 137–159.
- Rosling A, Landeweert R, Lindahl BD, Larsson KH, Kuyper TW, Taylor AFS & Finlay RD (2003). Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. *New Phytologist* 159: 775–783.
- Saari SK, Campbell CD, Russell J, Alexander IJ & Anderson IC (2005). Pine microsatellite markers allow roots and ectomycorrhizas to be linked to individual trees. *New Phytologist* 165: 295–304.
- Tlalka M, Bebb DP, Darrah PR, Watkinson SC & Fricker MD (2007) Emergence of self-organised oscillatory domains in fungal mycelia. *Fungal Genetics and Biology* 44: 1085–1095.
- Taylor AFS, Hills A, Simonini G, Both EE & Eberhardt U (2006). Detection of species within the *Xerocomus subtomentosus* complex in Europe using rDNA-ITS sequences. *Mycological Research* 110: 276–287.
- Taylor AFS, Hills AE, Simonini G, Muñoz JA & Eberhardt U (2007). *Xerocomus silwoodensis* sp. nov., a new species within the European *X. subtomentosus* complex, *Mycological Research* 111: 403–408.
- Tedersoo L, Kõljalg U, Hallenberg N & Larsson KH (2003). Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytologist* 159: 153–165.
- Toljander JF, Eberhardt U, Toljander YK, Paul LR & Taylor AFS (2006). Species composition of an ectomycorrhizal fungal community along a local nutrient gradient in a boreal forest. *New Phytologist* 170: 873–884.
- Toljander YK, Lindahl BD, Holmer L & Högborg NOS (2006). Environmental fluctuations facilitate species co-existence and increase decomposition in communities of wood decay fungi. *Oecologia* 148: 625–631.