



WIE HET EERST KOMT.....¹

Thomas W. Kuyper

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

Kuyper, Th.W. 2012. First come... *Coolia* 55(1): 1–6.

It has always been problematical for mycologists to explain very high species richness on the basis of niche differentiation. Recent research has suggested alternative explanations for such high richness, and assembly history has been recognised as an important factor that structures fungal communities. A recent study used wood-decomposing fungi to test the importance of the order in which fungi colonise a woody substrate. A major priority effect was noted that resulted in different levels of species richness and different species composition. Different levels of nitrogen availability also affected species composition at the end of the experiment. The priority effect also resulted in major differences in the decomposition rate of wood, and wood blocks that were colonised by more species of fungi were decomposed more slowly. Priority effects are very important in the relation between fungal species diversity and ecosystem processes.

Een van de belangrijkste vragen in de ecologie betreft het verklaren van soortenrijkdom. Hoe kunnen zoveel verschillende soorten op dezelfde plek voorkomen? Voor mycologen is het belang van die vraag evident, want met zo'n 5000 soorten paddenstoelen in Nederland dient de vraag hoe al die soorten naast elkaar kunnen voorkomen zich vanzelfsprekend aan. Lange tijd werd de verklaring voor die soortenrijkdom afgeleid uit een klassieke theorie, namelijk die van de Russische ecooloog Gause. Zijn theorie stelt dat soorten alleen kunnen voortbestaan als ze een verschillende nis ('niche') bezetten; soorten die in dezelfde ecologische nis voorkomen zullen met elkaar concurreren en uiteindelijk zal een van beide soorten de andere soort wegconcurreren. Dat principe van uitsluiting via concurrentie heeft de charme van eenvoud, maar laat zich niet eenvoudig onderzoeken. Want hoe bepaal je of twee soorten die op dezelfde plek groeien, dezelfde of een verschillende ecologische nis bezetten? De verleiding is al snel groot om uit het bij elkaar voorkomen van die twee soorten te concluderen dat ze dan ook wel een verschillende nis zullen bezetten, maar daardoor wordt dit ecologische principe een niet-toetsbare cirkelredenering. Maar ook los van dit praktische probleem voor onderzoekers zullen mycologen het principe niet vanzelfsprekend vinden. Want kunnen we daarmee verklaren dat in sommige graslanden wel twintig soorten wasplaten (*Hygrocybe*) tegelijk voorkomen? Of dat in een hakboutbos in de kalkrijke Ardennen wel twintig verschillende klompvoeten (*Cortinarius* subgenus *Phlegmacium*) worden gevonden bij twee of drie boomsoorten die ectomycorrhiza vormen? Het voorkomen van nauw-verwante soorten in hetzelfde biotoop lijkt strijdig met Gause's principe. Want welk deel van de ecologische nis wordt nog niet bezet door de meer algemeen voorkomende wasplaten zoals *H. conica* of *H. virginea*, en wel door de grote zeldzaamheden onder de wasplaten?

Ook in andere gevallen lijkt de nis-theorie slecht te voldoen. Bij houtpaddenstoelen is het eveneens lastig voor te stellen dat elke soort haar eigen nis heeft. Natuurlijk, witrotschimmels en bruinrotschimmels bezetten een verschillende nis, stammen hebben deels een andere soortensamenstelling dan takken, loofhout heeft andere eigenschappen dan naaldhout, en bin-

¹ Deel 16 in de serie over ecologie van paddenstoelen. Voor deel 15 zie *Coolia* 53(4): 186–188.





nen zekere grenzen heeft zelfs elke boomsoort haar eigen houtpaddenstoelen. Maar naarmate het hout verder verteerd is, gaan alle soorten hout meer op elkaar lijken in chemisch opzicht; en om op dat hout te kunnen leven moeten soorten het lignine af kunnen breken om toegang te krijgen tot de cellulose en andere meer energierijke verbindingen. Nisdifferentiatie binnen houtafbrekende schimmels gaat namelijk niet zover dat soorten zich specialiseren door exclusief lignine of cellulose af te breken: lignine-affbraak levert onvoldoende energie op om daar uitsluitend van te leven, en het energierijke cellulose is alleen beschikbaar als de soort er in slaagt het lignine af te breken of chemisch te veranderen. Overigens zijn de problemen met de theorie van Gause niet beperkt tot paddenstoelen. Tropische bosecologen, die willen verklaren waardoor op een hectare tropisch regenwoud wel tot 500 soorten bomen voor kunnen komen, hebben hetzelfde probleem.

Het is daarom niet verbazingwekkend dat de theorie van Gause over het belang van nisdifferentiatie thans aanmerkelijk minder populair is. Paddenstoelenecologen zijn op zoek gegaan naar andere theorieën die de grote diversiteit beter kunnen verklaren. Een van die alternatieve theorieën legt de nadruk op historische effecten, het belang van welke soort als eerste een substraat koloniseert. Wanneer kolonisatie voor een belangrijk deel een toevalsproces is (je weet immers nooit wanneer een levende of dode boom als substraat beschikbaar komt), kunnen soorten naast elkaar voortbestaan wanneer gedurende het hele jaar geschikt substraat beschikbaar komt, maar soorten deels op verschillende tijden hun maximale sporenproductie hebben. Als daarnaast de meeste sporen niet ver van het vruchtlichaam terecht komen (dus als het verspreidingsvermogen van paddenstoelen een beperkende factor is), zul-

Figuur 1. Sneeuwzwam (*Hygrocybe virginea*). (Foto: Henk Huijser)





Figuur 2. *Paarse knoopzwam (Ascocoryne sarcoides). In het midden Echt Judasoor (Hirneola auricula-judae). (Foto: Maurice van der Molen)*

len identieke substraten dus toch een verschillende soortsamenvestelling hebben, met een paar algemene soorten en een zeer groot aantal zeldzame soorten die maar op een enkel stuk hout worden gevonden.

Historische effecten zijn natuurlijk niet altijd gemakkelijk te onderzoeken, want hoe kun je in een grasland de volgorde waarmee wasplaten dat grasland koloniseren beïnvloeden? Maar met houtzwammen kan zulk onderzoek gelukkig wel. Je kunt in het laboratorium gesteriliseerd hout enten met een door de onderzoeker uitgekozen soort en vervolgens nagaan hoe hout dat door die soort gekoloniseerd is, vervolgens ook door andere soorten gekoloniseerd kan worden. Aangezien je ook de keuze van de concurrenten kunt sturen in zo'n laboratoriumproef, kun je de rol van kolonisatiegeschiedenis experimenteel (en statistisch verantwoord, met herhalingen) onderzoeken. Zulk onderzoek is uitgevoerd door Fukami en collega's (2010) die daar recent over gerapporteerd hebben.

Zij kweekten tien soorten houtbewonende Ascomyceten en Basidiomyceten in petrischaaltjes. Aan het begin van iedere test enten ze steeds één soort op blokjes van gesteriliseerd hout (van *Nothofagus*; het onderzoek werd in Nieuw-Zeeland uitgevoerd, maar vrijwel alle door de onderzoekers gebruikte soorten paddenstoelen of nauw-verwante soorten komen ook in Nederland voor), en vier weken later een mengsel van de negen andere soorten. Omdat de onderzoekers ook geïnteresseerd waren in de effecten van stikstof en veranderingen in soortsamenvestelling in de tijd, en de proef ook nog statistisch verantwoord moest worden uitgevoerd (minimaal vijf herhalingen), was het niet mogelijk om alle tien soorten als eerste te laten verschijnen, maar beperkten de onderzoekers zich tot zeven soorten die als eerste het hout koloniseerden. Het is in zo'n proef natuurlijk noodzakelijk om er zeker van te zijn dat de toegevoegde soorten ook werkelijk overleefd hebben; moleculaire methoden bleken de aangewezen weg om in het hout (en niet alleen aan de oppervlakte van het hout waar de





Figuur 3. Geel schijfzwammetje (*Bisporella citrina*). (Foto: Henk Huijser)

vruchtlichamen verschijnen) het voorkomen van de verschillende soorten te kwantificeren. De helft van de proef werd geoogst na 4 maanden, de andere helft na 12 maanden.

Uit hun onderzoek bleek inderdaad het belang van het historische effect (wie het eerste komt); dat effect van kolonisatiegeschiedenis was ook na 12 maanden nog waarneembaar. De soortenrijkdom van het hout bleek sterk te verschillen, afhankelijk van welke soort als eerste het hout kon koloniseren. Was *Phlebia nothofagi* de eerstkomende soort, dan was de rijkdom aan het eind van de proef gemiddeld 1,3 soort per houtblokje; maar was *Trametes versicolor* de eerste kolonist, dan bleken er na een jaar gemiddeld 4,4 soorten aanwezig te zijn. Weliswaar een verschil van een factor drie, maar het is goed te bedenken dat bij enten van uiteindelijk tien soorten dus minder dan de helft van de soorten een jaar kon overleven, een bewijs van sterke concurrentie (en dus beperkte nisdifferentiatie) tussen de verschillende soorten houtschimmels. De concurrentiekracht was deels een soorteigenschap, maar bleek daarnaast ook af te hangen van de grootte van het domein (territorium) dat de soort al kon bezetten en van de stikstofbeschikbaarheid. Als *Phlebia nothofagi* als eerste kwam kon die tot wel 70% van het houtvolume bezetten, maar als *Trametes versicolor* er eerder was, dan bezette *Phlebia nothofagi* slechts tussen de 5 en 40% van het houtvolume, afhankelijk van het stikstofaanbod. *Trametes versicolor* kon zich goed handhaven als ze als eerste werd geïntroduceerd, maar anders was haar rol slechts marginaal. *Bisporella citrina* deed het goed als eerstkomende soort bij lage stikstofbeschikbaarheid, maar werd bij hoge beschikbaarheid altijd weggeconcentreerd. Als *Trametes versicolor* de eerste kolonist was, kon *Bisporella citrina* zich wel handhaven (bij lage stikstofbeschikbaarheid), maar in geval van andere soorten was *Bisporella citrina* kansloos. De auteurs verklaren deze uitkomst doordat *Trametes versicolor*





voorkómt dat *Phlebia nothofagi* dominant wordt, en dat *Bisporella citrina* profiteert van het feit dat *Phlebia nothofagi* onderdrukt wordt.

Niet alleen de soortenrijkdom was afhankelijk van de eerstkomende soort, maar ook de soortensamenstelling na één jaar werd daardoor beïnvloed. Bij een hoog stikstofaanbod was de uiteindelijke soortensamenstelling verschillend wanneer hetzij *Phlebia nothofagi* of *Bisporella citrina* de eerste kolonist was, hetzij *Ascocoryne sarcoides*, *Calocera sinensis* of *Trametes versicolor*. Ook bij laag stikstofaanbod bleek de uiteindelijke soortensamenstelling voor een belangrijk deel af te hangen van de kolonisatiegeschiedenis.

Wat betekenen nu deze verschillen in soortensamenstelling, die het gevolg zijn van de kolonisatiegeschiedenis, voor het functioneren van de paddenstoelengemeenschap in het hout? Want als die verschillende soorten dezelfde nis zouden bezetten, zou dan de soortensamenstelling of soortenrijkdom veel uitmaken voor de afbraak? De afbraaksnelheid bleek eveneens een factor drie te verschillen, afhankelijk van welke soort als eerste het hout koloniseerde. Ze was het hoogste als *Phlebia nothofagi* of *Ascocoryne sarcoides* als eerste het hout koloniseerde, en het laagste als *Trametes versicolor* of *Daldinia novae-zelandiae* de eerste kolonist was. Bij een hoger stikstofaanbod werd het hout langzamer afgebroken, maar bleef dit patroon hetzelfde. Sommige soorten reageerden sterker op stikstof dan andere, en de kolonisatiegeschiedenis had dus een verschillend effect op de snelheid van houtafbraak bij toenemende stikstofbeschikbaarheid. De waargenomen vertraging van afbraak

Figuur 4. Gewoon elfenbankje (*Trametes versicolor*). (Foto: Maurice van der Molen)





bij hoger stikstofaanbod komt goed overeen met wat wij in onze bossen zien, waarbij de afbraak van strooisel langzamer gaat in bossen met een hogere belasting aan atmosferische stikstof (Kuyper et al., 2010). Het is niet bekend of in onze bossen ook houtafbraak door de stikstofdepositie negatief beïnvloed wordt. Ook uit internationaal onderzoek bleek dat stikstofdepositie de afbraaksnelheid vertraagt, vooral van ligninerijk materiaal (Knorr et al., 2005; Berg & McLaugherty, 2008), en de kringlopen van stikstof en koolstof ontkoppelt (Lucas & Casper, 2008).

Niet alleen de soortensamenstelling maar ook de soortenrijkdom bleek gecorreleerd met de afbraaksnelheid. Hoe meer soorten paddenstoelen in het hout voorkwamen, hoe langzamer de afbraak verliep. Houtblokjes met gemiddeld één soort vertoonden 40% gewichtsverlies na 12 maanden, terwijl houtblokjes waarop 4-5 soorten voorkwamen slechts 10% gewichtsverlies vertoonden. Blijkbaar leidt een hogere soortendiversiteit niet tot efficiëntere afbraakprocessen, wat verwacht zou worden als elke soort haar eigen nis bezet, want dan zou hogere soortenrijkdom moeten leiden tot een meer complete benutting van het substraat. Dit negatieve verband tussen soortenrijkdom aan saprotrofe paddenstoelen en afbraaksnelheid is overigens vaker gerapporteerd, met name bij soorten die in staat zijn lignine af te breken (Cox et al., 2001; Deacon et al., 2006). Blijkbaar leidt hogere diversiteit van soorten die dezelfde nis bezetten juist tot sterkere concurrentie om territoria; en de energie die nodig is om de ruimte tegen concurrenten te verdedigen door het maken van stoffen voor chemische oorlogvoering en voor demarcatielijntjes heeft haar prijs in een lagere afbraaksnelheid.

Dat verband tussen soortenrijkdom en afbraaksnelheid roept een intrigerende vraag op. Als stikstofdepositie leidt tot tragere groei van mycelium, dan valt te verwachten dat meer soorten kunnen samenleven, doordat de snelheid waarmee soorten worden weggeconcentreerd lager wordt. Meer soorten betekent ook kleinere territoria van de mycelia van die soorten. Het gevolg daarvan is een lagere afbraaksnelheid. Bij strooiselafbrekende schimmels leidt lagere afbraak tot strooiselophoping, wat op haar beurt weer negatieve gevolgen heeft voor ectomycorrhizapaddenstoelen. Het is dus denkbaar dat er een verband bestaat tussen de toename van saprotrofe schimmels en de afname van ectomycorrhizaschimmels.

Literatuur

- Berg, B. & C. McLaugherty 2008. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration, 2nd ed. Springer, Berlin.
- Cox, P., S.P. Wilkinson & J.M. Anderson 2001. Effects of fungal inocula on the decomposition of lignin and structural polysaccharides in *Pinus sylvestris* litter. *Biology & Fertility of Soils* 33: 246–251.
- Deacon, L.J., E.J. Pryce-Miller, J.C. Frankland, B.W. Bainbridge, P.D. Moore & C.H. Robinson 2006. Diversity and function of decomposer fungi from a grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 7–20.
- Fukami, T., I.A. Dickie, J.P. Wilkie, B.C. Paulus, D. Park, A. Roberts, P.K. Buchanan & R.B. Allen 2010. Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecology Letters* 13: 675–684.
- Knorr, M., S.D. Frey & P.S. Curtis 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology* 86: 3252–3257.
- Kuyper, T.W., M.P. Berg & B. Muys 2010. Voedselweb. In: J. den Ouden, B. Muys, F. Mohren & K. Verheyen (red.), *Bosecologie en bosbeheer*, pp. 177–185. Acco, Leuven.
- Lucas, R.W. & B.B. Casper 2008. Ectomycorrhizal community and extracellular enzyme activity following simulated atmospheric N deposition. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 1662–1669.

