



FOSSIELE ECTOMYCORRHIZA

Thomas W. Kuyper

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

Kuyper, T.W. 2013. Fossil ectomycorrhiza. *Coolia* 56(1): 26–29.

Fossil ectomycorrhiza-like structures were found in a piece of amber in India. These were classified as Eocene fossils (52 million years old) of ectomycorrhizas of a plant that probably belonged to the Dipterocarpaceae, a well-known tropical tree family that forms ectomycorrhiza. The fungus was suggested to be an ascomycete, with affinities to *Cenococcum*. Fossil ectomycorrhizas raise questions about the timing of evolution of the ectomycorrhizal habit and the ecological conditions under which ectomycorrhizal plants could successfully compete with evolutionarily older arbuscular mycorrhizal plants. The use of other evidence for the evolution of ectomycorrhiza (biogeography, molecular clocks) is compared with the possibilities provided by fossils.

De verovering van het land door landplanten vond vermoedelijk tenminste 460 miljoen jaar geleden plaats. Men gaat er van uit dat de evolutie van arbusculaire mycorrhiza een noodzakelijke voorwaarde was voor plantengroei op het land – niet vanwege het eventuele gebrek aan water, maar vooral doordat de opname van fosfaat een beperkende factor is voor landplanten. Het is dan ook geen toeval dat de oudste fossielen van landplanten en de oudste fossielen van arbusculaire-mycorrhizaschimmels uit dezelfde tijdsperiode stammen (Redecker et al., 2000). Die gebeurtenis was uniek in het plantenrijk. Alle landplanten stammen af van deze mycorrhizavormende voorouder. Ook voor de schimmels was het een unieke gebeurtenis. Alle schimmels die dit type mycorrhiza vormen delen een gemeenschappelijke voorouder, en er is geen enkele aanwijzing dat deze groep schimmels in de loop der evolutie saprotroof (levend van dood organisch materiaal) is geworden. Deze combinatie in de evolutie van arbusculaire mycorrhiza (één keer bij de planten en één keer bij de schimmels ontstaan) contrasteert opmerkelijk met de evolutie van ectomycorrhiza. Recente schattingen geven aan dat dit type mycorrhiza bij planten ongeveer 25 keer ontstaan is, en bij de schimmels tenminste 66 keer (Comandini et al., 2011). Dat verschil is niet verklaard, evenals het verschil in soortenrijkdom. Van arbusculaire-mycorrhizaschimmels zijn iets meer dan tweehonderd soorten beschreven, en schattingen op basis van moleculaire methoden geven aan dat er wellicht 1000 soorten zijn die bij meer dan 200.000 soorten planten voorkomen. Voor ectomycorrhizaschimmels wordt de totale soortenrijkdom op 20.000 – 25.000 soorten geschat (Comandini et al., 2011). Deze schimmels vormen ectomycorrhiza met zo'n 10.000 soorten hogere planten. Dit komt dus neer op een plant/schimmel-verhouding van meer dan 200 bij arbusculaire mycorrhiza en minder dan 0,5 bij ectomycorrhiza. Overigens lijkt ook de evolutie naar ectomycorrhiza een doodlopende weg te zijn. Er is geen bewijs dat zulke soorten secundair weer saprotroof zijn geworden.

Ook in andere opzicht is evolutie van ectomycorrhiza opmerkelijk. Want als de evolutie van arbusculaire mycorrhiza essentieel was voor de verovering van het land, en als daarvoor de ecologische nis voor landplanten effectief bezet was, welke mogelijkheden bleven er dan over voor planten met ectomycorrhiza? Waardoor deed zich de mogelijkheid voor tot evolutie van een ander mycorrhizatypen? En met welke plantengroep(en) en wanneer en waar begon deze evolutie? Veel vragen dus, en weinig antwoorden, ook al doordat fossiele ectomycorrhiza's uiterst schaars zijn.

Lange tijd was slechts één geval van fossiele ectomycorrhiza bekend. Dit betrof een fos-





siel uit het Eoceen (ongeveer 56 miljoen jaar oud), van een den die de typische structuur had van een ectomycorrhiza van *Suillus* of *Rhizopogon* (Le Page et al., 1997). Recent hebben Beimforde en collega's (2011) een tweede fossiele ectomycorrhiza beschreven. Zij beschrijven fossielen in barnsteen in India, ook uit het Eoceen (in dit geval ongeveer 52 miljoen jaar oud). Daar troffen ze wortels aan van een plant, die ze op grond van het voorkomen van harsachtige stoffen rekenen tot de Dipterocarpaceae (een tropische familie van bomen waarvan ook nu nog de soorten ectomycorrhiza vormen). De schimmel die ze op de worteltoppen aantroffen, beschreven ze als een nieuwe soort, *Eomelanomyces cenocoides*. Zoals de naam aangeeft is de soort mogelijk verwant aan *Cenococcum*, de meest verbreide ectomycorrhizaschimmel ter wereld. Aan hun fossielen zijn niet alle kenmerken even goed te herkennen – zo is het Hartig net (een typische structuur tussen de wortelcellen in) niet waargenomen. Hun foto's van de worteltoppen laten er voor mij overigens geen twijfel over bestaan dat dit inderdaad ectomycorrhiza betreft.

Daarmee hebben we nu dus twee fossiele ectomycorrhiza's – met twee verschillende plantenfamilies en schimmels. Kunnen we met deze fossielen een uitspraak doen over de evolutie van ectomycorrhiza? We moeten daarbij bedenken dat het vinden van fossielen alleen een minimumleeftijd aangeeft – we weten niet hoeveel tijd er al ectomycorrhiza bestond, maar waarvan we nog geen fossielen kennen. Als we nauwkeuriger uitspraken willen doen over het tijdstip van ontstaan, moeten we andere methoden gebruiken. Daartoe staan twee wegen open, via de plant en via de schimmel.

Zo kunnen we kijken naar de evolutie van plantenfamilies die ectomycorrhiza vormen en daaruit proberen tot een minimumschatting voor de leeftijd van ectomycorrhiza te komen. Die methode is door verschillende auteurs uitgetoetst, met resultaten die tot sterk verschillende opvattingen hebben geleid. Zo is de dennenfamilie (Pinaceae) waarschijnlijk al zo'n 200 miljoen jaar oud, hetgeen zou kunnen betekenen dat ectomycorrhiza al veel ouder is dan de huidige fossielen. Ducouso en collega's (2004) beschreven ectomycorrhiza bij de Sarcolaenaceae (een endemische familie op Madagascari), en veronderstelden daarbij dat ectomycorrhiza er al

Figuur 1. *Hygrophorus chrysodon*, een ectomycorrhizavormende slijmkop. (Foto: Nico Dam)





Figuur 2. *Suillus variegatus* (Fijnschubbige boleet), een soort die ectomycorrhiza vormt met dennen. (Foto: Nico Dam)

geweest moest zijn toen Madagascar nog deel van Afrika uitmaakte. Daarmee zou ectomycorrhiza in deze groep tenminste 88 miljoen jaar oud zijn. Vanuit diezelfde redenering werd het gemeenschappelijke voorkomen van ectomycorrhiza bij bepaalde verwante bomen (van twee verschillende families) in tropisch Afrika en Zuid-Amerika gedateerd tot het moment dat beide continenten nog aan elkaar vast zaten, zo'n 135 miljoen jaar geleden (Henkel et al., 2002; Moyersoen, 2006). De onderliggende veronderstelling is dat de betreffende bomen grote en zware zaden maken die maximaal honderd meter van de boom terecht komen, en dat de zaden geen kiemrust kennen. Het voorkomen op beide continenten kan dus niet verklaard worden via een (onbekend) verspreidingsmechanisme.

Er zijn overigens goede redenen om te twijfelen aan deze hoge leeftijdsschattingen voor tropische ectomycorrhiza. Het probleem is namelijk dat deze schattingen op basis van verspreidingspatronen niet in overeenstemming zijn met schattingen van de leeftijd van de betreffende plantenfamilies en -genera, die gebaseerd worden op een moleculaire klok, een methode die gebruik maakt van het feit dat de mate van moleculair verschil tussen twee soorten (of geslachten of families) evenredig toeneemt met de tijd dat beide groepen zich onafhankelijk hebben geëvolueerd. Op grond van die schattingen werd de leeftijd van de Sarcolaenaceae teruggebracht van 88 tot minder dan 10 miljoen jaar; en die van de tropische vlinderbloemigen van 135 miljoen jaar tot minder dan 6 miljoen jaar. Het betekent wel dat deze boomsoorten zich veel sneller dan werd aangenomen over grotere afstanden hebben verspreid, zonder dat we de precieze mechanismen kennen waarlangs die verbreiding plaatsvond.

Nu hoeven natuurlijk niet alle schattingen op hetzelfde uit te komen, omdat ectomycorrhiza bij verschillende plantengroepen is ontstaan. Hetzelfde probleem doet zich in nog sterkere mate voor bij de evolutie van ectomycorrhizaschimmels. Ook daar hebben verschillende auteurs een moleculaire klok gebruikt om schattingen van de leeftijd van de symbiose te maken. De eerste suggestie was die van Berbee & Taylor (1993) die stelden dat ectomycorrhizafungi zo'n 130 miljoen jaar oud zijn. Inmiddels zijn er meer schattingen voor de leeftijd van ectomycorrhizafungi gekomen (Hibbett & Matheny, 2009; Matheny et al., 2009; Ryberg

& Matheny, 2011, 2012) variërend van wellicht zo'n 150 miljoen jaar oud (*Hygrophorus*), 100 miljoen jaar of meer (*Inocybe*) tot 60 miljoen jaar (*Hebeloma*, *Alnicola*). Voor de Suillaceae zijn mij geen leeftijdsschattingen bekend, maar waarschijnlijk hoort deze groep tot de oudste mycorrhizafungi.

De grote variatie in leeftijdsschattingen maakt het lastig om naar ecologische omstandigheden te zoeken waaronder ectomycorrhiza kon evolueren. Twee vaak genoemde factoren zijn de afkoeling van het klimaat en het sterkere seizoenskarakter van het klimaat. Lagere temperaturen maken dat beschikbaarheid van stikstof eerder een probleem wordt dan beschikbaarheid van fosfaat, waardoor ectomycorrhiza van groter voordeel is (en daardoor zijn ectomycorrhizafungi nog steeds gevoelig voor stikstofdepositie). Een sterker seizoenklimaat maakt dat de opslag van voedingsstoffen in de mantel, om ongunstige seizoenen te overleven, wellicht van voordeel is. Maar hoe het ook zij: klimaatreconstructies laten zien dat zo'n 50 miljoen jaar geleden het klimaat relatief erg warm was, hetgeen dus niet zo goed past bij het idee dat juist in die tijd ectomycorrhiza geëvolueerd zou zijn (Zachos et al., 2001). Het succes van ectomycorrhiza kan dus nog steeds niet goed verklaard worden.

Literatuur

- Beimforde, C., N. Schäfer, H. Dörfelt, P.C. Nascimbene, H. Singh, J. Heinrichs, J. Reitner, R.S. Rana & A.R. Schmidt 2011. Ectomycorrhizas from a Lower Eocene angiosperm forest. *New Phytologist* 192: 988–996.
- Berbee, M.L. & J.W. Taylor 1993. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Canadian Journal of Botany* 71: S1114–S1127.
- Comandini, O., A.C. Rinaldi & T.W. Kuyper 2011. Measuring and estimating ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge. In: M. Pagano (ed.), *Mycorrhiza: occurrence and role in natural and restored environments*, 165–200. Nova Publishers, Happage NY.
- Ducousso, M., C. Bourgeois, B. Buyck, G. Eyssartier, M. Vincelette, R. Rabevohitra, G. Béna, L. Randrihasipara, B. Dreyfus & Y. Prin 2004. The last common ancestor of Sarcolaenaceae and Asian dipterocarp trees was ectomycorrhizal before the India-Madagascar separation, about 88 million years ago. *Molecular Ecology* 13: 231–236.
- Henkel, T.W., J. Terborg & R.J. Vilgalys 2002. Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima Mountains of Guyana. *Mycological Research* 106: 515–531.
- Hibbett, D.S. & P.B. Matheny 2009. The relative ages of ectomycorrhizal mushrooms and their plant hosts estimated using Bayesian relaxed molecular clock analyses. *BMC Biology* 7, 13.
- LePage, B.A., R.S. Currah, R.A. Stockey & G.W. Rothwell 1997. Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene. *American Journal of Botany* 84: 410–412.
- Matheny, P.B., M.C. Aime, N.L. Bougher, B. Buyck, D.E. Desjardin, E. Horak, B.R. Kropp, D.J. Lodge, K. Soyong, J.M. Trappe & D.S. Hibbett 2009. Out of the Palaeotropics? Historical biogeography and diversification of the cosmopolitan ectomycorrhizal mushroom family Inocybaceae. *Journal of Biogeography* 36: 577–592.
- Moyersoen, B. 2006. *Pakaraimaea dipterocarpaceae* is ectomycorrhizal, indicating an ancient Gondwanaland origin for the ectomycorrhizal habit in Dipterocarpaceae. *New Phytologist* 172: 753–762.
- Redecker, D., R. Kodner & L.E. Graham 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920–1921.
- Ryberg, M. & P.B. Matheny 2011. Dealing with complete taxon sampling and diversification of a large clade of mushroom-forming fungi. *Evolution* 65: 1862–1878.
- Ryberg, M. & P.B. Matheny 2012. Asynchronous origins of ectomycorrhizal clades of Agaricales. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 2003–2011.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas & K. Billups 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.