

OVER PADDENSTOELENSPOREN

Elze C. Vellinga

861 Keeler Avenue, Berkeley CA 94708-1323, Verenigde Staten van Amerika

Vellinga, E. C. 2019. About fungal spores. *Coolia* 62 (3): 163–168.

Mushroom fruitbodies are tailored to the production and dispersal of spores. What are the functional traits that are most important in reaching these goals? A number of recent studies aimed to recognize trends in the spore size, ornamentation and pigmentation, and in fruitbody sizes in relation to the nutritional mode. Some generalizations are that larger fruitbodies form larger spores; ectomycorrhizal (EMC) gilled mushroom species in general produce larger fruitbodies than saprotrophic species; there are more ECM species producing ornamented spores than saprotrophic species; there are no ectomycorrhizal species that have spores with a germ pore, and most wood inhabiting polypores have small, white, often cylindrical to allantoid spores. Exceptions to these general rules, such as large fruitbodies of *Agaricus* and *Gymnopilus* species (which are all saprotrophic), and *Melanoleuca* (again a genus of saprotrophs) with ornamented spores, are intriguing study objects.

Het enige doel van paddenstoelen is de productie van sporen, het nageslacht. Paddenstoelen zijn er niet voor de mens om van te genieten in het bos, al is dat natuurlijk wel mooi meegenomen! Alles aan een paddenstoel is er op gericht om de sporen de wereld in te helpen. Maar wat zijn de kenmerken van een paddenstoel die daar het meeste aan bijdragen? Speelt de kleur van de hoed een rol? Is de grootte van de sporen belangrijk bij het vormen van de sporen, de verspreiding of de kolonisatie van een nieuw substraat? Er is binnen de oecologie veel aandacht voor zulke zogeheten ‘functional traits’ en hoe die te herkennen zijn, en ook binnen de mycologie wordt er veel over geschreven en nagedacht (Bässler et al., 2015; Halbwachs & Bässler, 2015; Halbwachs et al., 2015; Pringle et al., 2015; Dawson et al., 2018).

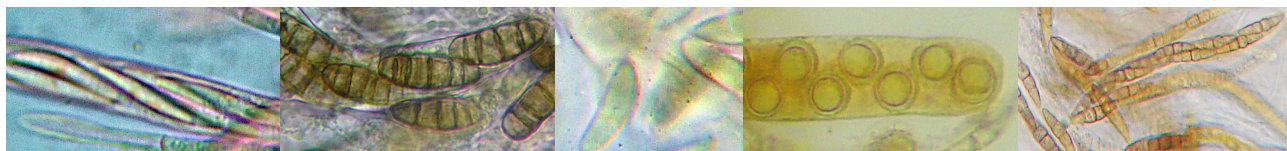
Sporen zijn er in vele vormen, kleuren en maten. Het merendeel is een beetje eivormig, en onopgesmukt. Maar ronde sporen, worst- en doosvormige sporen, of heel lange dunne, sporen die er uitzien als katjesdrop of als stekelige bollen komen ook voor.

Sporen kunnen geel, rood, blauw, groen, zwart, bruin of roze zijn, en ook gewoon kleurloos. Er zijn sporen die verkleuren in Melzer’s reagens, of die het paars van een cresylblauw-oplossing doorlaten. Er zijn massa’s gladde sporen, maar ook stekelige, en bij sommige ziet de sporenwand er als een spons uit. Dunwandige sporen, dikwandige sporen, dikwandige sporen met of zonder kiempore – het komt allemaal voor. En wat grootte betreft is er ook een grote variatie, van een paar μm tot 100 μm lang, met iets van 7–10 μm als het meest voorkomend.

De sporen worden op de plaatjes en in de buisjes van resp. plaatjeszwammen en boleten en polyporen gevormd. De sporen worden afgeschoten van een basidium door middel van een katalpultmechanisme, dat uniek is voor deze paddenstoelen. Hierbij speelt een aantal factoren een rol: de druppel die gevormd wordt aan de uitstulping aan de basis van de spore (de zogeheten druppel van Buller) en het oppervlak van de spore dat voor het grootste deel water aantrekt maar ook een waterafstotend deel heeft. Eenmaal afgeschoten valt de spore tussen de plaatjes of in de buis naar beneden, en wordt dan verder door wind vervoerd. Na landing op de grond of op een ander substraat en onder de juiste weersomstandigheden kiemt de spore en een nieuw individu begint zijn leven.

Over de lancering van de sporen zijn dikke boeken geschreven, met name door Buller (1909–1934; Buller’s boeken zijn gedigitaliseerd en gratis te lezen) en Ingold (1953, 1965, 1971) en is er ook door het onderzoek van Webster en zijn studenten veel aandacht aan besteed (Webster et al. 1988, 1989, 1995; Chien & Webster, 1990; Turner & Webster, 1995). Sindsdien is er door hoge-snelheidscamera’s nog meer inzicht gekomen in de manier van afschieten van de sporen: razend snel, en





over een heel kleine afstand (Pringle et al., 2005 en Noblin et al., 2009). Stolze et al. (2009) onderzochten hoe ver de sporen werden afgeschoten door een aantal heel verschillende basidiomyceten en vonden afstanden van 0,04–1,3 mm.

Maar zoals gezegd, dit is slechts het begin van het verhaal. De spore moet de brute omstandigheden buiten het moedervruchtlichaam ook overleven en op de juiste plek arriveren. Dus, waar is dat dan? Sporen van ectomycorrhizavormende soorten kunnen alleen kiemen bij de wortel van hun gastheer. Sporen van saprotrofe soorten willen op hout, bladstrooisel, takjes, dennenkegels etc. landen, het substraat waar ze op gespecialiseerd zijn. Sporen van parasitair levende soorten moeten of op of bij hun gastheer landen om succesvol te zijn.

De schier eindeloze variatie in sporen heeft mensen lange tijd geïntrigeerd en natuurlijk heeft men geprobeerd om hier verklaringen voor te vinden. Voor de meeste sporen in allerlei verschillende groepen plaatjeszwammen geldt dat ze eivormig zijn met een lengte-breedte verhouding van 1,4–1,7 en een totale lengte van 7–10 μm . Blijkbaar is dit een ideale vorm en grootte – al weten we niet waarom dat zo zou zijn. Maar zou er speciaal op een ronde gestekelde spore, zoals die bij Fopzswammen voorkomen, zijn geselecteerd in het evolutieproces, en waar dienen die vorm en die ornamentatie dan voor? Dit soort vragen is gemakkelijk te stellen, maar moeilijk te beantwoorden. Die vorm kan gewoon een bijproduct zijn zonder speciale functie onder het motto: baat het niet, het schaadt ook niet. En tevens zijn sporen zo klein dat onderzoek in de natuur lastig is. Het grootste deel van het leven van een paddenstoel vindt sowieso uit het zicht plaats, in de grond, of in hout. Iedere poging om daar iets van te zien te krijgen is een verstoring.

Een aantal recente overzichtsstudies aan voornamelijk Noord-Europese soorten komt met trends en algemeenheden. Dit zijn in de eerste plaats literatuurstudies, gebaseerd op de Funga Nordica (Knudsen & Vesterholt, 2012), de jarenlange paddenstoelenwaarnemingen in Zwitserland (Straatsma et al., 2001) en het Noorse paddenstoelenkarteringsproject. Voor iedere soort werd genoteerd wat de sporenkenmerken waren, en daarnaast ook hoe groot de paddenstoelen zijn en wat voor levenswijze de soort heeft. Daarnaast zijn er ook talloze kleinere projecten waarbij één soort gevolgd wordt, of juist één deel van het hele sporenverspreidingsproces.

Voor alle duidelijkheid zij vermeld dat ectomycorrhiza-vormende soorten herhaaldelijk in de loop van de evolutie gevormd zijn. Ectomycorrhizavormers komen we in allerlei groepen tegen (denk aan boleten, ridderzwammen, cantharellen, russula's, en stekelzwammen, klui- en cedergrondbekerzwam). Dit betekent ook dat saprotrofe en parasitaire soorten over alle groepen verdeeld zijn.

We kijken eerst naar een aantal trends in sporengrootte. Let wel – dit zijn generalisaties en algemene trends gebaseerd op een steekproef van soorten uit een beperkt gebied. Het is heel gemakkelijk om met een lijst van uitzonderingen op deze regels te komen, en om veel meer nuances aan te brengen dan hier in kort bestek mogelijk is. Ook is het goed om zich te realiseren dat de studies die hier genoemd worden niet allemaal dezelfde groep soorten behandelden. In sommige gaat het alleen om plaatjeszwammen (bijv. Bässler et al., 2015 en Halbwachs et al., 2015), in andere worden ook ascomyceten betrokken (Calhim et al., 2018).

1. Hoe groter de spore, hoe groter de druppel van Buller, en hoe verder de spore wordt afgeschoten (de vorm van de spore speelt hier ook mee). De druppel van Buller speelt een kritische rol bij het afschieten van de spore. In polyporen en boleten moeten de buisjes dus groot genoeg zijn want anders belanden deze grotere sporen op de andere kant van de buis, en is alles om niet. In plaatjeszwammen moet de afstand tussen de plaatjes groot genoeg zijn (Stolze-Rybczynski et al., 2009). Dus misschien is het geen toeval dat de Porseleinzwam, *Oudemansiella mucida*, zulke grote sporen en zulke wijd uiteenstaande plaatjes heeft. Dit fenomeen leidt tot de volgende trend:
2. Grotere paddenstoelen hebben grotere sporen dan kleinere (zie ook Meerts, 1999). Voor parasolzwammen klopt dat aardig: *Cystolepiota*-soorten hebben de kleinste vruchtlichamen en de kleinste sporen, en *Macrolepiota*'s hebben juist heel grote sporen en grote zwammen (Vellinga,





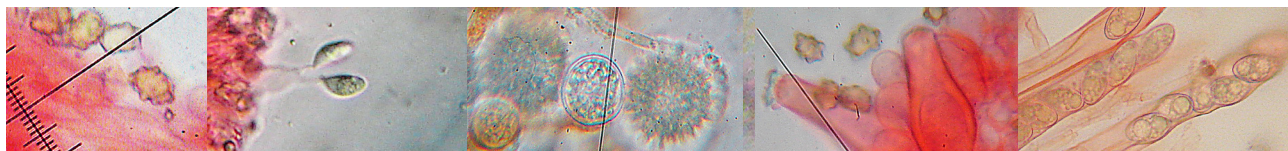
2003). Maar we kunnen ook massa's uitzonderingen opnoemen. De piepkleine Gekroesde fopzwam, *Laccaria tortilis*, heeft de grootste sporen van alle *Laccaria*-soorten. Hier speelt mee dat de basidiën van *L. tortilis* slechts twee sporen produceren, en niet vier zoals de meeste soorten; dat betekent dat iedere spore vier kernen heeft, en niet twee en vier kernen hebben meer ruimte nodig dan twee. Ook binnen het geslacht *Amanita* vindt men de grootste sporen in de soorten met de kleinste vruchtlichamen.

3. Grotere sporen belanden minder ver van het moedervruchtlichaam dan kleinere, maar hier spelen allerlei andere dingen mee, zoals de structuur van de vegetatie (is het een open bos, een weide, een dicht struikgewas; de hoogte van de paddenstoel boven de vegetatie; de windrichting en -snelheid, enz. (Norros et al., 2014). Of zwaartekracht een grote rol speelt bij zulke kleine deeltjes in de lucht is voor mij als niet-natuurkundige een open vraag.
4. Ectomycorrhizavormende soorten hebben over het algemeen grotere sporen dan saprotrofe soorten (Calhim et al., 2018; dit onderzoek baseert zich op allerlei soorten zwammen, niet alleen plaatjeszwammen)
5. Ectomycorrhizavormende plaatjeszwammen hebben ook, over het algemeen, grotere vruchtlichamen dan saprotrofe soorten binnen de plaatjeszwammen (Bässler et al., 2015). Dit is gemakkelijk te zien, als je aan mycena's en amanieten denkt natuurlijk. Toch ligt het niet echt eenvoudig, want er kunnen in plaats van één Grote inktzwam, duizend kleine zwerminktzwammetjes gevormd worden. De vraag is of een individu (niet een soort, maar een individueel mycelium) evenveel energie stopt in één groot vruchtlichaam als in duizend kleine. En we kunnen ook niet alle saprotroof levende soorten over één kam scheren. Een Paardenhaartaailing, *Gymnopus androsaceus*, vormt één vruchtlichaam op één dennennaald, maar een Stinkzwam kan gemakkelijk van het ene substraat naar het volgende gaan doordat het myceliumstrengen heeft. De uitzonderingen op de algemene regel leveren in ieder geval spannende onderzoeksvragen op. Een aantal champignonssoorten (denk aan de Toverchampignon, *Allopsalliota geesterani*, met 800 gram zware paddenstoelen) en de Prachtvlamhoed, *Gymnopilus junonius*, vormen grote vruchtlichamen die niets onder doen voor een forse Gordijnzwam; de tropische *Macrocybe* soorten spannen de kroon met vruchtlichamen die een halve meter groot zijn, en zo is er meer variatie binnen de saprotroof levende soorten dan binnen de ectomycorrhizavormers. Hoe spelen die saprotrofe soorten het klaar om zoveel koolhydraten te mobiliseren, waar komt dat allemaal vandaan?
6. In de Zwitserse onderzoeksvlakken die al jarenlang gevolgd worden, begonnen de ectomycorrhizavormers met kleinere sporen te fructificeren bij hogere temperaturen en onder drogere condities dan degene met de grotere sporen (Andrew et al., 2016). Deze bevindingen werden weer tegengesproken door wat men in Noorwegen vond: daar begonnen de soorten met de grotere sporen een paar dagen eerder vruchtlichamen te vormen onder drogere omstandigheden, dan de soorten met kleinere sporen (Kauserud et al., 2011). Ook hier kan men leuke onderzoekjes bedenken; men kan bijvoorbeeld de sporengrootte van melkzwammen in centraal Afrika vergelijken met de maten van de Noord-Europese soorten en in Nederland sporenmaten van vroeg- en laat-fructificerende Gordijnzwammen naast elkaar leggen.

En nu dan de trends die betrekking hebben op sporenvorm, -ornamentatie en -pigmentatie.

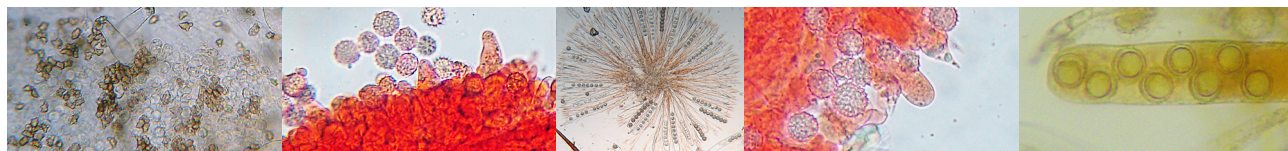
7. Sporen van ectomycorrhiza-vormende soorten zijn in het algemeen rond tot ellipsoïd, terwijl de houtbewonende soorten langere, slankere en worstvormige sporen hebben (Calhim et al., 2018). Kauserud et al. (2008) toonden aan dat in de polyporen er eveneens een correlatie bestaat tussen sporengrootte en -vorm: kleinere sporen zijn smaller en relatief langer, terwijl de grotere sporen ronder zijn (en die zijn dan in het bijzonder te vinden bij de parasitaire soorten).





8. Binnen de ectomycorrhizavormende plaatjeszwammen vinden we dat geornamenteerde sporen algemener zijn dan bij de saprotrofe soorten (Halbwachs et al., 2015). Hier moet men zich realiseren dat deze stelling gebaseerd is op de soortensamenstelling van Noord Europa. Gordijnzwammen, met geornamenteerde sporen, maken een groot deel uit van deze flora. In dit onderzoek telde men het aantal soorten met geornamenteerde sporen, en liet er vervolgens statistische analyses op los. Maar het is belangrijk om te weten hoe vaak geornamenteerde sporen ontstaan zijn, en of die evolutionaire verandering altijd met een ectomycorrhiza-levenswijze samenhangt. Men kan veronderstellen dat ectomycorrhizavormende soorten geornamenteerde sporen hebben, doordat de sporen de grond in moeten om hun plantenwortel te vinden, en dat de ornamentatie ervoor zorgt dat de sporen aan kleine bodemorganismen blijven hangen. Maar men kan ook argumenteren dat soorten die juist de diepere wortels koloniseren gebaat zijn bij gladde sporen (Pringle et al., 2015). Het substraat voor saprotrofe soorten is in het algemeen gemakkelijk te bereiken en zou geen speciale sporenwand vereisen. Al deze ideeën en hypothesen zijn moeilijk te bewijzen. Veel verschillende groepen hebben inderdaad geornamenteerde sporen, maar die ornamentatie varieert van nauwelijks te onderscheiden stekeltjes in Vaalhoeden tot wratten bij Gordijnzwammen, netwerken bij Melkzwammen en de katjesdrop-achtige sporen van sommige Vezelkoppen. Maar er is geen of nauwelijks informatie hoe sporen zich door de grond bewegen – grond is een zwarte doos, en sporen zijn minuscule. We weten wel dat de sporen van Rouwkorstjes, die er een beetje als oliebolletjes uitzien, aan de haren van mijten kunnen blijven hangen, en hun kiemkracht niet verliezen als die mijt (plus sporen) door een duizendpoot wordt opgegeten (Lilleskov & Bruns, 2005), maar we weten niet of die mijten ook dieper de grond in gaan. Het kan een goed idee zijn om te onderzoeken hoe sporen van Veldridderzwammen verspreid worden – het gaat hier immers om saprotrofen met wrattige sporen. Ik kan me goed indenken dat vooral ook de grondsoort (zand versus klei, humus versus strooisel, een rol speelt, zeker in samenspel met de chemische samenstelling en opbouw van de sporewand en hoe die wand verandert tijdens het verblijf in de grond. Dit is een onderzoeksveld dat veel meer aandacht verdient. Een experiment met sporen van ascomyceten liet zien dat sporen met een gelatineuze laag heel gemakkelijk door zand heen gespoeld konden worden, maar dat sporen met een wasachtige laag boven op het zand bleven liggen (Burgess, 1950). Dit voorbeeld maakt dat ik met vernieuwde interesse naar de hier in Californië zo algemeen voorkomende Verfstuifzwammen (*Pisolithus*) kijk: stekelige bruin- en dikwandige sporen die sterk waterafstotend zijn. Hoe bewegen zij door de grond die nog kurkdroog en keihard is als deze soort vruchtlichamen vormt? Spelen insecten een rol bij het bodemtransport zoals gesuggereerd door Halbwachs et al. (2015)?
9. Gekleurde sporen komen voor bij ectomycorrhizavormers en bij saprotrofen, maar zijn relatief zeldzaam in sporen van soorten die op hout groeien; verreweg de meeste polyporen hebben ongekleurde sporen (*Ganoderma* is een opvallende uitzondering). Als we het hebben over gekleurde sporen denken we vooral aan bruin, en variaties daarop, zwart, paarsachtig, etc. Dit is waarschijnlijk in de meeste gevallen veroorzaakt door melanine in de sporenwand. Melanine is een heterogene groep van chemische verbindingen die alle donker gekleurd zijn; het komt in allerlei geheel verschillende organismen voor, van zoogdieren, schimmels tot planten. Melanine is vooral bekend vanwege de bescherming die het biedt tegen ultraviolet licht. Sporen en hyfen van bodemschimmels in woestijnen hebben bijvoorbeeld zwarte wanden, en zonder die UV bescherming sterven ze zelfs als ze maar een paar minuten aan hoge doses UV worden blootgesteld (Durrell, 1964). Proefjes met sporenfiguren van plaatjes- en houtzwammen lieten een zelfde patroon zien: gekleurde sporen hebben een grotere overlevingskans dan ongekleurde sporen (Norros et al., 2015; Nguyen, 2018). De soorten van de houtbewonende *Crepidotus* (bruine dikwandige geornamenteerde sporen zonder kiempore) kiemen niet meteen in de herfst, maar pas in het volgende voorjaar (Aime & Miller, 2002). Mestbewonende soorten plaatjeszwammen hebben





- ook donkere dikwandige sporen – hier kan de melanine niet alleen beschermen tegen UV licht in het gras, maar ook tegen de effecten van verschillende enzymen en de sterk zure omgeving in de magen van de herbivoor. Als tegenargument kan men met het voorbeeld van *Rhizopogon*-soorten komen – *Rhizopogon* maakt aardappelachtige vruchtlichamen die door muizen en andere knaagdieren gegeten worden, maar een groot aantal sporen wordt weer uitgepoept. De sporen van sommige soorten kunnen nog jaren in de grond blijven liggen, en blijven kiemkrachtig. Sterker nog, ze kiemen niet direct, maar vertonen kiemrust en kiemen pas na een paar jaar (Bruns et al., 2009). Deze sporen hebben een lichte wand, die een beetje dik is, maar niet echt een sterke indruk maakt. Maar toch blijven die sporen lang kiemkrachtig. Raadsels, raadsels.
10. Een kiemporie in de sporenwand komt maar bij een klein aantal soorten voor, en vooral in dikwandige sporen. Er zijn geen ectomycorrhizasoorten bekend die sporen hebben met een porie (de dunne plek in de sporenwand van *Inocybe subporospora* is geen echte kiemporie). Halbwachs & Bässler (2015) speculeren dat het hebben van een kiemporie vooral voor mestbewonende soorten enorme voordelen biedt: de sporen kunnen zo snel kiemen nadat ze hun gang door het spijsverteringsstelsel van de herbivoor hebben gemaakt. Maar een snelle kieming kan ook voor andere soorten, zonder kiemporie, voordelig uitpakken. Een kiemporie komt ook bij een aantal houtbewonende plaatjeszwammen voor, en is alleen al binnen de Agaricaceae minstens vijf maal ontstaan, en er zit maar één mestbewoner bij.
 11. Stuifzwammen en aardsterren hebben in het algemeen stekelige, ronde en gekleurde, waterafstotende sporen, en de meeste soorten in deze groep zijn saprotroof, waardoor ze niet ver door de aarde heen hoeven. Uitzonderingen zijn de ectomycorrhizavormende *Pisolithus*- en *Scleroderma*-soorten, waarbij men zich afvraagt hoe de sporen van die soorten bij de wortels belanden.
 12. En tenslotte de Agaricaceae, een familie waarin allerlei verschillende kleuren sporen voorkomen, wit, geel, rood, zwart, bruin, groen en blauw! Hebben die verschillende kleuren een functie?

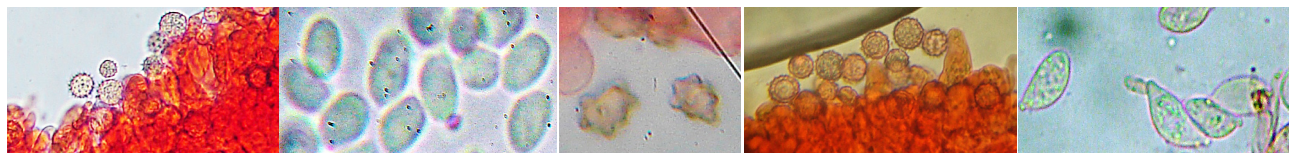
Vele trends, vele vragen.... Wat duidelijk wordt bij het lezen van die overzichtsartikelen over de trends binnen de verschillende soortengroepen is dat dit een eerste stap is waarna een nieuwe set onderzoeksvragen geformuleerd kan worden. Vooral de uitzonderingen op de algemene regels leveren interessante vragen op. Ook is duidelijk dat er nog ontzettend veel is wat we niet weten, niet alleen van de levenscyclus van een individuele soort maar natuurlijk ook over de plaats van die soort in een groter verband.

Veel dank aan Thom Kuyper die na het lezen van een eerdere versie mij veel stof tot nadenken verschafte, waardoor dit artikeltje een stuk beter is geworden.

Literatuur

- Aime, M.C. & O.K. Miller, Jr., 2002. Delayed germination of basidiospores in temperate species of *Crepidotus* (Fr.) Staude. *Canadian Journal of Botany* 80: 280–287.
- Andrew, C., E. Heegaard, R. Halvorsen, F. Martinez-Peña, S. Egli, P.M. Kirk, C. Bässler, U. Buntgen, J. Aldea, K. Høiland, L. Boddy & H. Kausrud, 2016. Climate impacts on fungal community and trait dynamics. *Fungal Ecology* 22: 17–25.
- Bässler, C., J. Heilmann-Claussen, P. Karasch, R. Brandl & H. Halbwachs, 2015. Ectomycorrhizal fungi have larger fruit bodies than saprotrophic fungi. *Fungal Ecology* 17: 205–212.
- Bruns, T.D., K.G. Peay, P.J. Boynton, L.C. Grubisha, N.A. Hynson, N.H. Nguyen & N.P. Rosenstock, 2009. Inoculum potential of *Rhizopogon* spores increases with time over the first 4 yr of a 99-yr spore burial experiment. *New Phytologist* 181: 463–470.
- Buller, A.H.R., 1909–1934. *Researches on Fungi*. Vols 1–6.
- Burges, A., 1950. The downward movement of fungal spores in sandy soil. *Transactions of the British Mycological Society* 33: 143–146.





- Calhim, S., P. Halme, J.H.Petersen, T. Læssøe, C. Bässler & J. Heilmann-Clausen, 2018. Fungal spore diversity reflects substrate-specific deposition challenges. *Nature Scientific Reports* 8: 5356.
- Chien, C.-Y. & J. Webster, 1990. Ballistospore discharge. *Transactions of the Mycological Society of Japan* 31: 301–315.
- Dawson, S. K., L. Boddy, H. Halbwachs, C. Bässler, C. Andrew, T.W. Crowther, J. Heilmann-Clausen, J. Nordén, O. Ovaskainen & M. Jönsson, 2018. Handbook for the measurement of macrofungal functional traits; a start with basidiomycete wood fungi. *Functional Ecology* 10.1111/1365-2435.13239
- Durrell, L.W., 1964. Composition and structure of walls of dark fungus spores. *Mycopathologia et mycologia applicata* 23: 339–345.
- Halbwachs, H. & C. Bässler, 2015. Gone with the wind – a review on basidiospores of lamellate agarics. *Mycosphere* 6: 78–112.
- Halbwachs, H., R. Brandl & C. Bässler, 2015. Spore wall traits of ectomycorrhizal and saprotrophic agarics may mirror their distinct lifestyles. *Fungal Ecology* 17: 197–204.
- Ingold, C.T., 1953. *Dispersal in Fungi*. Oxford University Press.
- Ingold, C.T., 1965. *Spore liberation*. Oxford University Press.
- Ingold, C.T., 1971. *Fungal spores: their liberation and dispersal*. Oxford University Press.
- Kausserud, H., J.E. Colman & L. Ryvarden, 2008. Relationship between basidiospore size, shape and life history characteristics: a comparison of polypores. *Fungal Ecology* 1: 19–23.
- Kausserud, H., E. Heegaard, R. Halvorsen, L. Boddy, K. Høiland & N.C. Stenseth, 2011. Mushroom's spore size and time of fruiting are strongly related: is moisture important? *Biology Letters* 7: 273–276.
- Knudsen, H. & J. Vesterholt, 2012. *Funga Nordica. Agaricoid, Boletoid, Clavarioid, Cyphelloid and Gastroid Genera*. Nordsvamp.
- Lilleskov, E.A. & T.D. Bruns, 2005. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97: 762–769.
- Meerts, P., 1999. The evolution of spore size in Agarics: do big mushrooms have big spores? *Journal of Evolutionary Biology* 12: 161–165.
- Pringle, A., S.N. Patek, M. Fischer, J. Stolze & N.P. Money, 2005. The captured launch of a ballistospore. *Mycologia* 97: 866–871.
- Nguyen, N.H., 2018. Longevity of light- and dark-colored basidiospores from saprotrophic mushroom-forming fungi. *Mycologia* 110: 131–135.
- Noblin, X., S. Yang & J. Dumais, 2009. Surface tension propulsion of fungal spores. *Journal of Experimental Biology* 212: 2835–2843.
- Norros, V., U. Rannik, T. Hussein, T. Petäjä, T. Vesala & O. Ovaskainen, 2014. Do small spores disperse further than large spores? *Ecology* 95: 1612–1621.
- Norros, V., E. Karhu, J. Nordén, A.V. Vähätalo & O. Ovaskainen, 2015. Spore sensitivity to sunlight and freezing can restrict dispersal in wood-decay fungi. *Ecology and Evolution* 5: 3312–3326.
- Pringle, A., E. Vellinga & K. Peay, 2015. The shape of fungal ecology: does spore morphology give clues to a species' niche? *Fungal Ecology* 17: 213–216.
- Stolze-Rybczynski, J.L., Y. Cui, M.H.H. Stevens, D.J. Davis, M.W.F. Fischer & N.P. Money, 2009. Adaptation of the spore discharge mechanism in the Basidiomycota. *PLoSOne* 4(1): e4163. doi:10.1371/journal.pone.0004163
- Straatsma, G., F. Ayer & S. Egli, 2001. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. *Mycological Research* 105: 515–523.
- Turner, J.C.R. & J. Webster, 1995. Mushroom spores – the analysis of Buller's drop. *Chemical Engineering Science* 50: 2359–2360.
- Vellinga, E.C., 2003. *Phylogeny and taxonomy of lepiotaceae fungi*. Proefschrift Universiteit Leiden.
- Webster, J., M.C.F. Proctor, R.A. Davey & G.A. Duller, 1988. Measurement of the electrical charge on some basidiospores and an assessment of two possible mechanisms of ballistospore propulsion. *Transactions of the British Mycological Society* 91: 193–203.
- Webster, J., R.A. Davey & J.C.R. Turner, 1989. Vapour as the source of water in Buller's drop. *Mycological Research* 93: 297–302.
- Webster, J., R.A. Davey, N. Smirnov, W. Fricke, P. Hinde, D. Tomos & J.C.R. Turner, 1995. Mannitol and hexoses are components of Buller's drop. *Mycological Research* 99: 833–838.

