

HET DUBBELLEVEN VAN MYCENA'S¹

Thomas W. Kuyper, thom.kuyper@wur.nl

Kuyper, Th.W., 2023. The double life of *Mycena* species. *Coolia* 66(1): 33–42.

An overview is given of the versatility in life styles of *Mycena* species, as many species are able to exhibit both a saprotrophic and a biotrophic life style. Biotrophy has been reported in achlorophyllous and chlorophyllous orchids, ericoid plants, ectomycorrhizal shrubs and trees, arbuscular mycorrhizal grasses and non-mycorrhizal crucifers. More than 25 species of *Mycena* have the ability to exhibit a biotrophic life style and the ability is not restricted to certain groups within the genus. It occurs among species that are otherwise known as saprotrophs on wood, leaf and needle litter and herbaceous plants. In many cases the presence of *Mycena* species in their root system has beneficial effects on plant performance, but the benefit for the fungus has not yet been demonstrated, as there does not seem to be transport of photosynthetic carbon to the fungus. It is also unknown which factors allow *Mycena* species to switch from saprotrophy to biotrophy.

Mycena's zijn algemeen erkend als afbrekers van organisch materiaal. Dat is goed zichtbaar aan het verbleken van bladeren of van hout waarop mycena's groeien; die verbleking wijst op de afbraak van lignine. Experimenteel onderzoek heeft ook

Figuur 1. *Mycena galopus*, var. *nigra*, Zwarte melksteelmycena.



1. Dit is Aflevering 27 in de serie over recent ecologisch onderzoek aan paddenstoelen en schimmels.

aangetoond dat mycena's in staat zijn cellulose en lignine in strooisel af te breken (Hintikka, 1961; Osono et al., 2021). Bij die afbraak komen plantenvoedende stoffen zoals stikstof vrij en daarvan kunnen planten rechtstreeks profiteren, zoals aangetoond voor *Mycena galopus* (Melksteelmycena) (Dighton et al., 1987). Bewoners van huizen met rieten daken waarop *M. arcangeliana* (Bundelmycena) groeit, kunnen bevestigen dat mycena-soorten efficiënte opruimers zijn, want in zulke gevallen is de bedekking snel aan vervanging toe (Doddall et al., 2014). Alle mycena's staan in de Beknopte Standaardlijst (Arnolds & Van den Berg, 2013) als saprotroof genoteerd, hetzij op strooisel en terrestrisch groeiend (St), hout (Sh) of kruidachtige plantendelen (Sk). In dat opzicht lijkt de ecologische nis van Mycena goed bekend. Maar is de ecologie van paddenstoelen wel zo eenvoudig? Is de manier waarop wij naar de ecologische nis van soorten kijken te beperkt? Recent onderzoek heeft aangetoond dat we er soms goed naast zaten met onze simpele indeling in levenswijzen. Bij sommige soorten is er sprake van overgangen tussen verschillende levenswijzen, en sommige groepen paddenstoelen bezitten een onverwachte levenswijze (Selosse et al., 2018). Zo werd bijvoorbeeld aangetoond dat wasplaten van oude, voedselarme graslanden geen saprotrofe levenswijze bezitten, maar dat ze biotroof leven (Halbwachs et al., 2018; zie ook Kuyper, 2015). Is het mogelijk dat ook mycena's niet precies passen in onze categorieën en dat ze onverwachte dubbellevens kunnen leiden? Zoals uit deze samenvatting van recente literatuur zal blijken is er ook bij mycena sprake van onze te beperkte visie op functionele groepen.

Een eerste aanwijzing dat mycena's ook andere levensstijlen kunnen hebben, bleek uit onderzoek aan mycorrhiza van orchideeën. Mycorrhiza van orchideeën is speciaal en past

Figuur 2. Mycena leptocéphala, *Stinkmycena*.





Figuur 3. *Mycena purpureofusca*, *Purperbruine mycena*.

niet in onze definitie van mycorrhiza. De relatie is eerder parasitair dan wederzijds voordelig. In het stadium na zaadkieming parasiteert de orchidee op haar mycorrhizaschimmel en verkrijgt op die manier zowel koolstof als plantenvoedende stoffen als stikstof en fosfaat. Bij oudere individuen kunnen de meeste orchideeën weliswaar voor hun eigen koolstof zorgen via fotosynthese en blijven dan alleen afhankelijk van de mycorrhizaschimmel voor plantenvoedende stoffen. Die krijgt de orchidee door in de wortelcellen het mycelium van de schimmel af te breken. Er zijn geen overtuigende bewijzen dat de orchidee koolstof aan de schimmel levert. Bij bladgroenloze orchideeën is de relatie nog eenzijdiger, want daar levert de schimmel zowel plantenvoedende stoffen als koolstof. In Europa zijn bladgroenloze orchideeën (Vogelnestje, Koraalwortel) geassocieerd met ectomycorrhizaschimmels, maar in tropische bossen zonder ectomycorrhiza zijn zulke orchideeën geassocieerd met saprotrofe schimmels. Onderzoek van Ogura-Tsujita et al. (2009) liet zien dat volwassen exemplaren van *Gastrodia elata* gekoloniseerd waren door mycena's. Vervolgonderzoek aan drie soorten *Gastrodia* door dezelfde onderzoekers (Kinoshita et al., 2016) toonde een aantal verschillende soorten mycena's aan, waaronder, naast een aantal nieuwe soorten, ook ons welbekende soorten als *M. leptocephala* (Stinkmycena, Figuur 2), *M. galopus* (Melksteelmycena) en *M. purpureofusca* (Purperbruine mycena, Figuur 3). Het lijkt er op dat *Gastrodia* een sterke binding met mycena's heeft: van de 15 onderzochte soorten werden er mycena's in 10 soorten gevonden (Ogura-Tsujita et al., 2021). Aan de andere kant van de wereld (het Caribisch eiland Guadeloupe) bleken mycena's geassocieerd met bladgroenloze orchideeën van het



Figuur 4. *Mycena cinerella*, *Grijze mycena*.

geslacht *Wulfschaegelia* (Martos et al., 2009). Er werden rechtstreekse verbindingen waargenomen tussen de wortels van die orchideeën, myceliumstrengen van mycena's en collybia's en verterend bladstrooisel. Metingen aan koolstofisotopen lieten zien dat de koolstof van de orchidee door de schimmels via afbraak van bladstrooisel geleverd wordt. De meeste van deze mycena's zijn nog onbeschreven soorten, al wijst een analyse van de sequenties er op dat één mycena ook voorkomt in Japan (bij de bladgroenloze *Gastrodia*) en de Verenigde Staten (op hout dat aangetast was door een invasieve ambrosiakever uit Azië, Hulcr et al., 2021).

Na de bladgroenloze orchideeën was het de beurt aan mycena's die in verbinding voorkwamen met gewone groene orchideeën. Zo werd uit Japan een *Mycena* beschreven (*M. dendrobii*) die geïsoleerd werd uit de wortels van het orchideeëngeslacht *Dendrobium* (Zhang et al., 2012). Moleculair onderzoek toont aan dat deze soort vrijwel zeker synoniem is met *M. purpureofusca* (Purperbruine mycena). Ook bij de Dennenorchis bleek in de wortels *M. galopus* voor te komen (Voronina et al., 2018), maar bij de groene orchideeën lijkt de relatie minder strikt. Er zijn ook andere mycena's beschreven bij orchideeën zoals *M. orchidicola* en *M. anoetochila*, maar bij gebrek aan sequenties valt daar niets over de identiteit te zeggen.

Mycena's kunnen niet alleen in de wortels van levende orchideeën voorkomen. Bij moleculair onderzoek aan wortels van bomen, struiken, en grassen worden regelmatig mycena's gerapporteerd, maar het is vaak niet duidelijk of deze mycena's alleen zeer dicht in de buurt van de wortel voorkomen of echt in of op de wortel groeien. Grelet et al. (2017) meldden het voorkomen van vier verschillende mycena's in wortels van verschillende heide-achtigen

in Schotland (Struikhei, Bosbes, Vossenbes). Op basis van een analyse van de barcodes zijn de volgende soorten aanwezig: *M. galopus* (Melksteelmycena), *M. sanguinolenta* (Kleine bloedsteelmycena), *M. cinerella* (Grijze mycena, Figuur 4) en een nog onbekende vierde soort. De auteurs waren ook geïnteresseerd in de vraag welk effect mycena's kunnen hebben op groei van planten. Zij inoculeerden daartoe hun stam van *M. galopus* op steriele wortels van de blauwe bes (*Vaccinium corymbosum*). Planten met mycena groeiden veel beter dan planten zonder mycorrhiza en even goed als planten die met de normale ericoïde-mycorrhizaschimmel *Pezizella ericae* (Heidewortelschoteltje) waren beënt.

Het was dus wachten op waarnemingen van mycena's in wortels van planten die ectomycorrhiza vormen. Er waren al verschillende publicaties over de aanwezigheid van sequenties van mycena's van ectomycorrhiza-worteltopjes, maar daarbij was lang niet altijd duidelijk of deze worteltopjes dood waren en door mycena's werden afgebroken, toevallige mycena's die hun mycelium zeer dicht in de buurt van de ectomycorrhiza hadden, of mycena's die specifiek op of in de wortels groeiden. Maar naarmate er meer mycena's op of in wortels werden gevonden, werd het aannemelijker dat ze ook op enige manier geassocieerd waren met levende wortels. Om daaromtrent meer zekerheid te verkrijgen is het het gemakkelijkst om cultures van mycena's te enten op worteltopjes van zaailingen van bomen. Dat onderzoek is uitgevoerd door Thoen et al. (2020). Zij enten zeventien verschillende soorten mycena's op zaailingen van berk. Deze soorten vertegenwoordigden een aantal verschillende secties binnen *Mycena*, zodat enig inzicht verkregen kon worden hoe wijd verbreid deze

Figuur 5. *Mycena polygramma*, *Streepsteelmycena*.





Figuur 6. (boven) Mycena belliae, Rietmycena.

Figuur 7. (onder) Mycena pura, Gewoon elfenschermpje.



associatie met levende wortels in *Mycena* is. Deze soorten bevatten zowel saprotrofen van strooisel als saprotrofen op dood hout (*M. polygramma*, Streepsteelmycena, Figuur 5; *M. vitilis*, Papilmycena) alsook soorten op kruidenstengels (*M. belliae*, Rietmycena, Figuur 6). Ook het nauw-verwante geslacht *Roridomyces roridus* (Slijmsteelmycena, Figuur 8) werd onderzocht. Alle zeventien soorten groeiden de wortel binnen en van alle werden hyfen in de buitenste cellen van de wortel gevonden. Ook werd in sommige gevallen een mantel van hyfen rond de buitenzijde van de wortel waargenomen, maar een Hartig net, de structuur van mycelium tussen wortelcellen die typisch is voor ectomycorrhiza, werd niet waargenomen. En wat doen die mycena's? Is hun aanwezigheid een voordeel voor de boom of heeft die daar eerder last van?



Figuur 8. *Mycena rorida*, Slijmsteelmycena.

Enten met *M. pura* (Figuur 7) en *M. galopus* leidde tot betere groei in vergelijking met zaailingen die niet beënt waren. Bij *M. pura* werd daarnaast waargenomen dat er fosfaat in de wortels werd getransporteerd. Op grond van hun onderzoek concluderen de auteurs dat mycena's weliswaar geen mycorrhiza vormen, maar wel dat verschillende soorten een combinatie van biotrofe en saprotrofe leefwijze kunnen vertonen. In een nog niet gepubliceerd vervolgonderzoek (Harder et al., 2021) werden wortels van tien boreale en arctische planten (zowel ectomycorrhiza als ericoïde mycorrhiza vormend) onderzocht. In de wortels van negen van die tien plantensoorten werden mycena's aangetoond. In totaal toonden ze het voorkomen van ongeveer 20 soorten *Mycena* aan. Isotopenonderzoek aan vruchtlichamen liet zien dat mycena's een signaal hebben dat veel sterker lijkt op dat van soorten met een saprotrofe dan met een biotrofe levenswijze, terwijl het stikstofsignaal lastiger te interpreteren was, met een nogal afwijkend signaal bij *Mycena galopus*, var. *nigra*, Zwarte melksteelmycena (Figuur 1), hetgeen kan wijzen op hetzij een nog onbekende bron van organische stikstof, hetzij op een sterke doorgifte van het opgenomen stikstof naar de plant. Die laatste mogelijkheid zou dan passen op de eerdere waarneming van Thoen et al. (2020) dat *M. pura* in staat was fosfaat te transporteren naar de boom. Er zijn nog geen directe bewijzen dat er koolstof van de plant naar de schimmel wordt getransporteerd. Het is dus nog niet duidelijk wat het voordeel voor de mycena's is.

Niet alleen bij bomen die ectomycorrhiza vormen komen mycena's in de wortels voor. Recent onderzoek van Roy et al. (2021) toonde *M. citrinomarginata* (Citroensnedemycena) aan in wortels van een zwenkgrassoort in Noord-Amerika, terwijl Durán et al. (2021) *M. cf. sepia* (Donkerbruine mycena), *M. cinerella* (Figuur 4), *M. sanguinolenta*, *M. stylobates* (Schijfsteelmycena, Figuur 10) en *M. flavoalba* (Bleekgele mycena, Figuur 9) aantoonde



Figuur 9. Mycena flavoalba, Bleekgele mycena.

in wortels van een kortsteelsoort in Spanje. Met name de vondst van *M. flavoalba* is opmerkelijk, want tot dan toe waren er geen vondsten bekend van mycena-achtigen die met *Hemimycena* verwant zijn, zoals *M. flavoalba* of *M. adonis* (Adonismycena) (Figuur 11).

En tot slot komen mycena's ook voor in de wortels van kruisbloemigen die met mycorrhiza vormen (Glynou et al., 2018). De identiteit van de soort heb ik niet kunnen achterhalen.



Het is dus duidelijk dat verschillende mycena's zowel saprotroof als biotroof kunnen leven (al is het in het geval van *M. belliae* of *R. roridus* niet erg waarschijnlijk dat die in de natuur ook een biotrofe levenswijze zullen vertonen). Niet duidelijk is welke factoren veroorzaken dat een individu kan switchen van de ene levenswijze naar de andere.

Figuur 10. Mycena stylobates, Schijfsteelmycena.



Figuur 11. Mycena adonis, Adonismycena.

Bij het schrijven van deze bijdrage heb ik de sequenties die in de verschillende artikelen werden genoemd, opnieuw geanalyseerd. Daardoor was het mogelijk om van meer mycena's de naam vast te stellen en dit verklaart verschillen met de determinaties in de oorspronkelijke artikelen. Maar nog steeds blijken we over relatief weinig sequenties van *Mycena* te beschikken. Het is daarom verheugend dat op Naturalis op korte termijn extra aandacht wordt besteed aan de evolutie van *Mycena*, waardoor hopelijk ook verder inzicht verkregen kan worden in de evolutie van levenswijzen.

Foto's: Anneke van der Putte.

Literatuur

- Arnolds, E. & A. van den Berg, 2013. Beknopte standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen. NMV.
- Dighton, J., E.D. Thomas & P.M. Latter 1987. Interactions between tree roots, mycorrhizas, a saprotrophic fungus and the decomposition of organic substrates in a microcosm. *Biology and Fertility of Soils* 4: 145–150.
- Dosdall, R., V. Hahn, F. Preuß, H. Kreisel, J. Miersch & F. Schauer, 2014. Characterization of fungi of the genus *Mycena* isolated from houses thatched with *Phragmites communis* Trin. in Northern Germany: enzyme pattern and reed decay. *International Biodeterioration & Biodegradation* 96: 174–180.

- Durán, M., L. San Emeterio & R.M. Canals, 2021. Comparison of culturing and metabarcoding methods to describe the fungal endophytic assemblage of *Brachypodium rupestre* growing in a range of anthropized disturbance regimes. *Biology* 10: article 1246.
- Glynou, K., B. Nam, M. Thines & J.G. Maciá-Vicente, 2018. Facultative root-colonizing fungi dominate endophytic assemblages in roots of nonmycorrhizal *Microthlaspi* species. *New Phytologist* 217: 1190–1202.
- Grelet, G.-A., R. Ba, D.F. Goeke, G.J. Houlston, A.F.S. Taylor & D.M. Durall, 2017. A plant growth-promoting symbiosis between *Mycena galopus* and *Vaccinium corymbosum* seedlings. *Mycorrhiza* 27: 831–839.
- Halbwachs, H., G.L. Easton, R. Bol, E.A. Hobbie, M.H. Garnett, D. Peršoh, L. Dixon, N. Ostle, P. Karasch & G.W. Griffith, 2018. Isotopic evidence of biotrophy and unusual nitrogen nutrition in soil-dwelling Hygrophoraceae. *Environmental Microbiology* 20: 3573–3588.
- Harder, C.B., E. Hesling, S.S. Botnen, B. Dima, T. von Bonsdorff-Salminen, T. Niskanen, S.G. Jarvis, K.E. Lorberau, A. Ouimette, A. Hester, E.A. Hobbie, A.F.S. Taylor & H. Kausered, 2021. *Mycena* species can be opportunist-generalist plant root invaders. *BioRxiv preprint* doi: //doi.org/10.1101/2021.03.23.436563.
- Hintikka, V. 1961. Das Verhalten einiger *Mycena*-Arten zum pH sowie deren Einfluss auf die Azidität der Humusschicht der Wälder. *Karstenia* 5: 107–121.
- Hulcr, J., D.F. Gomez, J. Skelton, A.J. Johnson, S. Adams, Y. Li, M.A. Jusino & M.E. Smith, 2021. Invasion of an inconspicuous ambrosia beetle and fungus may affect wood decay in Southeastern North America. *Biological Invasions* 23: 1339–1347.
- Kinoshita, A., Y. Ogura-Tsujita, H. Umata, H. Sato, T. Hashimoto & T. Yukawa, 2016. How do fungal partners affect the evolution and habitat preferences of mycoheterotrophic plants? A case study in *Gastrodia*. *American Journal of Botany* 103: 207–220.
- Kuyper, T.W. 2015. Nieuwe inzichten in de levenswijze van wasplaten. *Coolia* 58: 10–18.
- Martos, F., M. Dulormne, T. Pailler, P. Bonfante, A. Faccio, J. Journal, M.-P. Dubois & M.A. Selosse, 2009. Independent recruitment of saprotrophic fungi as mycorrhizal partners by tropical achlorophyllous orchids. *New Phytologist* 184: 668–681.
- Ogura-Tsujita, Y., G. Gebauer, H. Hashimoto, H. Umata & T. Yukawa, 2009. Evidence for novel and specialized mycorrhizal parasitism: the orchid *Gastrodia confusa* gains carbon from saprotrophic *Mycena*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 276: 761–767.
- Ogura-Tsujita, Y., T. Yukawa & A. Kinoshita, 2021. Evolutionary histories and mycorrhizal associations of mycoheterotrophic plants dependent on saprotrophic fungi. *Journal of Plant Research* 134: 19–41.
- Osono, T., D. Hirose & S. Matsuoka, 2021. Variability of decomposing ability among fungi associated with the bleaching of subtropical leaf litter. *Mycologia* 11: 703–714.
- Roy, B.A., D.C. Thomas, H.C. Soukup & I.A.B. Peterson, 2021. *Mycena citrinomarginata* is associated with roots of the perennial grass *Festuca roemerii* in Pacific Northwest prairies. *Mycologia* 113: 693–702.
- Selosse, M.-A., L. Schneider-Maunoury & F. Martos, 2018. Time to rethink fungal ecology: fungal ecological niches are often pre-judged. *New Phytologist* 217: 968–972.
- Toehn, E., C.B. Harder, H. Kausered, S.S. Botnen, U. Vik, A.F.S. Taylor, A. Menkis & I. Skrede, 2020. *In vitro* evidence of root colonization suggests ecological versatility in the genus *Mycena*. *New Phytologist* 227: 601–612.
- Voronina, E.Y., E.F. Malysheva, V.F. Malysheva, G.V. Dmitriev, A.V. Tiunov & A.E. Kovalenko, 2018. A mixotrophy is in question: new data on fungal community associated with photosynthetic terrestrial orchid *Goodyera repens*. *Botanica Pacifica* 7: 51–61.
- Zhang, L., J. Chen, Y. Lv, C. Gao & S.X. Guo, 2012. *Mycena* sp., a mycorrhizal fungus of the orchid *Dendrobium officinale*. *Mycological Progress* 11: 395–401.