

PARTNERTROUW? ¹

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

Kuyper, Th.W. 2023. Partner fidelity? *Coolia* 66(2): 89–96.

Ectomycorrhizal fungi exhibit variation in their selectivity towards host trees, ranging from species that can associate with almost every ectomycorrhizal tree to species which only associate with one genus or subgenus. However, some species that are considered selective have been recorded under trees that are not their primary host. The genus *Suillus* (Boletales) exhibits high selectivity and this trait has been conserved during evolutionary history, with one switch from an association from *Larix* to *Pseudotsuga* and one switch from *Larix* to *Pinus*. Experiments showed that in the presence of their primary host tree several *Suillus* species can also associate with a second tree species and can survive after the primary tree species has disappeared. Such legacies of a past tree species can then exert influence on the current associations of ectomycorrhizal fungi with certain trees. It is possible that this mechanism allows jumping towards new hosts and ultimately the colonisation of novel habitats by newly evolved species.

Ectomycorrhizapaddenstoelen zijn aan ectomycorrhizavormende bomen gebonden. Sommige soorten zijn daarbij allesbehalve kieskeurig en elke ectomycorrhizavormende boomsoort kan dan als gastheer optreden. Een voorbeeld is *Laccaria laccata* (Gewone fopzwam), een soort die in ongeveer elk uurhok in Nederland met bomen gevonden wordt. Andere soorten zijn kieskeuriger, en specialiseren zich op bomen van één enkele fa-

Figuur 1. Bruine ringboleet (*Suillus luteus*), mycorrhizapartner van tweenaaldige den.



1. Dit is Aflevering 28 in de serie over recent ecologisch onderzoek aan paddenstoelen en schimmels.



Figuur 2. Bruine ringboleet (*Suillus luteus*), mycorrhizapartner van tweenaaldige den.

milie, of één enkel geslacht. Specialisatie op een nog lager niveau (ondergeslachten of op het niveau van individuele soorten) komt nauwelijks voor.

Gezien deze specialisatie is het niet verbazingwekkend dat in sommige determinatiesleutels de gastheer (waardboom) als (aanvullend) determinatiekenmerk wordt beschouwd. Vaak is dat ook wel terecht. Als we *Cortinarius helvelloides* (Geelvlokkige gordijnzwam) vinden, kunnen we er zeker van zijn dat er elzen in de buurt staan. En als er echt geen elzen in de buurt staan, kunnen we er net zo zeker van zijn dat onze voorlopige determinatie incorrect is. Dat bleek recent bij moleculaire controle van twee collecties uit Naturalis, die beide als *C. cf. helvelloides* waren opgeborgen en die beide niet onder elzen waren gevonden. Het bleek te gaan om twee andere soorten, waarvan één een nog onbeschreven gordijnzwam is, die we op een later moment zullen introduceren.

Tegelijk is het gebruik van waardboom als determinatiekenmerk soms problematisch. Daarbij wordt het gevaar van een cirkelredenering vaak genoemd. Want als je een paddenstoel op naam brengt op basis van de boom waar hij mee verbonden is, kun je die relatie natuurlijk niet meer gebruiken om ecologisch onderzoek te doen aan gastheerkeuze. Daarnaast kennen we voorbeelden van soorten die volgens de determinatieliteratuur beperkt zouden zijn tot één bepaalde boom, maar die bij andere bomen worden gevonden. De verklaring daarvoor is soms simpel. Zo wordt bijvoorbeeld van *Cortinarius fusisporus* (Zandpadgordijnzwam) in de *Funga nordica* aangegeven dat hij beperkt is tot dennen. En die gastheerspecialisatie is in Scandinavië begrijpelijk, want *C. fusisporus* is kenmerkend voor zuur, droog, humusarm (en

dus stikstofarm) zand, en in dat biotoop in Scandinavië vinden we eigenlijk alleen dennen. In Nederland waar op voormalig stuifzand ook eiken kunnen worden aangetroffen, en soms zelfs berken en beuken, heeft de gordijnzwam een ruimere keuze aan gastheren, hoewel de aantekening bij de Verspreidingsatlas dat de soort gebonden is aan eik wel wat overdreven is, hetgeen door de foto's op de webstek bevestigd wordt. Vergelijkbare voorbeelden kunnen we vinden voor gordijnzwammen die een voorkeur hebben voor kalkrijke bodem. Waar in Midden Europa op zulke bodems vaak fijnsparren en zilversparren groeien, en dus deze bomen als gastheer voor een aantal soorten wordt opgegeven, komen ze in de lage landen op kalkrijke bodem ook bij loofbomen voor.

Op zich is specialisatie opmerkelijk. Want wat is het voordeel van grotere kieskeurigheid, voor de paddenstoel of voor de boom, als dat betekent dat je met een aantal potentieel geschikte partners niet kunt samenleven?" Een variant van die paddenstoel of boom die minder gespecialiseerd is, zou immers gemiddeld een grotere kans op overleven hebben bij een grotere keuze aan mogelijke partners als een vorm van risicospreiding. Naar die vraag naar evolutie van specialisatie is weinig onderzoek gedaan. De enkele waarnemingen waarover we beschikken, wijzen er op dat bij specialisten de samenwerking tussen boom en schimmel efficiënter gaat dan bij generalisten. Aan de andere kant wordt er wel onderzoek gedaan naar toenemende specialisatie. Wat maakt dat een boom niet (meer) geschikt is als partner voor een ectomycorrhizapaddenstoel?

Een geschikte groep voor dit onderzoek vormt het boletengeslacht *Suillus*. Alle soorten

Figuur 3. *Fijnschubbige boleet* (*Suillus variegatus*), mycorrhizapartner van tweenaaldigen.





Figuur 4. Gele ringholeet (*Suillus grevillei*), mycorrhizapartner van lariks.

(op één na, *S. subaureus* uit Noord-Amerika die van loofbomen bekend is) zijn beperkt tot naaldbomen. En binnen de naaldbomen lijken ze zeer kieskeurig: ze zijn ofwel geassocieerd met het geslacht *Pinus* (den), *Larix* (lariks) of *Pseudotsuga* (Douglasspar). Aan *Suillus* is veel moleculair taxonomisch onderzoek verricht en we weten dus tamelijk goed de evolutie van de gastheerkeuze (Nguyen et al., 2016; Zhang et al., 2022). Uit de reconstructie van de evolutionaire geschiedenis blijkt dat de “oer-*Suillus*” zo’n 45 miljoen jaar geleden ontstaan is en met lariks was geassocieerd. Vanuit de oorspronkelijke gastheer heeft één keer een overgang naar Douglasspar plaatsgevonden, ongeveer 15–25 miljoen jaar geleden, en ook één keer een overgang naar den, ongeveer 30–35 miljoen jaar geleden. Nu zijn *Suillus*-soorten ook nog eens kieskeurig als het om dennen gaat. Sommige soorten groeien alleen bij tweenaaldige dennen, andere bij vijfnaaldige dennen. De oorspronkelijke associatie met dennen was die met vijfnaaldige dennen, en van daaruit is de associatie met tweenaaldige dennen herhaaldelijk (minstens een keer of vijf) ontstaan. Soms zijn soorten ook de weg terug ingeslagen en zijn ze van tweenaaldige naar vijfnaaldige dennen gegaan. Daarbij dient aangetekend te worden dat het aantal naalden van den dat bij elkaar zit, zelf ook meer dan eens geëvolueerd is (Jin et al., 2021).

Maar er zijn natuurlijk meer ectomycorrhizavormende naaldbomen dan de drie hierboven genoemde geslachten. Want in de dennenfamilie zijn er twee onderfamilies (Ran et al., 2018). Tot de ene onderfamilie behoren behalve den, lariks en Douglasspar ook de fijnspar (*Picea*),

en tot de andere onderfamilie behoort o.a. zilverspar (*Abies*) en hemlockspar (*Tsuga*). Bij de drie laatstgenoemde geslachten komen, voor zover we weten, geen soorten van *Suillus* voor die op dat geslacht gespecialiseerd zijn. Wel wordt bij sommige soorten van *Suillus* aangegeven dat ze ook bij fijnspar groeien. In de Flora Agaricina Neerlandica (Noordeloos, 2018) worden 13 soorten *Suillus* voor ons land opgegeven, waarvan één bij Douglas, vier bij lariks en acht bij den. Van vier soorten wordt gemeld dat ze ook, zij het (zeer) zelden, bij fijnspar gevonden zijn.

Soorten van *Suillus* zijn makkelijk in cultuur te brengen en daardoor geschikt om proeven mee te doen. En het gaat om simpele proeven. Kan een *Suillus* met bijvoorbeeld zilverspar ectomycorrhiza vormen? Kan een *Suillus* van lariks overspringen naar zilverspar? En als dat het geval is, kan dan de *Suillus* op zilverspar overleven als de lariks het loodje mocht leggen? Recent werd over deze proeven gerapporteerd door Pérez-Pazos et al. (2021). Ze onderzochten twee soorten, de Noord-Amerikaanse *S. punctatipes* en *S. glandulosus*. De beide soorten werden gekozen omdat ze ook gerapporteerd waren bij boomsoorten die normaal niet als gastheer voor *Suillus* gelden. Op grond van de fylogenetische positie zou *S. glandulosus* met lariks geassocieerd zijn, maar er zijn vondsten uit bossen met zilverspar en fijnspar, maar waar lariks ontbreekt. *Suillus punctatipes* behoort fylogenetisch tot een groep van soorten die geassocieerd zijn met vijfnaaldige dennen, hoewel de soort gerapporteerd is uit bossen met Douglasspar en hemlockspar. De onduidelijke positie van beide soorten wat betreft hun gastheerboom maakte ze tot interessante soorten voor de studie. Daarbij verzamelden de auteurs allereerst worteltopjes onder vruchtlichamen van die soorten, waarbij ze via barcodes de identiteit van de paddenstoelen- en boomsoort bepaalden. *Suillus glandulosus* werd bemonsterd in een bos met fijnspar en zilverspar, waar geen lariks stond op minder dan 100 meter van de vruchtlichamen, terwijl *S. punctatipes* werd onderzocht in een bos met zilverspar en hemlockspar, en waarbij geen Douglasspar of dennen in de onmiddellijke omgeving aanwezig waren. Veldwaarnemingen geven dus aan dat ook andere geslachten van de dennenfamilie geschikte gastheren voor deze soorten kunnen zijn.

Worteltopjes met *S. punctatipes* bleken te behoren tot zilverspar en hemlockspar, terwijl de worteltopjes die onder vruchtlichamen van *S. glandulosus* werden verzameld niet tot *Suillus* bleken te behoren. Voor die soort konden dus op basis van worteltopjes geen conclusies getrokken worden, voor *S. punctatipes* bleken dus vertegenwoordigers van de andere onderfamilie geschikte gastheren. In een vervolggexperiment bestudeerden de auteurs de kolonisatiegraad van beide soorten boleten in aanwezigheid van hun primaire ('eigenlijke') gastheer en in aanwezigheid van zowel hun primaire gastheer als hun mogelijke alternatieve gastheer. Voor *S. glandulosus* gold dat lariks goed gekoloniseerd werd, zowel wanneer dat de enige gastheer was als wanneer de lariks samen met een tweede naaldboom groeide. Fijnspar en zilverspar werden niet gekoloniseerd door *S. glandulosus* wanneer dat de enige boomsoort was, maar in combinatie met lariks werden beide andere boomsoorten wel gekoloniseerd. *Suillus punctatipes* koloniseerde de wortels van Douglasspar, niet alleen wanneer die boom alléén aanwezig was, maar ook bij aanwezigheid van den en zilverspar. Ook den werd gekoloniseerd wanneer zij de enige boomsoort was, maar de kolonisatiegraad van dennenwortels was hoger als den samen met Douglasspar groeide. Zilverspar werd niet gekoloniseerd als zij de enige boomsoort was, ook niet in combinatie met Douglasspar. De combinatie den en zilverspar werd helaas niet getest. Als laatste testten de auteurs wat er gebeurde in een combinatie van Douglasspar en den als de eerste gastheer van *S. punctatipes* afstierf. Het



Figuur 5. *Grauwe ringboleet* (*Suillus viscidus*), *mycorrhizapartner* van *lariks*.

bleek dat de den nog steeds gekoloniseerd bleef, en de kolonisatie nam niet of nauwelijks af. Hetzelfde effect kon uiteraard niet voor Douglasspar en zilverspar onderzocht worden, doordat de laatste soort in het geheel niet gekoloniseerd werd. Dezelfde test werd helaas niet bij *S. glandulosus* uitgevoerd.

Voor *S. punctatipes* geldt dat het dus denkbaar is dat ze de weg van den (wat je op grond van de fylogenetische positie mag aannemen) naar Douglasspar heeft gevonden. Voor andere mogelijke gastheren (fijnspar en zilverspar) wijzen de gegevens er op dat *S. glandulosus* alleen in combinatie met hun eigenlijke, primaire gastheer kan overstappen en overleven. Bij *S. punctatipes* lijkt de soort wel te kunnen overleven als de oorspronkelijke gastheer afsterft en er een alternatief voorhanden is. Dit zou betekenen dat de verklaring voor het voorkomen van een *Suillus*-soort bij een ongebruikelijke gastheer te vinden is in een eerder stadium, waarin die eigenlijke gastheer nog wel aanwezig was. Deze conclusies roepen de vraag op naar de enige *Suillus* bij loofbomen, *S. subaureus* die ectomycorrhiza met eik kan vormen. Ook in dit geval bleek dat de verbinding met eik alleen mogelijk was indien eerst ectomycorrhizas met den werden gevormd (Lofgren et al., 2018). De auteurs stellen dan ook dat eventuele gastheerspecificiteit niet kan worden afgeleid uit de huidige soortensamenstelling van een bos, maar dat de erfenis van de soortensamenstelling van het bos op een eerder tijdstip cruciaal kan zijn.

Het is mogelijk dat dit stappenplan een verklaring kan bieden voor het voorkomen van ectomycorrhizapaddenstoel-boomcombinaties die niet goed passen in de algemene kennis van de fylogenie en ecologie van die groep. Het proces begint met kolonisatie van een tweede boomsoort in aanwezigheid van de primaire gastheer. In een later stadium kan de soort ook overleven op de tweede gastheer wanneer de eigenlijke gastheer verdwenen is. Daarop kunnen we ons een volgend stadium voorstellen waarin de alternatieve gastheerboom zo

geschikt is dat ze ook als primaire gastheer kan fungeren, zoals in het geval van *S. punctatipes*, een soort die qua verwantschap bij de *Suillus*-soorten van den hoort (en daarbij ook kan groeien), maar die vooral bij Douglasspar aangetroffen wordt, zonder dat de soort verwant is aan *Suillus*-soorten die exclusief zijn voor Douglasspar. En als de alternatieve gastheerboom, nu dus primaire gastheer geworden, deels ook op andere standplaatsen kan voorkomen, kunnen we een situatie krijgen waarin twee zeer nauw-verwante soorten een volkomen andere ecologie hebben. Bij *Suillus* is dat nog niet gerapporteerd. Een mogelijke kandidaat zou het paar *Tricholoma equestre* (Gele ridderzwam) en *T. frondosae* (Gele populieridderzwam) kunnen zijn, waarbij de eerste soort op arm zand onder den groeit en de tweede soort op klei onder populier. De evolutionaire relaties zijn echter nog niet volledig opgehelderd in dit complex (Heilmann-Clausen et al., 2017), zodat mijn suggestie nog als pure speculatie moet worden beschouwd. Helaas laten ridderzwammen zich nauwelijks in cultuur brengen, zodat experimenten nog niet mogelijk zijn.

Het moge duidelijk zijn dat als ‘ontrouw’ en ‘partnerruil’ een vaker voorkomend verschijnsel wordt, het gebruik van gastheer in determinatiesleutels nog problematischer wordt dan we al dachten. Want hoe weten we zeker dat een boomsoort die we wel verwachten maar niet vinden bij een bepaalde ectomycorrhizapaddenstoel daar ook niet vroeger, bij de vestiging van die ectomycorrhizapaddenstoel, gestaan heeft? Systematisch waarnemen van de ecologie van paddenstoelen en bijzondere aandacht voor ectomycorrhizasoorten die bij de ‘verkeerde’ boom groeien, kan helpen bij het onderzoek naar verdere voorbeelden van gastheerwisseling bij ectomycorrhizapaddenstoelen, die dan vervolgens ook getest kunnen worden.

Met dank aan Geert de Vries voor de begeleidende foto’s.

Figuur 6. *Holsteelboleet* (*Suillus cavipes*), *mycorrhizapartner* van *lariks*.





Figuur 7. Koeienboleet (*Suillus bovinus*), mycorrhizapartner van tweenaaldige den.

Literatuur

- Heilmann-Clausen, J., M. Christensen, T.G. Frøslev & R. Kjoller (2017). Taxonomy of *Tricholoma* in northern Europe based on ITS sequence data and morphological characters. *Persoonia* 38: 38–57.
- Jin, W.T., D.S. Gernandt, C. Wehenkel, X.M. Xia, X.X. Wei & X.Q. Wang (2021). Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 118: e2022302118.
- Lofgren, L., N. Nguyen & P.G. Kennedy (2018). Ectomycorrhizal host specificity in a changing world: can legacy effects explain anomalous current associations? *New Phytologist* 220: 1273–1284.
- Nguyen, N.H., E.C. Vellinga, T.D. Bruns & P.G. Kennedy (2016). Phylogenetic assessment of global *Suillus* ITS sequences supports morphologically defined species and reveals synonymous and undescribed taxa. *Mycologia* 108: 1216–1228.
- Noordeloos, M.E. (2018). *Suillus*. In: M.E. Noordeloos, T.W. Kuyper, E.C. Vellinga & I. Somhorst (eds), *Flora agaricina neerlandica* 7: 208–225. Candusso Editrice, Origgio.
- Pérez-Pazos, E., A. Certano, J. Gagne, R. Lebeuf, N. Siegel, N. Nguyen & P.G. Kennedy (2021). The slippery nature of ectomycorrhizal host specificity: *Suillus* fungi associated with novel pinoid (*Picea*) and abietoid (*Abies*) hosts. *Mycologia* 113: 891–901.
- Ran, J.H., T.T. Shen, H. Wu, X. Gong & X.Q. Wang (2018). Phylogeny and evolutionary history of Pinaceae updated by transcriptomic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 129: 106–116.
- Zhang, R., X.F. Shi, P.G. Liu, A.W. Wilson & G.M. Mueller (2022). Host shift speciation of the ectomycorrhizal genus *Suillus* (Suillineae, Boletales) and biogeographic comparison with its host Pinaceae. *Frontiers in Microbiology* 13: art. 831450.