

Natuur.focus

Afgiftekantoor
9099 Gent X
P209602

Toelating – gesloten verpakking

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11,
2800 Mechelen

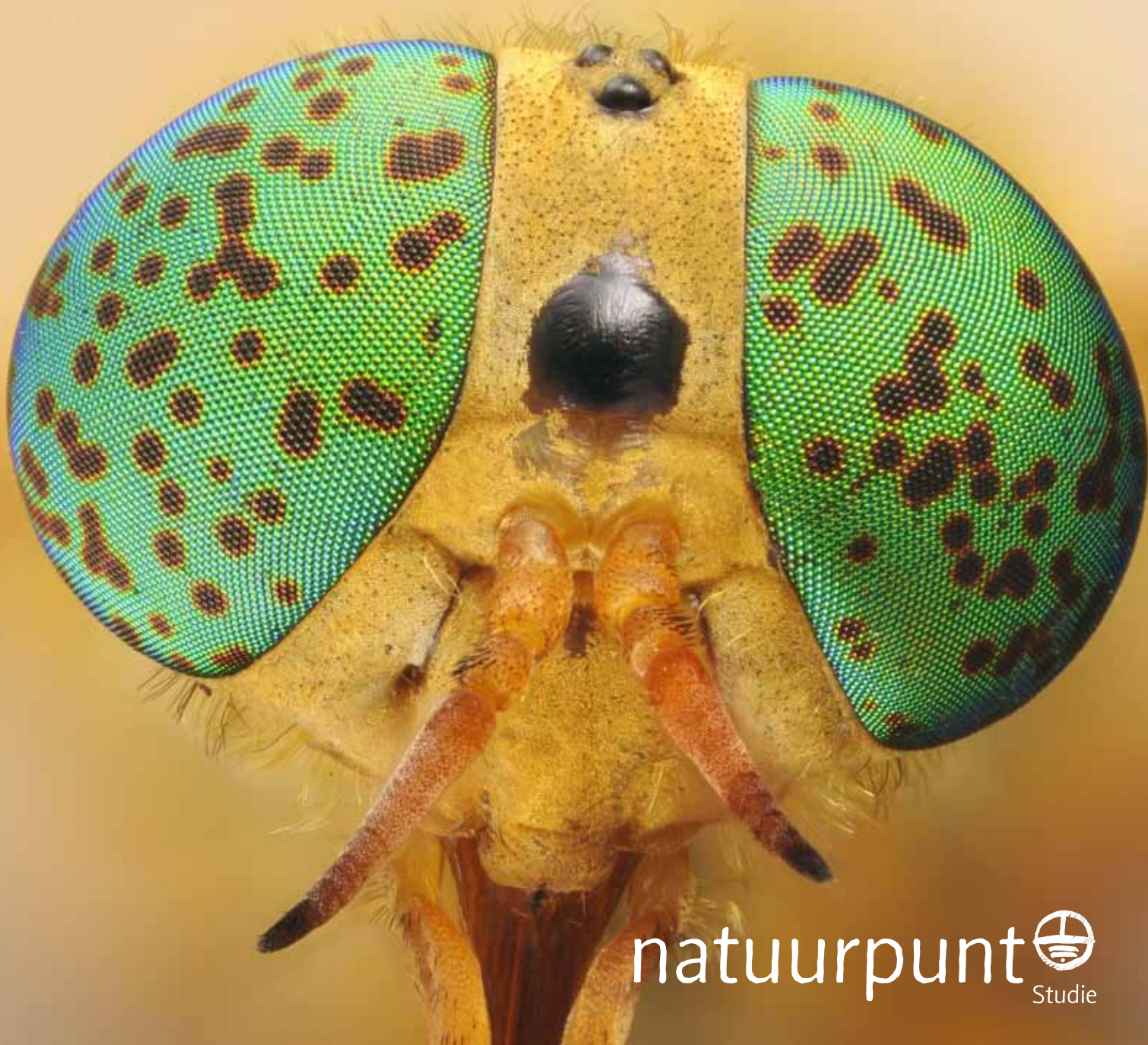
VLAAMS DRIEMAANDELIJKS TIJDSCHRIFT OVER NATUURSTUDIE & -BEHEER – MAART 2013 – JAARGANG 12 – NUMMER 1
VERSCHIJNT IN MAART, JUNI, SEPTEMBER EN DECEMBER



Sprinkhanen and the city

**Waarom niet alle paddenstoelen
overal groeien**

**Een verrassende kijk op
landbouw en natuur**



natuurpunt 
Studie

Waarom niet alle paddenstoelen overal groeien

Sporenverbreiding en andere factoren die de samenstelling van zwammen-gemeenschappen vormgeven

Wim Veraghtert & Roosmarijn Steeman

Waarom schijnbaar zeldzame paddenstoelen op onverwachte plekken opduiken blijft ook voor doorwinterde mycologen een raadsel. Verspreidingspatronen blijven voor het merendeel van de soorten lastig te verklaren, hoewel vermoed kan worden dat zwammensoorten door de massale productie van lichte sporen overal kunnen voorkomen. Maar is dat in de praktijk ook zo? En impliceert dat meteen ook dat zwammen ongevoelig zijn voor versnippering van hun leefgebieden?



De vruchtlichamen van het Waaierje zijn overal ter wereld te vinden. (foto: Erwin Deraus)

De handicaps van de (amateur) mycologie

De pogingen van mycologen om het voorkomen van paddenstoelen en de samenstelling van paddenstoelgemeenschappen te begrijpen door de klassieke studie van vruchtlichamen zijn bij voorbaat tot mislukken gedoemd. Al eerder wezen we op de problemen die de studie van fungi op basis van vruchtlichamen met zich mee brengt, gerelateerd aan onder meer de lage trefkans en de vaak moeilijke determinatie van soorten (Steeman & Veraghtert 2011). Verspreidingskaarten van de meeste paddenstoelsoorten zijn dan ook bijzonder onvolledig. Recent onderzoek gebaseerd op genetische identificatie van soorten bracht aan het licht hoeveel er is wat we niet zien. Zo werd recent aangetoond dat je op één Ratelpopulier *Populus tremula* minstens 122 soorten mycorrhizavormers kan aantreffen (Bahram et al. 2012). In de Nederlandse kustduinen werden zwamvlokken van arctische soorten gevonden waarvan in Nederland nog nooit vruchtlichamen werden waargenomen (Gémil, ongepubl. geg.; Boomsluiters 2011). Bovendien blijkt dat de paddenstoelengemeenschap zoals wij ze waarnemen op basis van vruchtlichamen totaal niet overeenkomt met het beeld dat je krijgt door zwamvlokken te bestuderen (Gardes & Bruns 1996). Paddenstoelgemeenschappen blijken vaak gedomineerd door soorten die nauwelijks (opvallende) vruchtlichamen vormen en soorten die eigenlijk slechts marginaal aanwezig zijn slagen er anderszinds via een hoog aantal vruchtlichamen toch in een andere indruk te wekken.

Paddenstoelen, goede verbreiders?

Paddenstoelen produceren sporen voor hun geslachtelijke voortplanting. Die zijn doorgaans minuscuul, variërend van 2 tot 25 micrometer lang bij de steeltjeszwammen (Basidiomyceten). Omdat de voortplanting bij zwammen complexer verloopt dan bij planten (zie **Box 1**), brengen paddenstoelen astronomisch hoge aantallen sporen voort. Bij de Geschubde inktzwam *Coprinus cornatus* worden per uur tot 100 miljoen sporen verspreid (Spooner & Roberts 2005). De korstzwam *Phlebia centrifuga* produceert per cm² 30.000 sporen per uur (Penttilä et al. 1999). In een kubieke meter lucht rondom een groepje vliegenzwammen werden in de Verenigde Staten tot bijna 300.000 sporen aangetroffen (Li 2005). Het kosmopolitische Waaiertje *Schizophyllum commune* verspreidt zoveel sporen dat in landbiotopen gemiddeld 18 sporen per vierkante meter neerkomen (James & Vilgalys 2001).

Box 1: Zwammenseks in een notendop

Zwammen planten zich geslachtelijk voort via sporen. Die kunnen van een verschillende 'polariteit' zijn; bij zwammen spreken we niet van geslachten. Als een spore op een geschikte plek terechtkomt, kan ze zich ontwikkelen tot een eenvoudige zwamvlok of primair mycelium, bestaande uit eenkernige cellen. Bij de meeste soorten is het echter noodzakelijk dat zo'n primair mycelium versmelt met een ander primair mycelium om tot een volwaardige zwamvlok (secundair mycelium) met (minstens) tweekernige cellen te komen. Pas bij de vorming van een vruchtlichaam (paddenstoel) vindt de versmelting van die twee of meer kernen plaats: pas dan is er een herverdeling van genetisch materiaal. Er zijn enkele zwammensoorten bekend die in één spore tot vier kernen hebben (bv. de Steenrode fopzwam *Laccaria fraterna*), waardoor dus één spore een volwaardige zwamvlok kan voortbrengen.

Ander onderzoek toont aan dat sporen in staat zijn om honderden kilometers af te leggen. Al in 1959 werd vastgesteld dat sporen van economisch belangrijke soorten zoals de Dennenmoorder *Heterobasidium annosum* en de Dennenharszwam *Phlebiopsis gigantea* tot op 300 km van de dichtstbijzijnde gekende vindplaatsen aangetroffen werden (Spooner & Roberts 2005). Recenter werden voor de korstzwammen *Laurilia sulcata* en *Peniophora aurantiaca* dispersieafstanden van respectievelijk 500 en 1.000 km genoteerd (Hallenberg & Kuffer 2008). Het valt overigens op dat onder de zwammen kosmopolitische soorten goed vertegenwoordigd zijn. Het gebeurt wel eens dat een Noord-Amerikaanse soort wordt teruggevonden in West-Europa (zonder vermoeden van import) (zie het recente voorbeeld van de Californische *Lepista harperi* in Frankrijk, Courtecuisse & Moreau 2011).

Aangezien verbreiding door wind de meest voorkomende strategie is (zie **Box 2**), voeden dergelijke onderzoeken het aloude idee dat 'alle soorten overal zijn, maar dat het milieu selecteert'. Abiotische en biotische omstandigheden, zoals bodemtype of het voorkomen van een geschikte gastheer of begeleidende boomsoort, zouden dan bepalen of een zwam effectief tot de vorming van een mycelium en vruchtlichamen kan komen. Dat idee vinden we al terug vanaf het begin van de negentiende eeuw (De Candolle 1820) en werd in 1934 uitgewerkt in de Baas-Becking theorie. Bovendien leeft het nog bij tal van natuurbeheerders, die ervan uitgaan dat zeldzame zwammen na grootschalige ingrepen weer vanzelf zullen verschijnen.

Maar klopt dat wel? Zijn alle paddenstoelen 'overal'? En zo ja, kunnen we dan meteen besluiten dat habitatversnippering voor paddenstoelen geen probleem vormt?

Dispersie over lange afstanden: enkele kanttekeningen

Het staat vast dat sporen door de wind over honderden kilometers meegevoerd kunnen worden. Maar is verbreiding over lange afstanden eerder regel dan uitzondering? Diverse onderzoeken geven aan dat het merendeel van die massa geproduceerde sporen in de onmiddellijke omgeving van de vruchtlichamen terechtkomt. Galante et al. (2011) stelden vast dat bij soorten als Zandpadvezelkop *Inocybe lacera*, Gewone fopzwam *Laccaria laccata* en Rossige melkzwam *Lactarius rufus* 95% van de sporen binnen een straal van een meter rond de paddenstoelen viel. Ook voor houtzwammen werd aangetoond dat de overgrote meerderheid van de sporen binnen honderd meter van de vruchtlichamen terechtkomt (Penttilä et al. 1999).

Sporen kunnen misschien wel grote afstanden overbruggen, maar behouden ze dan ook hun kiemkracht? Verspreiding via de wind over grote afstand betekent ook extreme blootstelling aan zonlicht (UV) en gevaar voor uitdroging. Intussen is bekend dat sommige genera hiertegen beter bestand zijn dan andere: dikwandige en gepigmenteerde sporen kunnen beter tegen zonlicht dan dunwandige, kleurloze sporen. Ook blijkt dat sporen van soorten die vroeg op het jaar vruchtlichamen vormen groter zijn en meer vocht bevatten dan sporen van soorten die later op het jaar fructifiseren (Kausarud et al. 2011). Daarnaast rijst de vraag hoe lang sporen hun kiemkracht behouden onder ideale en minder ideale omstandigheden. Vormen zich in de bodem ook sporenbanken, te vergelijken met de zaadbanken van planten? Over het bestaan van dergelijke

Box 2: Verbreidingsstrategieën bij paddenstoelen

Hoewel de overgrote meerderheid van de zwammensoorten gebruik maakt van windstromen om sporen te verbreiden, hebben sommige zwammen bijzondere strategieën ontwikkeld. Aquatische schimmels die hun sporen via water verbreiden, worden hier buiten beschouwing gelaten.

Verbreiding via dieren

De verbreiding van sporen via dieren is allesbehalve uitzonderlijk. Enkele groepen zwammen zijn daarvoor nagenoeg volledig van dieren afhankelijk. Gekende voorbeelden uit Vlaanderen zijn de 43 soorten truffels en zes soorten stinkzwammen. Bij truffelachtigen zijn het knaagdieren die voor de verbreiding instaan, bij stinkzwammen zijn het vliegen. Kleine bodemongewervelden, zoals springstaartjes, miljoenpoten of pissebedden, dragen ook in belangrijke mate bij aan de verbreiding van sporen. Dat werd vastgesteld bij het Gewoon rouwkorstje *Tomentella sublilacina*, een zeer algemene korstzwam die in symbiose met bomen leeft (Lilleskov & Bruns 2005). De vruchtlichamen van die soort zijn onopvallend en bevinden zich onderaan op

dood hout, dat vochtig blijft door op de bodem te liggen. Daarnaast kunnen sporen ook toevallig en ongewild door dieren verbreid worden. Zo passeren de sporen van boleten soms door het maag-darmkanaal van grote grazers, wat vaak ten koste gaat van hun kiemkracht.

Sporen in pakket over korte afstand verspreiden

Bij een minder gekende groep als de jukzwammen (Zygomyceten) worden de sporen in sporendoosjes weggeschoten. Het gaat hier vaak om mestbewonende soorten, waarbij de sporen tot twee meter kunnen overbruggen. Een voorbeeld hiervan is de Gewone kogelschietter *Pilobolus crystallinus*. Ook bij nestzwammetjes (*Cyathus* sp., *Nidularia* sp., *Crucibulum* sp.) vinden we een systeem waarbij sporen over korte afstand worden verbreid, maar dan wel op een passieve manier: de inslag van regendruppels zorgt ervoor dat sporenpakketjes, in de vorm van peridiolen (de 'eitjes' in het nestje), worden weg gekatapulteerd.

sporenbanken bestonden tot nog toe vooral hypothesen en anekdotische waarnemingen (Nguyen et al. in druk). Over het algemeen behouden sporen hun kiemkracht slechts een beperkte tijd: er zijn voorbeelden van periodes die variëren van een maand tot vier jaar (Nguyen et al. in druk). Wel blijkt de kiemkracht met de tijd af te nemen. Voor symbionten als fopzwammen *Laccaria* sp., vezelkoppen *Inocybe* sp., aardappelbovisten *Scleroderma* sp. en russula's *Russula* sp. werd aangetoond dat de kiemkracht na een jaar significant was verminderd (Nara 2009). Van bepaalde genera, die bekend staan als goede pioniers, is echter bekend dat de kiemkracht met de jaren toeneemt. De sporen van vezeltruffels en slijmboleten *Suillus* sp. kunnen na minstens zes jaar nog probleemloos kiemen (Nguyen et al.). Van die soorten kan effectief gesteld worden dat ze een sporenbank aanleggen, maar wellicht vormen zij eerder een uitzondering.

Zelfs over korte afstanden kan kolonisatie moeilijk zijn

In Noord-Amerika werd onderzocht hoe goed kolonisatieprocessen over korte afstand verlopen (Peay et al. 2012). Daarbij werden steriele 'eilandjes' van telkens 12 zaailingen van Bisschopsden *Pinus muricata* geplant op afstanden van 0,5 meter tot 5,4 kilometer van een sporenbron. Hoewel na twee jaar veertien soorten paddenstoelen de zaailingen gekoloniseerd hadden, bleek dat zaailingen die op meer dan een kilometer van de sporenbron stonden slechts door één soort succesvol gekoloniseerd werden, de slijmboleet *Suillus pungens*, een echte pionier. Bovendien detecteerden in het gebied opgestelde sporenvallen de aanwezigheid van 41 soorten gordijnzwammen, 19 soorten vezelkoppen, 6 soorten amanieten en 14 soorten melkzwammen en russula's, zonder dat deze soorten een mycelium vormden bij de zaailingen. Deze soorten zijn dus duidelijk geen pioniers. De symbiontendiversiteit bij geïsoleerd gelegen groepjes zaailingen was significant lager dan die bij zaailingen in de buurt van de bosrand ('bron'), een patroon dat ook naar voren kwam uit eerder onderzoek van Peay et al. (2010b), waarbij bomeneilanden van 50 jaar oude Bisschopsdennen onderzocht werden.

Zelfs op korte afstand is kolonisatie dus niet noodzakelijk vanzelfsprekend. Sinds de teelt van korte-omloophout (zogenaamd 'short rotation coppice' of SRC) opgang maakt, wordt onderzocht of deze nieuwe vorm van landgebruik ook voor biodiversiteit iets kan betekenen. Wilgen *Salix* spp., veel gebruikte boomsoorten bij SRC, staan bekend als belangrijke gastheren voor ectomycorrhizapaddenstoelen. In Zweden werd onderzocht hoe goed en snel wilgen in SRC-teelt werden gekoloniseerd door mycorrhizasoorten uit naastgelegen natuurlijke wilgenbosjes (Hryniewicz et al. 2012). Er werd verwacht dat het kolonisatieproces vlot zou verlopen, maar niets bleek minder waar. Hoewel het aantal symbionten niet opmerkelijk lager lag in de SRC-percelen dan in de natuurlijke wilgenbosjes, verschilde de samenstelling van de paddenstoelengemeenschap zeer sterk. Daar waar in de SRC-percelen zijdetruffels en bruinsporige plaatjeszwammen zoals gordijnzwammen *Cortinarius* sp., vaalhoeden *Hebeloma* sp. en vezelkoppen *Inocybe* sp. dominant waren, werden in de natuurlijke wilgenbestanden de symbiontengemeenschappen gedomineerd door rouwkorstjes *Tomentella* sp., echte truffels *Tuber* sp. en zakjeszwammen zoals grondbekerzwammen *Geopora* sp.. Uiteraard was hier het overbruggen van de afstand wellicht niet het probleem, maar zijn factoren als abiotische omstandigheden en het genotype van de gastheer bepalend voor het voorkomen van symbionten.

Ruimtegebruik en ecologische strategieën

Versnippering van leefgebieden vormt een van Vlaanderens grootste milieuproblemen. Tal van studies illustreren hoe kleine populaties geïsoleerd geraken, met genetische verarming en een verhoogde kans op uitsterven tot gevolg (zie Hendrickx et al. 2011 en Breyne et al. 2010). Hoewel de gevolgen van habitatfragmentatie voor veel soortengroepen relatief goed bekend zijn, is er maar weinig informatie te vinden over de impact van versnippering op een soortenrijke groep als paddenstoelen.

Bij onderzoek naar de impact van habitatfragmentatie is een van de centrale vragen wat de minimumoppervlakte is die



Rodekoolzwammen die meer dan een meter uit elkaar groeien ontstaan wellicht uit een verschillende zwamvlok. (foto: Leo Janssen)

een soort nodig heeft voor duurzaam overleven van een populatie. Tot voor kort was evenwel zelfs de vraag hoeveel verschillende individuen van een bepaalde paddenstoelsoort op een plaats voorkomen nagenoeg onbeantwoordbaar. Occasionele waarnemingen van paddenstoelen in bloempotten geven aan dat sommige zwammen schijnbaar weinig ruimte nodig hebben om tot de vorming van een zwamvlok over te gaan. Maar in de meeste gevallen is het als veldwaarnemer moeilijk te beoordelen of de vijftig vruchtlichamen die verspreid in groepsverband groeien allemaal voortkomen uit dezelfde zwamvlok, of dat er mogelijk meerdere, kleine zwamvlokken bij betrokken zijn.

Recent genetisch onderzoek wijst uit dat de oppervlakte die een mycelium inneemt sterk varieert van soort tot soort. Van de algemene Rodekoolzwam *Laccaria amethystina* blijkt een mycelium nooit langer te zijn dan twee meter en gemiddeld omvat het minder dan een vierkante meter. Per hectare kunnen meer dan 13.800 zwamvlokken van de Rodekoolzwam worden aangetroffen (Fiore-Donno & Martin 2001). Een zwamvlok van de Zilvergrijze ridderzwam *Tricholoma scalpturatum* kan tot 40 meter lang zijn. Het aantal vruchtlichamen per mycelium varieert van 1 tot 5 bij de Rodekoolzwam en van 1 tot 91 bij de Koeienboleet *Suillus bovinus* (Douhan et al. 2011). Die variatie verraadt uiteenlopende ecologische strategieën bij paddenstoelen, enigszins te vergelijken met K- en r-strategieën: waar de ene soort investeert in kleine, kortlevende mycelia die veel vruchtlichamen voortbrengen (r-strategen), gaan andere soorten voor grotere, langlevende zwamvlokken die minder paddenstoelen produceren (K-strategen). Het plaatje blijkt bij zwammen wel complexer dan het op het eerste zicht lijkt, getuige de vaststelling dat

sommige soorten verschillende strategieën lijken te combineren. Van de Smalsporige vaalhoed *Hebeloma cylindrosporum* werden zowel sites gevonden met talrijke kleine, eenjarige zwamvlokken als met grotere, langer levende mycelia. Sommige pioniers zijn toch in staat grotere mycelia (tot meer dan 12 meter lang) te ontwikkelen, terwijl soorten die pas in een later stadium koloniseren, zoals amanieten en russula's, toch opmerkelijk kleine zwamvlokken kunnen hebben (Redecker et al. 2001).

In welke mate worden genen uitgewisseld?

Bovenstaande paragrafen geven geen eenduidig beeld of versnippering nu echt problematisch is voor paddenstoelen. Recent gingen studies na of op grotere schaal genetisch materiaal uitgewisseld wordt. Van de Rodekoolzwam werden populaties in heel Europa met elkaar vergeleken, van Noord-Spanje tot Finland (Vincenot et al. 2012). Daaruit bleek dat tot 2.900 kilometer uit elkaar liggende populaties genetisch niet sterk verschillen. De auteurs concluderen dat populaties verspreid over heel Europa via sporen met elkaar in contact staan. Nog sterker is het onderzoek van Moncalvo & Buchanan (2008), waaruit blijkt dat populaties van kosmopolitische soorten als Platte tonderzwam *Ganoderma applanatum* en Dikrandtonderzwam *G. australe* intercontinentaal met elkaar in contact staan in het zuidelijk halfrond. Zelfs oceanen zijn dus, althans voor die soorten, geen onoverbrugbare barrières. Bergketens vormen mogelijk een groter obstakel (Dahlberg & Mueller 2011).

Ook van andere zwammen werd aangetoond dat genetische uitwisseling over grote afstand gebeurt, bv. bij de Stinkparasolzwam *Lepiota cristata* in China (Liang et al. 2009) en de Paarse dennenzwam *Trichaptum abietinum* (amper differentiatie tussen Zuid-Noorwegen en Oost-Finland, Kausarud & Schumacher 2003). Vezeltruffels zijn door hun ondergrondse vruchtlichamen en langlevende sporen die via dieren verbreid worden wél veel vatbaarder voor habitatversnippering. Bij twee Noord-Amerikaanse soorten werden sterke genetische verschillen al over de relatief korte afstand van 8,5 kilometer vastgesteld (Grubisha et al. 2007). Voor zwammen met bovengrondse vruchtlichamen en sporen die door de wind verbreid worden, ziet het er voorsnog naar uit dat versnippering geen onoverkomelijk probleem vormt. Dahlberg & Mueller (2011) onderzochten hoe IUCN-criteria voor de opmaak van Rode Lijsten op paddenstoelen kunnen worden toegepast en hanteren als richtlijn dat alleen populaties die meer dan 500 km van elkaar liggen als sterk versnipperd worden beschouwd (d.w.z. dat er geen uitwisseling van sporen plaats kan vinden binnen een generatie).

Hierbij moeten wel enkele kanttekeningen gemaakt worden. Ten eerste bieden de aangehaalde studies een blik op de cumulatieve effecten van habitatfragmentatie uit het verleden en het heden. Als zwammen wel effecten ondervinden van recente habitatversnippering, dan is dat wellicht nog niet meetbaar volgens de gebruikte methoden (Dahlberg & Mueller 2011). Ten tweede werden tot nog toe vooral algemeen voorkomende soorten onderzocht. Daarvan kan worden aangenomen dat 'ze overal zijn'. Die focus op algemene zwammen resulteert wellicht in een vertekend beeld, omdat de meerderheid van de zwammensoorten niet tot die categorie behoort (Steeman & Veraghtert 2012). Bovendien richtte het onderzoek zich tot nog toe sterk op ectomycorrhizasymbionten en



Na zes jaar zijn de sporen van slijmboleten, zoals de Gele ringboleet, nog kiemkrachtig. (foto: Jef Verkens)



Het genus *Rhizopogon* waar de Okerkleurige vezeltruffel toe behoort staat erom bekend een langer levende sporenbank aan te leggen. (foto: Wim Veraghtert)

weten we dus opvallend weinig over de grootste groep van zwammen, de saprotrofen.

Kritische houtbewonende soorten uit Scandinavië vormen daarop een uitzondering. In Noord-Europa werd een systeem uitgewerkt waarbij de waarde van oude bossen kan worden ingeschat op basis van de aangetroffen soorten houtzwammen. De meest kritische soorten, met name Roze sparrenhoutzwam *Fomitopsis rosea* en de korstzwam *Phlebia centrifuga*, staan bekend als topindicatoren voor ongestoorde oerbossen (zie o.m. Kotiranta & Niemelä 1996). In Finland leidden toenemende versnippering van oude bossen en de daarmee gepaard gaande vermindering van de hoeveelheid groot dood hout tot een

significante afname van kritische houtzwammen. Voor die soorten geeft de beschikbaarheid van geschikt habitat de doorslag, en niet zozeer (gebrek aan) verbreiding (Penttilä et al. 2006).

De rol van prioriteitseffecten

Hoewel eerder al werd aangegeven dat het merendeel van de sporen in de nabije omgeving van de paddenstoel vallen, wijzen de hierboven genoemde studies erop dat er tussen populaties toch voldoende uitwisseling over grotere afstand is. Wellicht wordt het voorkomen van een soort dus ook bepaald door andere factoren dan verbreiding. Een wellicht belangrijke factor zijn prioriteitseffecten. Die kunnen worden omschreven als 'het fenomeen waarbij een of meerdere soorten die lokaal of regionaal reeds aanwezig zijn snel een vacant habitat opvullen, waardoor soorten die later in het habitat aankomen geconfronteerd worden met een biotoop dat niet meer geschikt is voor vestiging' (Mergeay & De Meester 2010). Met andere woorden: 'wie eerst komt, eerst maakt'. De hoge soortenaantallen zwammen die soms op relatief kleine oppervlakte naast elkaar voorkomen ondersteunen die hypothese. De klassieke theorie dat soorten enkel overleven als ze een specifieke eigen niche innemen werd door mycologen al in twijfel getrokken (Kuyper 2012). Het is immers onaannemelijk dat alle opruimers een eigen specifieke niche innemen. Dat zou gezien de hoge waargenomen soortenaantallen immers veronderstellen dat op kleine oppervlakte ook honderden verschillende niches voorkomen. Het ziet er eerder naar uit dat zwammen dezelfde niche kunnen innemen. In natuurlijke situaties is de volgorde waarin soorten koloniseren bepalend voor de samenstelling van paddenstoelgemeenschappen. Voor saprotrofe zwammen werd in laboratoriumomstandigheden nagegaan hoe de competitie tussen Gewoon elfenbankje *Trametes versicolor*, Geel

schijfzwammetje *Bisporella citrina* en de korstzwam *Phlebia nothofagi* op een blokje Nothofagushout verloopt (Fukami et al. 2010). Uit dit en andere experimenten bleek dat de aankomst van de eerste soort bepalend is voor het voorkomen van de andere. Zelfs de snelheid waarmee het hout wordt afgebroken varieert naargelang de volgorde waarin de drie soorten het hout koloniseren.

Ook onder symbionten heerst er sterke competitie om haarworteltjes van geschikte gastheren te koloniseren. Dat werd aangetoond voor vier soorten Noord-Amerikaanse vezeltruffels (Kennedy et al. 2009): de soort die eerst koloniseert kan doorgaans standhouden, de andere niet. Van vezeltruffels is bekend dat ze een 'sporenbank' kunnen aanleggen (cfr. hoger), waardoor soorten lange tijd latent aanwezig kunnen zijn en zo een nieuwe geschikte plek meteen koloniseren.

In tegenstelling tot bij planten staat onderzoek naar de competitie tussen paddenstoelensoorten nog in de kinderschoenen. Meestal gaat het om laboratoriumstudies die interacties tussen twee tot vier soorten onderzoeken. Kennedy (2010) toonde aan dat negatieve effecten van competitie zelden wederkerig zijn. Er is dus bijna altijd minstens één soort die voordeel haalt uit de competitie. Een belangrijke kanttekening is de vaststelling dat de uitkomst van de competitie sterk bepaald wordt door omgevingsfactoren. Die kunnen zowel biotisch als abiotisch van aard zijn. Fukami et al. (2010) stelden al vast dat soorten anders reageren in een stikstofrijkere omgeving en Mahmood (2003) stelde vast dat de uitkomst van de competitie tussen korstzwammen van het genus *Piloderma* afhankelijk was van de zuurtegraad van het substraat. Ook de impact van vraat aan zwamdraden kan de uitkomst van die competitie sterk beïnvloeden. Onder meer springstaarten, pissebedden en miljoenpoten spelen daarin een bepalende rol (Crowther et al. 2011). Tenslotte kan ook het

verspreidingspatroon van zwamvlokken competitieve interacties weerspiegelen. Die interacties kunnen tot een dambordpatroon van zwamvlokken van concurrerende soorten leiden (Dahlberg et al. 2007).

Besluit: de paddenstoelenlotto

Naar het voorbeeld van Sale (1977) maakt Kennedy (2010) de vergelijking met een loterij. Daarbij maken vele soorten zwammen, als balletjes in een lottotrommel, kans om het beperkte aantal beschikbare niches te bezetten. Welke soorten uiteindelijk de ook in tijd en ruimte beperkte beschikbare plaatsen innemen wordt bepaald door een samenspel van factoren, zoals prioriteitseffecten, abiotische factoren (ecologische vereisten) en biotische factoren (bv. predatoren). In welke mate het voorkomen van zwammen wordt bepaald door hun verspreidingscapaciteit is voor het merendeel van de soorten nog steeds niet duidelijk. Ecologisch onderzoek dat dergelijke vraagstellingen als voorwerp heeft, met focus op zwamvlokken i.p.v. op vruchtlichamen, neemt pas recent een hoge vlucht. Dat schept hoge verwachtingen voor de komende jaren.

Voor de beheerder betekenen de huidige inzichten in de eerste plaats goed nieuws: op Vlaams niveau ziet het ernaar uit dat versnippering voor zwammen niet het grootste probleem is. Vermesting en verzuring zijn dat wel (zie ondermeer Arnolds & Veerkamp 2008). Het nemen van bufferende maatregelen om een betere milieukwaliteit te krijgen, kan leiden tot de terugkeer van bijzondere soorten. Al blijven voorspellingen voor zwammen op dat vlak veelal nattevingerwerk. Handig voor de beheerder is het werk van Keizer (2003), waarin niet alleen een bruikbare selectie goed herkenbare indicatorsoorten per habitat wordt gepresenteerd, maar ook een concrete leidraad voor aangepast beheer is opgenomen.



De Geschubde inktzwam kan tot honderd miljoen sporen per uur verspreiden. (foto: Wim Veraghtert)

Summary:

VERAGHTERT W. & STEEMAN R. 2013. WHY ALL SPECIES OF MUSHROOMS DO NOT GROW EVERYWHERE. SPORE DISPERSAL AND OTHER FACTORS AFFECTING THE COMPOSITION OF FUNGAL COMMUNITIES. *NATUUR.FOCUS* 12(1): 10-16 [IN DUTCH]

Distribution patterns of rare fungi are often difficult to explain. Since Baas Becking published his theory ('everything is everywhere, but the environment selects'), it is widely believed that fungi are not affected by habitat fragmentation. In this review article we discuss topics such as long-distance airborne spore dispersal, short distance colonization

and the occurrence of spore banks in the soil. Some studies even illustrated intercontinental gene flow. However, even over short distances fungi are not always able to colonize successfully. Thus, fungal community assembly is not only influenced by mobility, biotic and abiotic factors, but also by priority effects, competition between species and predation of mycelial hyphae. To which extent fungi are affected by habitat fragmentation may still be a point of debate: for many rare species dispersal ability and other ecological traits have not been investigated. Empirical data seem to suggest that habitat fragmentation is not a major issue for fungi on a regional scale in Flanders.

AUTEURS:

Roosmarijn Steeman en Wim Veraghtert zijn medewerkers van de dienst Studie van Natuurpunt. Wim Veraghtert werkt ook deeltijds als lesgever bij Natuurpunt Educatie.

CONTACT:

Wim Veraghtert, Natuurpunt Studie, Coxiestraat 11, 2800 Mechelen
E-mail: wim.veraghtert@natuurpunt.be

Referenties:

Arnolds E. & Veerkamp M. 2008. Basisrapport Rode Lijst Paddenstoelen. Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.

Bahram M., Pölme S., Kõljalg U. & Tedersoo L. 2011. A single European aspen *Populus tremula* tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 75: 313-320.

Boomsluiters M. 2011. DNA uit bodemonster verraad arctisch-alpiene paddenstoelen. www.natuurbericht.nl/?id=5877

Breyne P., Bonte D. & Hoffmann M. 2010. Overleven als bedreigde plantensoort in een gefragmenteerd dynamisch landschap. *Natuur.focus* 9(4): 151-157.

Crowther T.W., Boddy L. & Jones T.H. 2011. Outcomes of fungal interactions are determined by soil invertebrate grazers. *Ecology Letters* 14: 1134-1142.

Courtecuisse R. & Moreau P.-A. 2011. *Lepista harperi*, une espèce d'origine californienne retrouvée en France. *Bulletin de la Société mycologique de France*. Vol. 127 (1 & 2): 99-106.

Douhan G.W., Vincenot L., Gryta H. en Selosse M.A. 2011. Population genetics of ectomycorrhizal fungi: from current knowledge to emerging directions. *Fungal Biology* 115: 569-597.

Edman M., Gustafsson M., Stenlid J. & Ericson L. 2004. Abundance and viability of fungal spores along a forestry gradient. Responses to habitat loss and isolation? *Oikos* 104(1): 35-42.

Fiore-Donno A.M. & Martin F. 2001. Populations of ectomycorrhizal *Laccaria amethystina* and *Xerocomus* spp. show contrasting colonization patterns in a mixed forest. *New Phytologist* 152: 533-542.

Fukami T., Dickie I.A., Wilkie J.P., Paulus B.C., Park D., Roberts A., Buchanan P.K. & Allen R.B. 2010. Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecology Letters*, 13: 675-684.

Galante T.E., Horton T.R. & Swaney D.P. 2011. 95% of basidiospores fall within 1 m from the cap: a field- and modeling-based study. *Mycologia* 103(6): 1175-1182.

Gardes M. & Bruns T. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany* 74: 1572-1583.

Grubisha L.C., Bergemann S.E. & Bruns T.D. 2007. Host islands within the California Northern Channel Islands create fine-scale genetic structure in two sympatric species of the symbiotic ectomycorrhizal fungus *Rhizopogon*. *Molecular Ecology* 16: 1811-1822.

Hallenberg N. & Küffer N. 2008. Long-distance spore dispersal in wood-inhabiting Basidiomycetes. *Nordic Journal of Botany* 21(4): 431-436.

Hendrickx F., Speelmans M. & Breyne P. 2011. Algemene maar weinig mobiele soorten: bedreigd door fragmentatie van halfnatuurlijke landschapselementen? De Bramensprinkhaan als voorbeeld. *Natuur.focus* 10(2): 48-53.

Hryniewicz K., Toljander Y.K., Baum C., Fransson P.M.A., Taylor A.F.S. & Weih M. 2012. Correspondence of ectomycorrhizal diversity and colonisation of willows (*Salix* spp.) grown in short rotation coppice on arable sites and adjacent natural stands. *Mycorrhiza* 22(8): 603-613.

James T.Y. & Vilgalys R. 2001. Abundance and diversity of *Schizophyllum commune* spore clouds in the Caribbean detected by selective sampling. *Molecular Ecology* 10: 471-479.

Jargeat P., Martos F., Carriconde F., Gryta H., Moreau P.-A. & Gardes M. 2010. Phylogenetic species delimitation in ectomycorrhizal fungi and implications for barcoding: the case of the *Tricholoma scalpturatum* complex (Basidiomycota). *Molecular Ecology* 19: 5216-5230.

Kauserud H., Heegaard E., Halvorsen R., Boddy L., Høiland K. & Stenseth N.C. 2011. Mushroom's spore size and time of fruiting are strongly related: is moisture important? *Biology Letters* 7: 273-276.

Kauserud H., Schumacher T. 2003. Regional and local population structure of the pioneer wood-decay fungus *Trichaptum abietinum*. *Mycologia* 95(3): 416-425.

Keizer P.J. 2003. Paddenstoelenvriendelijk natuurbeheer. KNNV Uitgeverij, Utrecht.

DANK

De auteurs bedanken Jorinde Nuytink en Olivier Honnay voor een kritische lezing van een eerste draft.

Kennedy P.G., Peay K.G. & Bruns T.D. 2009. Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: are priority effects a rule or an exception? *Ecology*, 90(8): 2098-2107.

Kennedy P. 2010. Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition: species interactions, community structure, coexistence mechanisms and future research directions. *New Phytologist* 187: 895-910.

Kotiranta H., Niemelä T. 1996. Threatened polypores in Finland, second revised edition. *Environmental Guide 10*. Finnish Environment Institute and Edita, Helsinki.

Kuyper Th.W. 2012. Wie eerst komt... *Coolia*

Li D.-W. 2005. Release and dispersal of basidiospores of *Amanita muscaria* var. *alba* and their infiltration into a residence. *Mycological Research* 11: 1235-1242.

Liang J.F., Xu J. & Yang Z.L. 2009. Divergence, dispersal and recombination in *Lepiota cristata* from China. *Fungal Diversity* 38: 105-124.

Lilleskov E.A. & Bruns T.D. 2005. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella subilliacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97: 762-769.

Mahmood, S. 2003. Colonisation of spruce roots by two interacting ectomycorrhizal fungi in wood ash amended substrates. *FEMS Microbiology Letters* 221:881-887.

Mergeay J. & De Meester L. 2010. (Her)introductions en rationaliteit in het natuurbeheer. *Natuur.focus* 9(3): 124-127.

Moncalvo J.M., Buchanan P.K. 2008. Molecular evidence for long distance dispersal across the southern hemisphere in the *Ganoderma applanatum-australe* species complex (Basidiomycota). *Mycological Research* 112: 425-436.

Nara K. 2009. Spores of ectomycorrhizal fungi: ecological strategies for germination and dormancy. *New Phytologist* 181: 245-248.

Nguyen N.H., Hynson N.A. & Bruns T.D. 2012. Stayin' alive: survival of mycorrhizal fungal propagules from 6-yr-old forest soil. *Fungal Ecology* (in druk).

Peay K.G., Bidartondo M.I. & Arnold A.E. 2010a. Not every fungus is everywhere. *New Phytologist* 185: 878-882.

Peay K.G., Garbelotto M., Bruns T.D. 2010b. Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands. *Ecology*, 91, 3631-3640.

Peay K.G., Schubert M.G., Nguyen N.H. & Bruns T.D. 2012. Measuring ectomycorrhizal fungal dispersal: macroecological patterns driven by microscopic propagules. *Molecular Ecology* (in druk).

Penttilä R., Siitonen P. & Korhonen K. 1999. Dispersal of *Phlebia centrifuga*, a wood-rotting fungus specialized on old-growth forest. In: Abstracts and posters to the Nordic symposium on the ecology of coarse woody debris in boreal forests. 31 May - 3 June 1999. Umeå University, Umeå, Sweden.

Penttilä R., Lindgren M., Miettinen O., Rita H. & Hanski I. 2006. Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos* 114: 225-240.

Redecker D., Szaro T.M., Bowman R.J. & Bruns T.D. 2001. Small genets of *Lactarius xanthogalactus*, *Russula cremoricolor* and *Amanita francheti* in late-stage ectomycorrhizal successions. *Molecular Ecology* 10: 1025-1034.

Sale P. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist* 111: 337-359.

Spooner R. & Roberts P. 2005. *Fungi*. The New Naturalist Library. Collins, Londen.

Steeman R. & Veraghtert W. 2011. Paddenstoelen: probleemgevallen voor het natuurbeheer? *Natuur.focus* 10(1): 32-35

Steeman R. & Veraghtert W. 2012. Paddenstoelendiversiteit in Vlaams-Brabant en het Brussels Hoofdstedelijk Gewest. *Cijfers en trends. Natuur.focus* 11(1): 21-29.

Vincenot L., Nara K., Sthultz C., Labbé J., Dubois M.-J., Tedersoo L., Martin F. & Selosse M.A. 2012. Extensive gene flow over Europe and possible speciation over Eurasia in the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria amethystina* complex. *Molecular Ecology* 21: 281-299.