

Oecologie van paddestoelen en schimmels 4

SUCCESSIE VAN PADDESTOELEN VAN MYCORRHIZA-VORMENDE SCHIMMELS

Aad Termorshuizen¹ en Peter-Jan Keizer²

¹Vakgroep Fytopathologie, Postbus 8025, 6700 EE Wageningen

²Kruisstraat 23, 3514 CS Utrecht

A short descriptive and ecological review is presented of the succession of fruitbodies of ectomycorrhizal fungi. The successions on isolated trees, in woods and on roadside verges are described. Many factors seem to affect the successional patterns though, in the long term, changes in the composition of the vegetation may be the dominant influence.

Inleiding

Successie (letterlijk: opeenvolging) is een begrip dat veranderingen in de tijd aanduidt. In de vegetatiekunde wordt het begrip successie veelal toegepast als het gaat om de opeenvolging van verschillende plantengemeenschappen in de tijd. Successie wordt meestal veroorzaakt door veranderingen in het milieu. Bij een natuurlijke ontwikkeling van de vegetatie komt dit meestal door veranderingen in het milieu die door de levende organismen (planten en dieren) zelf wordt veroorzaakt. Zo kun je je voorstellen dat in een zich ontwikkelend bos door de toenemende schaduw die de bomen geven, lichtminnende planten worden vervangen door schaduwminnende planten. We spreken van een pioniergemeenschap als naakte bodem voor het eerst wordt gekoloniseerd. Successie leidt uiteindelijk tot een stabiel stadium, waarin weinig meer verandert. We noemen dat de climaxvegetatie. Een voorbeeld van successie van pionier- naar climaxvegetatie is de volgende: kaal zand --> begroeiing door algen --> vestiging van mossen en korstmossen --> vestiging van kruidachtige planten --> ontwikkeling van bos. Een climaxvegetatie is sterk afhankelijk van de omstandigheden en het klimaat ter plaatse. Zo is in het hoge noorden de toendra een climaxvegetatie en in de tropen een primair regenwoud. De hierboven geschetste successie onder natuurlijke omstandigheden noemen we primaire successie. We spreken van secundaire successie als de ontwikkeling van de vegetatie optreedt door ingrijpen van de mens (Schaminée et al., 1995).

Bij schimmels spreken we ook van successie, maar dan in een ander verband. Saprofyten onder de schimmels zijn immers afbrekers en opruimers (reducenten) die het beschikbare substraat vrijwel geheel verteren. Je ziet bijvoorbeeld op een konijnkeutel een vaste volgorde van schimmelgemeenschappen die elkaar verdringen: de pioniers zijn overwegend zygomyceten, daarna komen de ascomyceten en tenslotte basidiomyceten. Omdat het substraat na afloop meestal geheel verteerd is, spreken we bij deze vorm van successie niet van een reeks van pionier tot climax, maar hanteren we de begrippen initiële fase, optimale fase en terminale fase. De initiële fase beschrijft de kolonisatie en het voor schimmelm groei geschikt maken van het substraat; de

optimale fase is als de schimmelgroei maximaal is en de terminale fase is als het substraat bijna verbruikt is, of (bij hout) zover afgebroken is, dat het nauwelijks meer van de omgeving te onderscheiden is.

Bij schimmels die als symbiont met levende bomen leven is de situatie complex: ze zijn geheel afhankelijk van de bomen, maar kunnen mogelijk zelf ook invloed uitoefenen op het functioneren van de bomen en dus de hele levensgemeenschap.

Uit het voorbeeld over de konijnkeutels blijkt wel dat de successie van schimmels sterk kan verschillen van die van planten. Dit stuk is bedoeld om een kort overzicht te geven van de successie van paddestoelen van ectomycorrhizavormende schimmels. Voor een inleiding over de oecologie van ectomycorrhiza verwijzen we naar Termorshuizen en Bollen (1995).

Successie ten gevolge van veranderingen in de soortensamenstelling van planten

Veel soorten ectomycorrhizavormende schimmels zijn **gastheergebonden**. Voorbeelden hiervan zijn er te over: *Suillus bovinus* (Koeieboleet) bij Den, *Russula nitida* (Kleine berkenrussula) bij Berk en *Lactarius quietus* (Kaneelkleurige melkzwam) bij Eik. Veranderingen in de vegetatie, zoals in de successie van dennenbos --> berkenbos --> eikenbos bijvoorbeeld, hebben daarom veranderingen tot gevolg in de soortensamenstelling van de paddestoelengemeenschap.

Er zijn echter ook soorten die weinig of niet gastheergebonden zijn, zoals *Laccaria*-soorten (Fopzwammen), *Hebeloma*-soorten (Vaalhoeden), *Amanita muscaria* (Vliegenzwam), *Russula emetica* (Braakrussula) en *Thelephora terrestris* (Franjezwam). De vraag dringt zich nu op of er ook bij deze soorten verschijnselen van successie optreden.

Successie bij jonge, geïsoleerd gesitueerde bomen

Onderzoekers in Schotland hebben vele jaren gewerkt aan de successie van paddestoelen van mycorrhizavormende schimmels (Mason et al., 1982). Zij vonden dat verschillen in paddestoelenflora gekoppeld kan worden aan de leeftijd en de hoogte van de boom. Aan jonge bomen bleken andere soorten verbonden te zijn dan aan oudere bomen (tabel 1). Soorten die domineren bij jonge bomen zijn vaak *Thelephora terrestris*, *Laccaria proxima* en *Hebeloma*-soorten. Opvallend is dat dit soorten zijn die vele gastheerplanten hebben. Deze soorten zijn ook in Nederland erg algemeen in jonge aanplant van allerlei boomsoorten en in boomkwekerijen. In het Engels wordt hiervoor de term 'nursery fungi' (kwekerijpaddestoelen) gebezigd. Later, vanaf het zesde jaar na planten, komen al meer waardboom-specifieke soorten paddestoelen, zoals *Leccinum scabrum* (Berkeboleet) en *Russula betularum* (tabel 1). Er worden dan echter naast de gastheergebonden soorten ook soorten gevonden met een geringere gastheerspecificiteit, zoals *Laccaria proxima* (Fopzwam).

De Schotse onderzoekers hebben gedurende vele jaren de paddestoelen rondom geïsoleerd staande berken vervolgd en hieruit kwam naar voren dat de soorten die voor het eerst werden waargenomen dichtbij de stam van de berken gevonden werden en dat de plekken waar deze soorten in de daaropvolgende jaren werden gevonden verder van

de stam verwijderd waren. Zo stond *Hebeloma crustuliniforme* (Radijsvaalhoed) vier jaar na planten van Berk in grote hoeveelheden op 0,1-1 meter verwijderd van de stambasis, terwijl drie jaar later deze soort minimaal 1½ meter verwijderd stond van de stambasis, een enkele uitzondering daargelaten. De vroegere standplaats van *H.*

TABEL 1

Typische successie van paddestoelen van ectomycorrhizavormende schimmels gedurende de eerste 14 jaar van geplante berken (uit Last, Dighton & Mason, 1987).

Soorten die vroeg verschijnen hielden ook weer het eerst op met fructificeren.

Aantal jaren na planten	Eerste vondst van paddestoelen van mycorrhizavormende soorten
1	-
2	<i>Hebeloma crustuliniforme</i> (Radijsvaalhoed), <i>Laccaria proxima</i> (Schubbige fopzwam)
3	<i>Laccaria tortilis</i> (Gekroesde fopzwam), <i>Thelephora terrestris</i> (Franjezwam)
4	<i>Hebeloma</i> spp. (Vaalhoeden), <i>Inocybe lanuginella</i> (Zilversteel-vezelkop), <i>Lactarius pubescens</i> (Donzige melkzwam)
6	<i>Cortinarius</i> spp. (Gordijnzwammen), <i>Hebeloma leucosarx</i> (Vleeskleurige vaalhoed), <i>Inocybe petiginosa</i> (Poedersteeltje), <i>Leccinum roseofractum</i> (Donkerbruine berkeboleet), <i>L. scabrum</i> (Berkeboleet), <i>L. versipelle</i> (Oranje berkeboleet)
7	<i>Cortinarius</i> spp., <i>Hebeloma</i> spp., <i>Lactarius glycosmus</i> (Kokosmelkzwam), <i>Lactarius pubescens</i>
10	<i>Russula betularum</i> (Roze Berkerussula), <i>R. grisea</i> (Duifrussula), <i>R. versicolor</i> (Bonte berkerussula)
14	<i>Laccaria laccata</i> (Fopzwam), <i>Lactarius spinosulus</i> , <i>Russula atropurpurea</i> (Zwartpurperen russula)

crustuliniforme bleek te zijn ingenomen door *Lactarius pubescens* (Donzige melkzwam).

De tot dusverre besproken vormen van successie betrof de ontwikkeling op ouder wordende bomen of (vaak gelijkjarige) aanplantingen. We moeten evenwel niet vergeten dat op nog langere termijn de meest belangrijke sturende factor in de successie van paddestoelengemeenschappen natuurlijk de successie in de (planten)vegetatie is. Hiervan zijn de mycorrhizavormende schimmels immers afhankelijk. Het is waarschijnlijk dat de successie van mycorrhizavormende schimmels berust op een combinatie van tal van verschillende factoren.

Successie in bossen

Gedurende enige tijd werd gedacht dat de hierboven beschreven successie van paddestoelen een algemeen verschijnsel was, maar dat dit in bossen moeilijk waar te nemen was. Dit is gemakkelijk voor te stellen, omdat een bepaalde cirkel van paddestoelen rondom een boom in een bos dicht bij andere bomen terecht kan komen. Bovendien is de gebondenheid van bepaalde paddestoelsoorten aan bomen van een bepaalde leeftijd moeilijk vast te stellen in bossen met bomen van ongelijke leeftijd.

In gemengd bos werd door uitgravingen vastgesteld dat de hyfen van mycorrhiza's van jonge bomen verbonden zijn met paddestoelen van soorten die eigenlijk alleen maar bij oude bomen verwacht werden. Fleming (1984) onderzocht de oorzaak van deze vreemde waarneming door berkekiemplantjes uit te planten in bos. Deze berkekiemplantjes waren opgekweekt in de kas zonder mycorrhiza. De berkjes werden uitgeplant in bos zonder verdere behandeling òf door op enige afstand een greppeltje te graven tussen berkekiemplant en de oude bomen. Het resultaat was opmerkelijk: de berkjes waaromheen geen greppel gegraven was bleken te zijn geïnfecteerd met soorten die bij de geïsoleerd staande berken (tabel 1) waargenomen werden bij oude bomen; bij de kiemplantjes waaromheen wel een greppel gegraven was ontwikkelden zich echter uitsluitend 'kwekerijpaddestoelen', zoals *T. terrestris*.

Uit de experimenten van Fleming (1984) kunnen we dus concluderen dat bepaalde mycorrhizasoorten alleen jonge bomen infecteren als ze tegelijk ook oude bomen hebben geïnfecteerd. In tegenstelling tot zijn veldexperimenten was Fleming (1984) wel in staat om in het laboratorium mycorrhizavormende schimmels, die in het veld alleen bij oude bomen gevonden werden, kiemplanten te laten infecteren. Klaarblijkelijk zijn er in het bos andere factoren dan uitsluitend de leeftijd van de boom die de successie van paddestoelen van mycorrhizavormende schimmels verklaren.

Effect van verstoring op successie

Latere waarnemingen hebben het aanvankelijke eenvoudige beeld van successie verder genuanceerd. Zo lijkt stikstofdepositie een zodanige verstoring in de paddestoelenflora tot gevolg te hebben dat verarming optreedt in de oudere bossen, maar niet, of in mindere mate, in de jongere bossen (Termorshuizen, 1995). Dit heeft tot gevolg dat er sprake is van een verarming naarmate het bos ouder wordt, terwijl het Schotse werk juist wijst op verrijking van de paddestoelenflora! (Hierbij moet worden bedacht dat de stikstofdepositie in Schotland laag is.) Verder is gebleken dat soorten die karakteristiek zijn voor jonge bomen ook gevonden kunnen worden op verstoorde bodems. Dit is waargenomen in proeven waarbij in plagproeven de bovenlaag verwijderd is (Keizer, 1993) en dit is geregeld te zien aan randen van bospaden, waar door betreding de bodem verstoord is.

Terwijl veel onderzoek aan de successie van paddestoelen gericht is geweest op hele jonge bomen of het verschil tussen jonge en oude bossen, hebben Keizer & Arnolds (1993) getracht een verdere nuancering aan te brengen in de successie van paddestoelen van mycorrhizavormende schimmels. Hieruit bleek dat verschillen in paddestoelenflora zich voordoen gedurende de gehele levensduur van de boom.

Onderscheid werd gemaakt in soorten die significant vaker voorkomen bij jonge bomen (1-5 jaar) (*L. proxima* en *L. tortilis*), bij bomen van 10-20 jaar (bv. *Inocybe lacera*, Zandpadvezelkop), bij bomen van 25-50 jaar (bv. *Boletus edulis*, Eekhoorn-tjesbrood) en bij bomen van 50 jaar en ouder (bv. *Amanita rubescens*, Parelamaniet). Verder was er nog een kleine groep van soorten waarvoor geen voorkeur voor de leeftijd van de boom gegeven kon worden, zoals *Hebeloma helodes* (Moerasvaalhoed) en *Naucoria bohémica* (Zilversteelnaucoria). Keizer & Arnolds (1993) suggereerden verder dat veranderingen in de paddestoelenflora als functie van de leeftijd van de boom verschilt per boomsoort. Bij langzaam groeiende en een hoge leeftijd bereikende bomen zoals de Eik zouden de veranderingen langzamer verlopen dan bij sneller groeiende bomen als Grove den of Berk.

Over de oorzaak van successie is nog weinig met zekerheid te zeggen. Aanvankelijk werd vermoed dat het te maken had met de fysiologie van de plant: de verdeling van koolhydraten in een plant, waarvan ook de mycorrhizavormende schimmels profiteren, verandert met het ouder worden van de plant. Bij de kolonisatie van oorspronkelijk onbeboste gronden speelt echter ook de vestiging van nieuwe mycorrhizasoorten een rol. Waarschijnlijk kunnen bepaalde mycorrhizasoorten zich beter vestigen op jonge gronden. Gesuggereerd is dat de ophoping van humus gedurende de ontwikkeling van een bos hierbij een rol speelt. Hierdoor is de paddestoelenflora van open, met bomen beplante wegbermen waarschijnlijk anders dan die van bos, omdat ophoping van een strooisellaag in wegbermen grotendeels achterwege blijft. Verder moeten we niet vergeten dat wellicht toch de meest belangrijke factor op de lange termijn de successie in (planten)vegetatie is.

Onderzoek zelf

Zelf kunt u successie van paddestoelsoorten ook waarnemen. Inventariseer eens gedurende enkele jaren de soorten in een jonge aanplant van één soort, liefst vanaf het moment direct na aanplanten. U kunt ook waarnemingen gaan doen aan geïsoleerd staande dennen of berken. Dit is echter lastiger omdat deze bomen wel eens verwijderd kunnen worden in het kader van natuurbeheer.

Literatuur

- Fleming, L.V. 1984. Effects of soil trenching and coring on the formation of ectomycorrhizas on birch seedlings grown around mature trees. *New Phytologist* 98: 143-153.
- Ford, E.D., Mason, P.A., Pelham, J. 1980. Spatial patterns of sporophore distribution around a young birch tree in three successive years. *Transaction of the British Mycological Society* 75: 287-296.
- Keizer, P.J. 1993. The ecology of Macromycetes in roadside verges planted with trees. Proefschrift Landbouwwuniversiteit Wageningen.
- Keizer, P.J., Arnolds, E.J.M. 1993. Succession of ectomycorrhizal fungi in roadside verges planted with common oak (*Quercus robur* L.) in Drenthe, The Netherlands. pp. 129-149 in: Keizer, P.J. The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. Proefschrift Landbouwwuniversiteit Wageningen.
- Last, F.T., Dighton, J., Mason, P.A. 1987. Successions of sheathing mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution* 2: 157-161.
- Mason, P.A., Last, F.T., Pelham, J., Ingleby, K. 1982. Ecology of some fungi associated with

- an ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*). Forest Ecology and Management 4: 19-39.
- Schaminée, J.H.J., Stortelder, A.H.F., Westhoff, V. 1995. De vegetatie van Nederland, Deel 1. Inleiding in de plantensociologie: grondslagen, methoden, toepassingen. Opulus Press BV, Leiden.
- Termorshuizen, A.J. 1995. Saai grovedennenbos? Coolia 38: 19-28.
- Termorshuizen, A.J., Bollen, G.J. 1995. Oecologie van paddestoelen en schimmels 2. Inleiding tot de oecologie van de mycorrhizavormende schimmels. Coolia 38: 141-148.

BIJZONDERE WAARNEMINGEN EN VONDSTEN

Mycelium van de Witte paardehaartaailing, *Marasmius quercophilus*, is lichtgevend.

Tijdens de zeer natte zomer van 1993 liep ik eens 's nachts door het bos nabij Uffelte toen bleek dat de bosbodem plaatselijk een zwak lichtschijnsel vertoonde. Ik heb toen wat van het lichtgevende materiaal meegenomen. De volgende dag was te zien dat het rottende bladeren waren van de Zomereik (*Quercus robur*) die zeer sterk waren uitgebleekt. Van het organisme dat deze verrotting veroorzaakte ontbrak elk spoor, alhoewel het ongetwijfeld om een witrotschimmel moest gaan. In de zomer van 1994 zag ik opnieuw zulke sterk gebleekte bladeren, ditmaal van Amerikaanse eik (*Quercus rubra*), in de bossen van Soestduinen. Nu groeiden er op deze bladeren duizenden paddestoeltjes van de soort *Marasmius quercophilus* (Witte paardehaartaailing; vroeger onder de naam *M. splachnoides* bekend). Ik heb wat van deze bladeren meegenomen om ze te testen op eventuele lichtgevendheid. En inderdaad, 's nachts in het donker, in een donkere kast, na geruime tijd om de ogen aan het donker te laten wennen, werd een zwak lichtschijnsel zichtbaar. Gezien de overeenkomst van de gebleekte bladeren van Uffelte en van Soestduinen en het feit dat in het tweede geval de *Marasmius* op de bladeren groeide meen ik te kunnen concluderen dat deze soort lichtgevend mycelium heeft. Bij tropische *Marasmius*-soorten komt lichtgevendheid wel meer voor, van Europese soorten was mij dat nog niet bekend.

Peter-Jan Keizer

Zwavelzwam in de dikke boom van Verwolde.

Een zomerwandeling in het landgoed Verwolde nabij Lochem voerde ons langs "De Dikke Boom", welke ongetwijfeld de oudste boom van het land is. Het is een schitterende oude Zomereik van zeker twee meter in doorsnee. De boom is hol, hetgeen uitnodigde om te zien of er wat interessants in te vinden is. Er zaten enige oude, overjarige, vrijwel verrotte vruchtlichamen van een houtzwam. Thuis gekomen bleek het te gaan om de Zwavelzwam (*Laetiporus sulphureus*). Deze soort groeit graag in oude Eiken. Het exemplaar in de dikke Eik heeft dit jaar niet gefructificeerd. Het is te hopen dat de zwam afsterft en de monumentale boom nog een lang leven beschoren is.

Peter-Jan Keizer