

VERSPREIDING DOOR SPOREN

De wind waait waarheen hij wil ¹

Thomas W. Kuyper

sectie Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 8005, 6700 EC Wageningen

Kuyper, Th.W. 2003. Dispersal of spores. *Coolia* 46(4): 198-200.

The relative importance of long-distance dispersal of fungal spores in creating geographical population structure has been investigated in *Schizophyllum commune*. This cosmopolitan species can be subdivided into three well-supported molecular groups, each with its own distribution area. This pattern suggests that long-distance dispersal is too irregular to create one completely mixed population. Several cases of (recent) long-distance dispersal have also been noted, possibly related to range expansion of this ruderal species following deforestation and land-use changes. Spores of the species have been trapped in the Caribbean. Data show a spore rain of about 18 spores per square metre per hour. Spore rain is predominantly local, but again instances were found of spore dispersal over longer distances. Wind direction seems more important in such cases than actual geographical distance in determining the composition of the spore rain.

Paddestoelen kunnen gigantische aantallen sporen vormen. Zo vormt één Reuzenbovist (*Langermannia gigantea*) wel 2.000.000.000.000 sporen. Als elke spore zou kiemen en een eenkernig mycelium (monokaryon) zou vormen, en elke twee monokaryons een tweekernig mycelium (dikaryon) zouden vormen, waaruit jaarlijks één vruchtlichaam met een gewicht van 500 gram voortkomt, dan zou na één jaar het gewicht van die reuzenbovisten groter zijn dan dat van alle mensen op aarde. En in het derde jaar zouden alle reuzenbovisten veel meer wegen dan het totale gewicht van de aarde.

Zulke getallen geven dan ook aan hoe ongelooflijk veel sporen er verloren moeten gaan. Desondanks blijken sommige soorten over de hele wereld voor te komen. Een voorbeeld van zo'n kosmopoliet is het Waaiertje (*Schizophyllum commune*) dat uit alle werelddelen bekend is. Bij zo'n kosmopolitische soort kun je je afvragen in hoeverre er sprake is van een geografisch bepaalde populatiestructuur. Als er relatief weinig uitwisseling plaatsvindt van sporen tussen continenten, moeten de verwantschappen binnen de soort hoofdzakelijk binnen de continenten zelf gevonden worden. Hoe meer uitwisseling van sporen over grote afstand plaatsvindt, des te minder duidelijk wordt de geografische populatiestructuur. Raper en medewerkers (1958) onderzochten het Waaiertje en concludeerden dat er geen sprake was van een geografisch patroon en dat er dus op grote schaal sporenuitwisseling plaats moest vinden. Helaas was de toen gebruikte methode problematisch, doordat ze leidt tot aanzienlijke overschatting van verbreiding over grote afstand.

Het onderzoek van James en anderen (1999, 2001) werd met nieuwere moleculaire methoden gedaan, waarbij dit risico van vertekening niet gold. Uit dit onderzoek kwam naar voren dat er wel duidelijk sprake is van een geografisch patroon, hetgeen op veel beperktere sporenuitwisseling tussen continenten wijst. Het Waaiertje valt uiteen in drie moleculair duidelijk gescheiden groepen die elk een eigen verbreidingsgebied hebben. De eerste groep

¹ Dit artikel is het vierde in een serie over recent ecologisch onderzoek aan paddestoelen.

(OH) omvat de collecties van het oostelijk halfrond (Australië, Azië, Europa; maar ook de vondsten uit het westen van de Verenigde Staten), de tweede groep (NWH) de collecties van het noordelijk deel van het westelijk halfrond (Noord-Amerika, Midden-Amerika), en de derde groep (ZWH) collecties van het zuidelijke deel van het westelijk halfrond (Zuid-Amerika; de Caribische eilanden, maar ook de zuidoostelijke Verenigde Staten). Binnen deze groepen was er daarentegen maar beperkt sprake van een geografische populatiestructuur. Binnen elk van deze drie groepen werden daarnaast enkele collecties gevonden met een verspreiding die niet in dat beeld paste, en waarvan we dus moeten aannemen dat er wel verbreiding over langere afstand plaats heeft gevonden. De groep NWH bevatte ook collecties uit Afrika (Ghana, Zuid-Afrika), Azië (Jordanië, Borneo), Europa (Duitsland) en Zuid-Amerika (Colombia), terwijl in de groep OH ook collecties uit Chili en Costa Rica aanwezig waren. De meest aannemelijke verklaring is dat het hier recente gevallen van verbreiding over lange afstand betreft. Ook het voorkomen van het type OH in Californië kan het best worden verklaard uit een recent geval van verbreiding over lange afstand. Daarbij kan natuurlijk de mens rechtstreeks of indirect een rol gespeeld hebben. Het Waaiertje is een ruderaal soort met een voorkeur voor open, gestoorde milieus. Het is goed mogelijk dat ontbossing en veranderingen in landgebruik de kansen voor het Waaiertje hebben doen toenemen, waardoor de soort zich verder kan uitbreiden. In elk geval kon voor de groep ZWH aangetoond worden dat de soort zich recent sterk heeft uitgebreid binnen Zuid-Amerika en de Cariben, vermoedelijk vanuit het Amazonegebied. Juist deze sterke uitbreiding onder menselijke invloed zou kunnen verklaren dat verbreiding over grotere afstand nu aantoonbaar is.

Uit het onderzoek bleek dat het westelijk halfrond een gebied is waar twee groepen met elkaar in contact kunnen komen: de groep NWH die zich vanuit Noord-Amerika naar het zuiden uitbreidt, via Centraal-Amerika (en nu ook in Colombia terecht is gekomen), terwijl de groep ZWH vanuit Zuid-Amerika over zee naar de Caribische eilanden en uiteindelijk in Florida en Noord-Carolina is gekomen. Dat de groep ZWH wel via de Caribische zee Noord-Amerika heeft bereikt, maar het omgekeerde niet het geval is, valt te verklaren uit de overheersende winden. De passaatwind, die verantwoordelijk is voor de orkanen die vaak het gebied teisteren, waait in noordelijke richting.

Zo'n contactgebied is een ideaal terrein om nauwkeuriger te onderzoeken hoeveel sporen er door de wind worden getransporteerd en waar deze van afkomstig zijn. Zo'n onderzoek lijkt gemakkelijker bedacht dan uitgevoerd. Want het determineren van paddestoelen als je niets anders dan sporen hebt in een luchtmengsel is een hachelijke zaak, zeker bij het Waaiertje met gladde, kleurloze, inamyloïde sporen van $3-5 \times 1-2 \mu\text{m}$. Maar bij basidiomyceten is er een simpele oplossing door met sporenvallen te werken. De sporenval is door Adams en anderen (1984) beschreven. Op een petrischaal wordt een monokaryon gekweekt en enige tijd (bijvoorbeeld 12 uur) blootgesteld aan de lucht. Sporen van diezelfde soort kunnen landen op de petrischaal, kiemen, ook tot een monokaryon uitgroeien, en vervolgens kunnen beide monokaryons fuseren tot een dikaryon. Aangezien een dikaryon gespen heeft en een monokaryon niet, is met de microscoop snel te zien of er sporen van de desbetreffende soort geland zijn. De methode is overal toepasbaar: in het vrije veld, op de top van flatgebouwen, op schepen op zee.

James & Vilgalys (2001) zetten sporenvallen voor het Waaiertje in verschillende plaatsen in het gebied waar NWH en ZWH met elkaar in contact kunnen komen. In veel gevallen werden dikaryons gevormd, hetgeen wijst op een behoorlijk grote aanvoer van sporen (ook in een opstelling waar de petrischaaltjes op een schip een kilometer uit de kust

werd geplaatst). Ze berekenden een sporenaanvoer van ongeveer 18 sporen per vierkante meter per uur – aanzienlijk als je bedenkt dat de schaalpjes niet in de directe omgeving van een vindplaats van het Waaiertje werden uitgezet. Voor het elfenbankje (*Trametes versicolor*) is overigens berekend dat de sporenregen daar 113 sporen per vierkante meter per uur bedroeg – maar dat was in een gebied waar elfenbankjes rijkelijk voorkwamen (Williams en anderen, 1984). De sporenregen liet opnieuw geografische differentiatie zien: bij sommige schaalpjes waren alle ingewaaide sporen afkomstig van de ZWH-groep (en van een groot aantal verschillende populaties), maar bij de schaalpjes in Florida en de Bahamas was 25-50% afkomstig van de NWH-groep en de rest van de ZWH-groep. Blijkbaar is op sommige plaatsen de sporenregen vrijwel uitsluitend door plaatselijke processen bepaald, in andere gevallen (zoals op het schip 1 km uit de kust van de Bahamas) spelen ook processen op grotere schaal een rol, waarbij windrichting blijkbaar meer invloed heeft op de samenstelling van de sporenregen dan de afstand tot groeiplaatsen in de buurt.

De appel valt niet ver van de boom, en de meeste paddestoelensporen komen ook niet veel verder. Maar zelfs als 99,99% van de sporen binnen honderd meter van het vruchtlichaam terecht komt, biedt dat, gezien de fantastische aantallen sporen die worden geproduceerd, nog voldoende mogelijkheden voor verbreiding over grotere afstand. En gelukkig hebben we nu (moleculaire) methoden om deze – in statistisch opzicht – extreme gebeurtenissen te herkennen.

Literatuur

- Adams, T.J.H., Williams, E.N.D., Todd, N.K. & Rayner, A.D.M. 1984. A species-specific method of analysing populations of basidiospores. *Transactions of the British mycological Society* 82: 359-361.
- 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.
- James, T.Y., Moncalvo, J.-M., Li, S. & Vilgalys, R. 2001. Polymorphism at the ribosomal DNA spacers and its relation to breeding structure of the widespread mushroom *Schizophyllum commune*. *Genetics* 157: 149-161.
- James, T.Y., Porter, D., Hamrick, J.L. & Vilgalys, R. 1999. Evidence for limited intercontinental gene flow in the cosmopolitan mushroom, *Schizophyllum commune*. *Evolution* 53: 1665-1667.
- Raper, J.R., Krongelb, G.S. & Baxter, M.G. 1958. The number and distribution of incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. *American Naturalist* 92: 221-232.
- Williams, E.N.D., Todd, N.K. & Rayner, A.D.M. 1984. Characterization of the spore rain of *Coriolus versicolor* and its ecological significance. *Transactions of the British mycological Society* 82: 323-326.