



UITHEEMSE ECTOMYCORRHIZAPADDENSTOELEN

Else C. Vellinga¹ & Thomas W. Kuyper²

¹ 861 Keeler Avenue, Berkeley, CA 94708-1323, Verenigde Staten van Amerika
[ecvellinga@comcast.net]

² sectie Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 47, 6700 AA Wageningen
[thom.kuyper@wur.nl]

E.C. Vellinga & Th.W. Kuyper 2012. Exotic ectomycorrhizal fungi. *Coolia* 55(2): 55–64.

An overview is given of exotic ectomycorrhizal fungi, in relation to the behaviour of their host trees. The likelihood for exotic ectomycorrhizal fungi to successfully establish in a novel area depends on fungus identity, associated tree identity, and continent. Some genera of ectomycorrhizal fungi are successful invaders (species of *Laccaria* and *Amanita*), whereas other genera, such as *Cortinarius*, are hardly mentioned as exotics. Members of the genus *Pinus* have become successful invaders in the southern hemisphere, thanks to their associations with ectomycorrhizal fungi, especially the host-specific *Suillus* and *Rhizopogon*; *Eucalyptus* trees have become invasive in Mediterranean and subtropical areas, because of their associates. Assessment of a fungus as exotic is not always easy, as old records can be unreliable. For some species it is not known what their original area is and in which regions they have become invasive. Impacts of exotic species (changes in ecosystem functioning, competition with indigenous species, increased cases of fungal poisoning) are described, but many questions are still open.

Exotische paddenstoelen zijn paddenstoelen waarvan het oorspronkelijke verspreidingsgebied ver buiten Nederland ligt en die pas sinds het begin van de twintigste eeuw in ons land ingeburgerd zijn. Hoewel het begrip ‘exoot’ vooral beschrijvend is, kleef er een negatieve bijklank aan, evenals aan het begrip ‘invasieve soort’. Een exoot wordt invasief genoemd na sterke uitbreiding. Vaak wordt verondersteld dat die snelle uitbreiding voor problemen zorgt, bijvoorbeeld doordat inheemse soorten worden weggeconcentreerd of doordat ecosysteemprocessen verstoord raken. Het feit dat uitheemse soorten zich na introductie succesvol kunnen handhaven wijst erop dat sporenverbreiding een beperkende factor kan zijn, en dat het bekende gezegde van Baas Becking “alles is overal, maar het milieu selecteert” niet zonder meer opgaat voor paddenstoelen.

Enkele ingeburgerde nieuwkomers

De Inktviszwam (*Clathrus archeri*) is een mooi voorbeeld van een exotische paddenstoel die een succes is in zijn nieuwe omgeving: vermoedelijk tijdens de eerste wereldoorlog met militaire goederen of wol vanuit Australië naar Europa vervoerd en in 1918 gesignaleerd in de Vogezen (in het noordoosten van Frankrijk). De soort komt daar nog steeds voor en is van daaruit de verovering van Europa begonnen. Die verovering is goed gedocumenteerd (bijv. Krieglsteiner, 1992); Nederland werd in 1973 bereikt waar ze inmiddels in meer dan 20 atlasblokken is waargenomen, en de eerste vondst in Denemarken is van 1988 (Vesterholt & Sørensen, 1989). Je kunt dan uitrekenen hoeveel kilometers per jaar deze soort, waarvan de sporen door vliegen worden verspreid, gemiddeld overbrugd heeft. Als je naar de Nederlandse verspreiding kijkt (<http://www.verspreidingsatlas.nl/200010>), wordt duidelijk dat die ver-





Figuur 1. *Mutinus elegans* (Spitse stinkzwam). (Foto: Anneke van der Putte)

spreiding vaak over kleinere afstanden plaatsvindt, want de kaart kent duidelijke zwaartepunten. Hoe lang het duurt om van spore tot vruchtlichaam te komen weten we niet. De Inktviszwam is ook in een plantenkwekerij in het westen van de Verenigde Staten gevonden, maar heeft zich daar nauwelijks uitgebreid. De Inktviszwam is niet de enige exotische stinkzwam; ook de Traliestinkzwam (*Clathrus ruber*; oorspronkelijke verspreidingsgebied het Middellandse-Zeegebied), de Spitse stinkzwam (*Mutinus elegans*; Noord-Amerika) en de Roze stinkzwam (*Mutinus ravenelii*; Noord-Amerika) hebben zich in Nederland gevestigd.

Een ander voorbeeld van een exoot is *Paurocotylis pila*, een van oorsprong Nieuw-Zeelands soort die nu ook in Groot-Brittannië voorkomt. Dit is een ascomycet die oranje-achtige vruchtlichamen vormt die op de grond tussen de vruchten van inheemse leden van de Podocarpaceae (een coniferenfamilie die geen ectomycorrhizas vormt) wachten op vogels voor hun verspreiding (in Nieuw-Zeeland ontbreken de kleine zoogdieren als

verspreiders van truffelachtigen). Deze soort werd in 1973 in het noorden van Engeland waargenomen (Dennis, 1975), en ook sinds de 90er jaren op de Orkney eilanden ten noorden van Schotland waar ze zich snel heeft uitgebreid (Eggerling, 2004). In Nieuw-Zeeland vind je *Paurocotylis pila* in het bos, in Groot-Brittannië in moestuinen, onder heggetjes, etc. Hoe de soort daar gekomen is, is niet bekend. Men kan speculeren dat ze met plantmateriaal is meegekomen (er was een plantenkwekerij vlakbij de eerste Britse vindplaats), of dat iemand op vakantie in Nieuw-Zeeland ‘bessen’ heeft opgeraapt en, weer thuisgekomen, deze in zijn of haar moestuin heeft gemikt.

Deze twee voorbeelden hebben enkele gemeenschappelijke kenmerken – we weten waar de soort thuishoort, plotsklaps wordt ze ergens geheel anders gerapporteerd, en de nieuwkomer breidt zich daar uit. Bovendien is er in beide gevallen geen verwarring mogelijk met andere soorten. Tot slot zijn beide soorten saprotroof.

In andere gevallen weten we niet waar de soort vandaan komt. Neem nu de Zwarte amaniet (*Amanita inopinata*). De soort werd in de tachtiger jaren voor het eerst in Engeland gerapporteerd (Reid, 1987), en is sindsdien ook uit Nederland (Ulje, 2001), België en Frankrijk bekend. Verondersteld is dat de soort uit Nieuw-Zeeland komt. Daar komt de soort inderdaad voor, maar bij de eerste melding uit Nieuw-Zeeland werd opvallend genoeg ook gesteld dat de soort waarschijnlijk een exoot was! Ridley (1991) beschreef de soort (als *Amanita spec. 1*) en gaf aan dat de soort waarschijnlijk uit het noordelijk halfrond (Noord-Amerika, Europa) kwam, aangezien ze werd gevonden onder verschillende exotische boomsoorten. Gezien de ecologie van de soort is het zeker dat ook deze amaniet saprotroof leeft – evenals enkele nauwverwante amanieten rondom *A. vittadinii*.

Naaldhoutplantages met uitheemse ectomycorrhizavormers

Voor ectomycorrhizavormers zou je kunnen veronderstellen dat exoten een zeldzaam verschijnsel zijn. Deze zijn immers afhankelijk van een ectomycorrhizavormende boomsoort



en kunnen zonder de juiste waardplant niet in een nieuwe omgeving overleven. Dit geldt omgekeerd ook voor de waardplant – dennen bijvoorbeeld groeien niet zonder hun mycorrhizaschimmels. Dat bleek elke keer toen Europese bosbouwers probeerden dennen te kweken in hun kolonies (zuidelijk Afrika, Australië, Nieuw-Zeeland). Pas nadat grond uit Europa was meegekomen sloegen de dennenplantages aan, en het bleef nog lang gebruikelijk om bij aanleg van nieuwe plantages grond mee te nemen van oude plantages. Voor plantages van eucalyptussen buiten Australië gold hetzelfde (Figuur 4). Daarnaast zijn er natuurlijk ook boompjes met kluit verscheept van het ene werelddeel naar het andere, met de schimmels rond de wortels als nuttige verstekelingen. Maar nadat men zich realiseerde dat met de grond ook minder gewenste schimmels en andere bodemorganismen meekwamen, is die praktijk grotendeels verdwenen.

Bij de introductie van dennen in het zuidelijk halfrond zijn maar zeer weinig ectomycorrhizasoorten meegekomen. De meest gebruikte dennensoorten zijn *Pinus radiata*, oorspronkelijk uit Californië in het westen van de Verenigde Staten, en *Pinus patula*, een Mexicaanse soort. De bomen werden vooral via kwekerijen in Europa naar het zuidelijke halfrond (Brazilië, Ecuador, zuidelijk Afrika, Australië en Nieuw-Zeeland) vervoerd, soms als zaad, soms als boompjes. De soorten die je bij die Amerikaanse dennen in Afrika, Australië en Nieuw-Zeeland aantreft zijn dus voornamelijk afkomstig uit Europa: Bruine ringboleet (*Suillus luteus*) en Melkboleet (*Suillus granulatus*), de Europese Vliegenzwam (*Amanita muscaria*), Franjezwam (*Thelephora terrestris*) en een aantal soorten vezeltruffels (*Rhizopogon*).

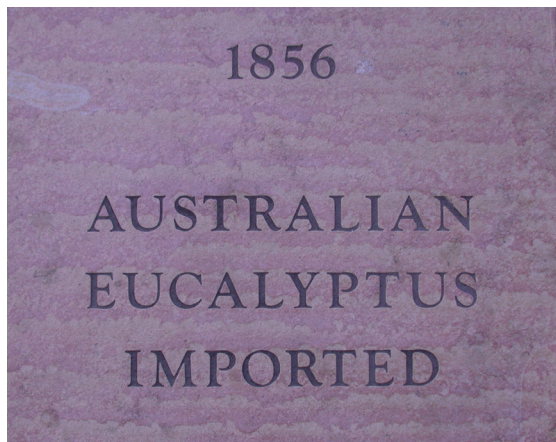
In Nederland is vooral zaad gebruikt bij de aanplant van Douglasspar (*Pseudotsuga menziesii*), en is er geen grondaangevoerd. Dit verklaart dat er (bijna) geen uitheemse soorten bij Douglasspar te vinden zijn. De Douglasvezeltruffel (*Rhizopogon hawkeri*) is inmiddels weer uit ons land verdwenen en daarnaast is er een melding van de typische knollenmycorrhiza van een Amerikaanse *Rhizopogon* soort in een jonge aanplant van Douglasspar door Jansen & De Vries (1989). Zelf heeft de tweede auteur van



Figuur 2. *Paurocotylis pila* (Foto: Jeannine Hazlehurst)

Figuur 3. Doorsnede *Paurocotylis pila* (Foto: Jeannine Hazlehurst)





Figuur 4. Een straatsteen in het centrum van Berkeley, Californië, die de introductie van *eucalyptus* memoreert. (Foto: Else Vellinga)

dit stuk nog nooit zulke mycorrhiza's bij jonge Douglassparren in Nederland waargenomen. Eén andere soort is daarnaast een mogelijke exoot: de Tweekleurige fopzwam (*Laccaria bicolor*). Deze soort is sinds 1937 uit Europa bekend, met een mogelijke eerdere waarneming uit 1923 (als *Clitocybe laccata* var. *versicolor* Schulz). Uit alle eerdere beschrijvingen van de variatie van fopzwammen (waarbij ook de Ametistzwam als kleurvariant van de fopzwam werd beschouwd) is er geen beschrijving van deze toch wel opvallende soort met paarse plaatjes en paars vilt aan de steelbasis. Moleculair onderzoek zou uitsluitel kunnen geven of er sprake is

van twee soorten of van één soort die vanuit Noord-Amerika naar Europa is getransporteerd met Sitkaspar (*Picea sitchensis*) of Douglasspar. De andere ectomycorrhizasoorten die we bij Douglasspar in Nederland aantreffen zijn soorten die weinig kieskeurig zijn en bij verschillende naald- en loofbomen in ons land voorkomen.

Het is duidelijk dat de mycoflora van de plantages veel minder soortenrijk is dan de mycoflora van de waarbomen in hun natuurlijke omgeving, en vaak dus ook van een andere samenstelling. Maar, de weinige soorten die er voorkomen kunnen in enorme aantallen fructificeren; de dennenplantages in Ecuador, bijvoorbeeld, leveren veel meer op aan paddenstoelen dan aan hout (Chapela et al., 2001)! Daar zijn overigens ook nadelen aan gekoppeld (zie verderop).

Loofbomen met exotische ectomycorrhizavormers

Een Deense expeditie naar Vuurland verzamelde diverse *Nothofagus* soorten (zuidelijke beuk) en plantte er een aantal uit in de Faer Oer maar ook een paar in een arboretum in Denemarken. Bij alle drie meegebrachte *Nothofagus* soorten kwamen bruine en bruinsporige, geringde paddenstoelen op, die als *Descolea antarctica* werden gedetermineerd, tot dan toe alleen bekend van het zuiden van Zuid-Amerika (Petersen, 1992; Petersen et al., 1994). In Nederland is dit geslacht nog niet waargenomen.

Hydnangium carneum (waarvoor de naam Fopbuikzwam of Buikfopzwam passend lijkt) is een fopzwam die de vorm van een truffel heeft aangenomen en die dan ook ondergronds fructificeert; het is een Australische soort die ectomycorrhiza vormt met Eucalyptus. De soort is beschreven als nieuw van een botanische tuin in Berlijn. Ook de Nederlandse collecties komen uit een botanische tuin, in Amsterdam, maar de soort is na 1887 niet meer uit ons land gemeld en kan als uitgestorven worden beschouwd. Ook van andere ectomycorrhizasoorten van eucalyptus is de typelocatie een botanische tuin uit Europa. Uit Berlijn komt het type van *Ruhlandiella berlinensis* en van Glasgow het type van *Descomyces albus* (Bougher, 2009). In totaal zijn er zo'n 18 taxa beschreven van Eucalyptus buiten het oorspronkelijke verspreidingsgebied van die boom.

De berken in de tuinen van Berkeley (Californië, waar de eerste auteur van dit stuk woont) hebben hun eigen mycoflora: Zwartgroene en Donzige melkzwam (*Lactarius necator* en





L. pubescens), Bonte berkenrussula (*Russula versicolor*), en een (nog naamloze) krulzoom (*Paxillus*). Berken komen alleen in de bergen in het oosten van Californië voor, en bovengenoemde, uitheemse, paddenstoelen zijn alleen maar bij de aangeplante berken gevonden.

Naast de voorbeelden waar de boom geïntroduceerd is (en later soms invasief geworden is) kennen we ook voorbeelden van bewuste introductie van ectomycorrhizaschimmels, waarbij de introductie van de boom van secundair belang is. In Nieuw-Zeeland worden Europese truffelsoorten uitgeplant met Europese bomen. Hier gaat het duidelijk om de paddenstoelen, want op de markt brengt een kilo truffels heel wat meer op dan een kilo hout. Ook in Europa en Noord-Amerika worden truffelboomgaarden aangelegd, maar hier wordt de truffelloogst bedreigd door een Aziatische nieuwkomer, *Tuber indicum*, die relatief smakeloos is en dus veel minder opbrengt (Murat et al., 2008; Bonito et al., 2011).

Probleemgevallen

In de bovengenoemde voorbeelden, gaat het steeds om soorten waarvan de taxonomie goed bekend is en waarvan we weten waar ze vandaan komen. Dat is echter lang niet altijd het geval.

De Ivoorboleet (*Suillus placidus*) is een witte boleet die in Nederland bij de 5-naaldige Weymouthden (*Pinus strobus*) voorkomt. *Suillus placidus* werd beschreven als een nieuwe soort door Bonorden (1861). Hij schreef dat hij de soort voor het eerst in 1853 vond in een bosje in de omgeving van Ravensberg (Duitsland), met een paar exemplaren, en dat er in latere jaren kuddes van deze boleet voorkwamen, maar alleen maar in dit ene bosje en nergens anders. Hij vermoedde dat de soort een nieuwkomer was, en daar niet oorspronkelijk thuis hoorde. Bonorden gaf helaas geen informatie over het type bos waar de soort voorkwam, maar later heeft Kallenbach (1942) kunnen achterhalen dat het inderdaad om een *Pinus strobus* bosje ging. Ook uit Nederland is de soort al sinds 1862 bekend (en daarmee dus eigenlijk geen exoot meer). Hartsen (1865) beschreef de soort als *Boletus oudemansii*, van vindplaatsen bij Zeist en Baarn, met een onmiskenbare kleurenplaat in de Flora batava als bewijs (Figuur 5).

Tegenwoordig wordt de naam *S. placidus* niet alleen gebruikt voor een *Suillus* die in het oostelijk deel van Noord-Amerika met *P. strobus* groeit (Smith & Thiers, 1971), maar ook voor een van de twee bleke *Suillus* soorten die bij arve (*P. cembra*, een andere 5-naaldige den) in de Alpen groeien (de andere is *S. plorans*). Ook in Azië wordt de naam *S. placidus* gebruikt. Molecuair-fylogenetisch onderzoek heeft aangetoond dat *S. placidus* van Noord-Amerika niet dezelfde is als de Japanse naamgenoot, maar er zijn geen gegevens voor de Europese collecties onder die naam (Kretzer et al., 1996). De vraag blijft daarom: is de Nederlandse Ivoorboleet dezelfde soort als de Noord-Amerikaanse en dezelfde als de soort die in de Alpen voorkomt? Is de soort in de Alpen inheems (en naar het laagland afgedaald en van gastheer gewisseld) of is die uit Amerika afkomstig (en na introductie naar een Europese vijfnaaldige den overgestapt)? Of, in het geval dat er twee soorten zijn, is de soort die recentelijk in Nederland werd (terug-)gevonden (zie http://www.paddestoelenkartering.nl/byz_waarn_2008.html), dezelfde als die honderdvijftig jaar geleden of vijftig jaar geleden werd gevonden en waar komen beide vandaan?

De Verfstuifzwam (*Pisolithus tinctorius*) werd lange tijd als een kosmopolitische soort beschouwd die met een zeer groot aantal bomen ectomycorrhiza kan vormen. Recent onderzoek heeft echter aangetoond dat hier sprake is van een soortencomplex, en dat de verschil-



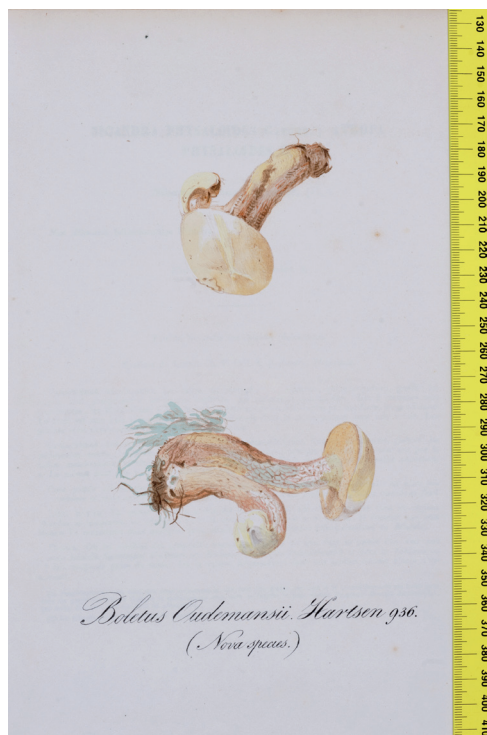
lende soorten een veel beperktere gastheerkeuze hebben. De ‘echte’ *P. tinctorius* komt in Europa bij dennen en eiken voor, maar is nooit overgestapt naar eucalyptus in Zuid-Europa. Bij die bomen vinden we twee Australische soorten, *P. albus* en *P. microcarpus* die nog niet naar Europese bomen zijn overgestapt (Díez et al., 2001; Martin et al., 2002).

De Groene knolamaniet (*Amanita phalloides*) is een welbekende, uiterst giftige soort, met een wijd verspreidingsgebied. De soort komt voor in grote delen van Europa, waar ze in Noorwegen, Zweden en Finland aan eik gebonden is en niet noordelijker voorkomt dan de waardboom; ook in de rest van Europa, waar ook andere boomsoorten gastheer kunnen zijn, groeit de Groene knolamaniet bij voorkeur bij eik. In Noord-Amerika zijn er oude waarnemingen uit het gehele land, maar in de meeste gevallen bleek het daar om anders gekleurde en dus andere soorten te gaan (Pringle & Vellinga, 2006). Het feit dat in de Noord-Amerikaanse mycologie regelmatig namen van Europese soorten werden gebruikt voor hun collecties heeft ongetwijfeld tot deze verwarring bijgedragen. Waarnemingen sinds het midden van de 20^e eeuw uit het westen, van Californië tot British Columbia, en sinds de zeventiger jaren van een paar plekken in het noordoosten van N.-Amerika hebben wel degelijk betrekking op de echte *A. phalloides*. In Australië komt de Groene knolamaniet alleen voor bij ingevoerde eiken, bijv. in Canberra en de botanische tuin van Melbourne, en in de rest van het zuidelijke halfrond is dat de norm: geïsoleerde vindplaatsen, altijd met uitheemse bomen (Pringle et al., 2009; Wolfe et al., 2010). Bijna overal hoort men over de soort vanwege de relatief frequente vergiftigingsgevallen die deze nieuwkomer veroorzaakt. DNA onderzoek aan de Noord-Amerikaanse collecties heeft aangetoond dat ze alle uit Europa afkomstig zijn, en niet een aparte Noord-Amerikaanse soort zijn. Nauwkeurig moleculair onderzoek liet 5 moleculaire varianten zien in de westkust van Noord-Amerika. Elk van deze varianten is meer verwant met collecties uit Europa dan met elkaar (Pringle et al., 2009), wat wijst op herhaaldelijke vestiging. We kunnen naar hartelust speculeren over de routes die *A. phalloides* genomen heeft van Europa naar het verre westen – met kurkeiken voor de Californische wijnbouw, met de beuken die op Vancouver Island zijn aangeplant?

met collecties uit Europa dan met elkaar (Pringle et al., 2009), wat wijst op herhaaldelijke vestiging. We kunnen naar hartelust speculeren over de routes die *A. phalloides* genomen heeft van Europa naar het verre westen – met kurkeiken voor de Californische wijnbouw, met de beuken die op Vancouver Island zijn aangeplant?

Wat maakt dat een nieuwkomer het goed doet in de nieuwe omgeving?

In totaal zijn meer dan 200 soorten ectomycorrhizapaddenstoelen bekend buiten hun oorspronkelijke verspreidingsgebied (Vellinga et al., 2009). Op grond van die lijst kunnen we vaststellen dat er verkeer in alle richtingen heeft plaatsgevonden, van noord naar zuid en omgekeerd, maar ook binnen het noordelijk en zuidelijk halfrond. Toch is dat algemene beeld vertekend,



Figuur 5. *Boletus oudemansii* (een synoniem van *Suillus placidus* (Ivoorboleet)). Afbeelding van het type.



want een analyse op wereldschaal laat zien dat er veel meer ectomycorrhizaschimmels van het noordelijk naar het zuidelijk halfrond zijn getransporteerd dan andersom (Vellinga et al., 2009). Dat is niet verbazingwekkend, als we rekening houden met de geschiedenis van de koloniale bosbouw, met de omvang van de plantages in het zuidelijk halfrond, en met het feit dat er van nature in veel gebieden daar nauwelijks of geen ectomycorrhizaschimmels voorkomen.



Figuur 6. Groene knolamaniet (*Amanita phalloides*), volop fructificerend met *Quercus agrifolia* in Californië. (Foto: John Lennie)

Van de meeste soorten van die lijst weten we alleen dat ze één keer zijn gevonden, omdat nieuwe vondsten van een soort in een land, provincie etc. het meest interessant zijn. Dit betreft meldingen van gebieden waar amateurmycologen de bossen afspeuren en over hun vondsten publiceren; we weten dus veel minder over exotische paddenstoelen in Zuid-Amerika dan in Europa.

Als we naar de literatuur over exotische mycorrhizapaddenstoelen kijken, komen we bepaalde geslachten met enige regelmaat tegen, zoals *Laccaria*, *Amanita*, *Suillus*, en *Rhizopogon*. Is dat toevallig? Zijn er kenmerken van paddenstoelen die het waarschijnlijker maken dat een soort een exoot wordt? Die vraag is behandeld door Vellinga et al. (2009). Zij noemen enkele kenmerken van paddenstoelen die regelmatig als exoot gemeld zijn. Allereerst zijn succesvolle exoten vaak gekenmerkt door een brede gastheerkeuze. Dat geldt bijvoorbeeld voor de Vliegenzwam (*Amanita muscaria*). Een brede gastheerkeuze maakt het ook mogelijk om naar inheemse bomen over te stappen, zoals de vliegenzwam in Australië en Nieuw-Zeeland die ook bij de zuidelijke beuk (*Nothofagus*) groeit. Ook de Groene knolamaniet kan overspringen naar inheemse bomen (vooral *Quercus agrifolia*) in Noord-Amerika, waardoor de soort in inheemse bossen een plaag kan worden (Figuur 6). Voor *Suillus* en *Rhizopogon* geldt die brede gastheerkeuze niet, want die vormen exclusief mycorrhiza met naaldbomen. Het gevolg is dat nog nooit gerapporteerd is dat inheemse ectomycorrhizapaddenstoelen bedreigd worden door *Suillus* en *Rhizopogon* – al is het invasieve karakter van dennen op veel plaatsen op het zuidelijk halfrond wel een probleem (Nuñez et al., 2009; Dickie et al., 2010). De mening van Mikola (1969) dat de mycoflora met de aanplant van exotische gewassen zo aangenaam verrijkt is, is in ieder geval wel iets van het verleden! Dat geldt zeker nu bekend werd dat op de hoogvlaktes van Ecuador de aangeplante dennen met *S. luteus* verantwoordelijk zijn voor versnelde afbraak van de humusvoorraad in de bijzondere bergvegetatie (Chapela et al., 2001). Ook voor eucalyptus op Hawai'i is waarschijnlijk dat deze zorgt voor verlies van de





Figuur 7. Tweekleurige fopzwam (*Laccaria bicolor*). (Foto: Nico Dam)

humusvoorraad en daardoor dus bijdraagt aan de verdere opwarming van de aarde (Bashkin & Binkley, 1998).

Succesvolle exoten zijn vaak al in staat om met jonge boompjes mycorrhiza te vormen. Soorten met *Rhizopogon* hebben daarnaast een langlevende sporenbank; de sporenkieming van deze soorten is soms zelfs beter na een aantal jaren in de grond

verbleven te hebben (Bruns et al., 2009). Voor de vezeltruffel en voor de dennen waarvan de kegels alleen na brand opengaan en de zaden verbreiden is zo'n strategie natuurlijk ideaal. Ook van het geslacht *Suillus* werd recent een soort beschreven, *S. quiescens* (vertaald de 'slappende' boleet) met een langlevende sporenbank (Bruns et al., 2010). Tot slot vinden we bij succesvolle exoten vaker soorten met tweesporige basidiën (bijvoorbeeld *Laccaria fraterna*, de Steenrode fopzwam), waarbij één spore al een nieuw organisme kan vormen (Tommerup et al., 1991). Deze soort komt oorspronkelijk samen met eucalyptus uit Australië maar is door toedoen van de mens nu wijd verspreid en groeit waarschijnlijk nu met allerlei andere boomsoorten.

Soorten die de hierboven genoemde kenmerken (brede gastheerkeuze, sporenbank, tweesporige basidiën) missen, worden zelden als exoot genoemd – al valt bij *Cortinarius* en *Russula* natuurlijk niet uit te sluiten dat een zeker gebrek aan goede taxonomische literatuur ook een rol speelt.

Raadsels

Gastheerkeuze is echter nog steeds slecht begrepen en roept daardoor veel vragen op. Zo groeit *A. muscaria* met eucalyptus in Zuid-Amerika (Malvárez et al., 1997), maar nog niet met eucalyptus in Australië. Daar groeit de soort weer wel met *Nothofagus*, waar soms ook de Europese Peperboleet (*Chalciporus piperatus*) bij gevonden wordt (Dickie et al., 2010). De aangeplante *P. sylvestris* in Californië heeft ook *S. luteus* meegebracht, maar de inheemse *P. radiata*, de boomsoort waarmee *S. luteus* de wereld heeft veroverd, is er nog vrij van (hopen we). Wellicht speelt de superieure concurrentiekracht van inheemse soorten een rol. *Amanita phalloides* is een plaag in het westen van Noord-Amerika, maar in het oosten is ze beperkt tot enkele plantages en parken, waar ze met den, spar, eik, en hemlockspar (*Tsuga*) groeit en zich niet of nauwelijks met de inheemse boomsoorten heeft geassocieerd. Misschien zijn het de strenge winters die daar de groene knolamaniet de das om doen (Wolfe et al., 2010).

Een veel groter raadsel is uit Madagascar beschreven. In plantages met eucalyptus komen twee soorten russula's en cantharellen voor, die noch van Australië, noch van het vasteland van Afrika noch van inheemse ectomycorrhizaplanten van Madagascar bekend zijn (Buyck,



2008). Hun herkomst is dus mysterieus; het feit dat eucalyptusplantages in Madagascar veel rijker aan ectomycorrhizasoorten zijn dan plantages van die soort elders doet vermoeden dat sommige van die soorten wellicht inheems op Madagascar zijn en zijn overgesprongen. Ook van plantages van eucalyptus in West-Afrika (Congo) is bekend dat na enkele jaren de exotische mycorrhizaschimmels vervangen worden door inheemse (Garbaye et al., 1988). In elk geval worden die cantharellen in Madagascar hogelijk gewaardeerd. In Europa lijken niet veel soorten over te stappen naar eucalyptus. Díez (2005) en Lago-Alvárez & Castro (2004) geven een lijstje van ectomycorrhizapaddenstoelen bij eucalyptus op het Iberisch schiereiland; de twaalf meest voorkomende soorten zijn alle van Australische herkomst, en het leek er niet of nauwelijks op dat eucalyptus werd gekoloniseerd door inheemse soorten. Een recente studie van Pennington et al. (2011) liet eveneens zien dat aangeplante eucalyptussen in Engeland (waarvan de zaailingen uit Spanje geïmporteerd waren) hoofdzakelijk gekoloniseerd zijn door exotische fungi (*Laccaria fraterna*, *Descomyces albus*, *Setchelliogaster* spp.) en dat daarnaast enkele weinig kieskeurige, inheemse soorten voorkomen (*Scleroderma citrinum*, *Xerocomus badius*). Wellicht is het klimaat daar wat strenger, zodat de Australische soorten wat minder concurrentiekrachtig zijn dan sommige inheemse. Sommige eucalyptussen zijn ook in Nederland enigszins winterhard en worden in tuincentra verkocht. Het wachten is dus op de eerste mycoloog die het geslacht *Setchelliogaster* aan de Nederlandse mycoflora toevoegt!

Literatuur

- Bashkin, M.A. & D. Binkley 1998. Changes in soil carbon following afforestation in Hawai'i. *Ecology* 78: 828–833.
- Bonito, G., J.M. Trappe, S. Donovan & R. Vilgalys, 2011. The Asian black truffle *Tuber indicum* can form ectomycorrhizas with North American host plants and complete its life cycle in non-native soils. *Fungal Ecology* 4: 83–93.
- Bonorden, H.F. 1861. Beiträge zur Mykologie. *Botanische Zeitung* 19: 201–205.
- Bougher, N. 2009. Status of the genera *Hymenangium* and *Descomyces*. *Mycotaxon* 108: 313–318.
- Bruns, T.D., K.G. Peay, P.J. Boynton, L.C. Grubisha, N.A. Hynson, N.H. Nguyen & N.P. Rosenstock 2009. Inoculum potential of *Rhizopogon* spores increases with time over the first 4 year of a 99-yr spore burial experiment. *New Phytologist* 181: 463–470.
- Bruns, T.D., L.C. Grubisha, J.M. Trappe, J.F. Kerekes & E.C. Vellinga 2010. *Suillus quiescens*, a new species commonly found in the spore bank in California and Oregon. *Mycologia* 102: 438–446.
- Buyck, B. 2008. The edible mushrooms of Madagascar: an evolving enigma. *Economic Botany* 62: 509–520.
- Chapela I.H., L.J. Osher, T.R. Horton & M.R. Henn 2001. Ectomycorrhizal fungi introduced with exotic pine plantations induce soil carbon depletion. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1733–1740.
- Dennis, R.W.G. 1975. New or interesting British microfungi, III. *Kew Bulletin* 30: 345–365.
- Dickie, I.A., N. Bolstridge, J.A. Cooper & D.A. Peltzer 2010. Co-invasion by *Pinus* and its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187: 475–484.
- Díez, J. 2005. Invasion biology of Australian ectomycorrhizal fungi introduced with eucalypt plantations into the Iberian Peninsula. *Biological Invasions* 7: 3–15.
- Díez, J., B. Anta, J.L. Manjón & M. Honrubia 2001. Genetic variability of *Pisolithus* isolates associated with native hosts and exotic eucalypts in the western Mediterranean region. *New Phytologist* 149: 577–587.
- Enggerling, T.W. 2004. *Paurocotylis pila*. *Field Mycology* 5: 41–42.
- Garbaye, J., J.C. Delwaulle & D. Diangana 1988. Growth response of eucalypts in the Congo to ectomycorrhizal inoculation. *Forest Ecology and Management* 24: 151–158.

- Jansen, A.E. & F.W. de Vries 1989. Mycorrhizas of Douglas fir in the Netherlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 28: 197–200.
- Kallenbach, F., 1926–1942. Die Röhrlinge (Boletaceae). Die Pilze Mitteleuropas Band 1. Deutsche Gesellschaft für Pilzkunde.
- Kretzer, A., Y.N. Li, T. Szaro & T.D. Bruns 1996. Internal transcribed spacer sequences from 38 recognized species of *Suillus sensu lato*; phylogenetic and taxonomic implications. *Mycologia* 88: 76–785.
- Kriegelsteiner, G.J. 1992. Das neue europäische Areal des Tintenfischpilzes - *Clathrus archeri* (Berk.) Dring. Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas 8: 29–64.
- Lago-Álvarez, M. & M.L. Castro, 2004. Macrobasidiomicetos asociados a *Eucalyptus* en la Península Ibérica. *Fungi non delineati* 27: 1–84.
- Malvárez, G., G. Major, V. Curbelo & L. Frioni 1997. Hongos ectomicorrícicos en *Eucalyptus grandis*. *Agrociencia* 1: 38–43.
- Martin, F., J. Diez, B. Dell & C. Delaruelle 2002. Phylogeography of the ectomycorrhizal *Pisolithus* species as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *New Phytologist* 153: 345–357.
- Mikola, P. 1969. Mycorrhizal fungi of exotic forest plantations. *Karstenia* 10: 169–175.
- Murat, C., E. Zampieri, A. Vizzini & P. Bonfante 2008. Is the Périgord black truffle threatened by an invasive species? We dreaded it and it has happened! *New Phytologist* 178: 699–702.
- Núñez, M.A., T.R. Horton & D. Simberloff 2009. Lack of belowground mutualism hinders Pinaceae invasions. *Ecology* 90: 2352–2359.
- Pennington, H.G., M.I. Bidartondo & N. Barsoum 2011. A few exotic mycorrhizal fungi dominate eucalypts planted in England. *Fungal Ecology* 4: 299–302.
- Petersen, J.H. 1992. Sydhat (*Descolea*) – en ny hatsvampeslægt i Danmark. *Svampe* 25: 32–33.
- Petersen, J.H., E. Rald & J. Vesterholt 1994. Føroyskir soppar. Føroya Skúlabókagrunnur. 171 pp.
- Pringle, A. & E.C. Vellinga 2006. Last chance to know? Using literature to explore the biogeography and invasion biology of the death cap mushroom *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr. :Fr.) Link. *Biological Invasion* 8: 1131–1144.
- Pringle, A., R.I. Adams, H.B. Cross & T.D. Bruns 2009. The ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* was introduced and is expanding its range on the west coast of North America. *Molecular Ecology* 18: 817–833.
- Reid, D. A. 1987. New or interesting records of British hymenomycetes VII. *Notes Royal Botanical Garden of Edinburgh* 44: 503–540.
- Ridley, G.S. 1991. The New Zealand species of *Amanita* (Fungi: Agaricales). *Australian Systematic Botany* 4: 325–354.
- Smith, A.H. & H.D. Thiers 1971. The boletes of Michigan. Ann Arbor, University of Michigan Press.
- Tommerup, I.C., N.L. Bougher & N. Malajczuk 1991. *Laccaria fraterna*, a common ectomycorrhizal fungus with mono- and bi-spore basidia and multinucleate spores: comparison with the quadriterigmate, binucleate spored *L. laccata* and the hypogeous relative *Hydnangium carneum*. *Mycological Research* 95: 689–698.
- Ulje, C. B. 2001. “De onverwachte” is gekomen. *Coolia* 44: 29–30.
- Vellinga, E.C., B.E. Wolfe & A. Pringle 2009. Global patterns of ectomycorrhizal introductions. *New Phytologist* 181: 960–973.
- Vesterholt, J. & Sørensen, K. 1989. Blækspruttesvamp (*Clathrus archeri*) fundet i Danmark. *Svampe* 19: 16–17.
- Wolfe, B.E., F. Richard, H.B. Cross & A. Pringle 2010. Distribution and abundance of the introduced ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* in North America. *New Phytologist* 185: 803–816.
- http://caliban.mpiz-koeln.mpg.de/batava/band12/high/IMG_8001.html