

HET LOT VAN DE RIDDERZWAMFAMILIE IN HET MOLECULAIRE TIJDPERK

Els C. Vellinga

111 Koshland Hall #3102, UC-Berkeley, Berkeley CA 94720-3102,
Verenigde Staten van Amerika, ecvellinga@comcast.net

Vellinga, E.C. 2008. The fate of the Tricholomataceae in the molecular era. *Coolia* 51(2): 77–81.

This review of recent phylogenetic literature focuses on the traditional family Tricholomataceae and the place where its members are now thought to belong based on DNA sequence data – from *Rick-enella* in the Hymenochaetales to *Laccaria* in the agaricoid clade of the Agaricales where most gilled mushrooms with coloured spores are placed.

Plaatjeszwammen met licht gekleurde sporen werden vanouds in vier tot zes verschillende families ondergebracht: Russula's en melkzwammen met hun trama die uit ronde en langwerpige cellen bestaat in de Russulaceae, soorten met vrije plaatjes en een regelmatige trama of een lamellentrama bestaande uit vette cellen die als sporten van een ladder van de ene naar de andere kant van de lamel lopen in de Agaricaceae (Parasolzwammen), de Amanieten met hun (bijna) vrije plaatjes en divergente lamellentrama in de Amanitaceae, en de rest hup in de Tricholomataceae (Ridderzwamfamilie). Die laatste familie fungeerde zo'n beetje als een vuilnisbak voor alle soorten die niet in de andere, duidelijk afgebakende families thuishoorden, een negatief gekarakteriseerde groep dus. De Wasplatenfamilie, Hygrophoraceae, werd door sommigen wel (bijv. Singer, 1986), door anderen (Bas, 1988) weer niet onderscheiden. En ten slotte nog de Pleurotaceae, voor zijdelings gesteelde soorten, maar welke geslachten er nu in thuishoorden en welke niet was een zaak van smaak en verschillende opvattingen.

Er waren wel pogingen om de familie Tricholomataceae op te delen (bijvoorbeeld Jülich, 1982) maar die hebben nooit echt voet aan de grond gekregen omdat de kenmerken waarop deze indelingen plaatsvonden als te subjectief werden beoordeeld, allereerst de krenten uit de pap gehaald werden en er dus altijd nog zo'n restgroep (de pap) overbleef waar niemand goed raad mee wist.

De indelingen die tot zo'n tien jaar geleden golden waren gebaseerd op de overeenkomsten in morfologische kenmerken, waarbij een constante afweging plaatsvond – is het bijvoorbeeld belangrijker dat soorten in een geslacht of familie dezelfde sporen morfologie hebben of is het belangrijker dat ze allemaal dezelfde weefselstructuur in de steel hebben? Een goed voorbeeld van deze manier van denken is de inleiding op de ordes en families die gebruikt werden in de Nederlandse plaatjeszwammenflora (Bas, 1988 & 1990).

Met de komst van het moleculaire element in de systematiek is aan deze manier van wikken en wegen een einde gekomen. Er worden kenmerken gebruikt die, voor zover bekend, geen invloed hebben op de morfologie van de soorten, en de kenmerken worden op een meer neutrale wijze geanalyseerd (zie ook Kuyper (2002) voor een inleiding tot deze technieken). De kenmerken die gebruikt worden zijn de volgorde van de basen in een stuk DNA en dat stuk DNA kan een deel van een gen zijn, of zonder duidelijke functie tussen twee genen in zitten.

Tot nu toe zijn de resultaten van onderzoek aan alle plaatjeszwammen nog voorlopig; lang niet alle soorten zijn erbij betrokken, en vooral tropische soorten zijn ondervertegenwoordigd. En er is tot nu toe maar een klein aantal kenmerken (hooguit zes verschillende stukken DNA) gebruikt om tot de nieuwe ideeën te komen. Details moeten nog op veel plaatjes ingevuld worden, maar langzaam maar zeker komt er een raamwerk voor een nieuwe indeling dat verder ingevuld en aangekleed kan worden. De nieuwste ontwikkelingen zijn in 2007 gepubliceerd in een speciale uitgave van het tijdschrift *Mycologia* (het “Deep Hypha” deel, 98(6), waarin alle fungi aan bod komen), en ook in het septemberdeel (111(9)) van *Mycological Research*, het Britse mycologische tijdschrift¹.

Het doel van al het onderzoek was niet zozeer het maken van een nieuwe klassificatie, als wel het ontwikkelen van een kader om aan te geven hoe de groepen ontstaan zijn, wie verwant is met wie en hoe vaak diverse levenswijzen, zoals ectomycorrhiza, ontstaan zijn.

Veel van de resultaten tot nu toe zijn schokkend, maar misschien te vergelijken met de resultaten van het eerste microscopische onderzoek. De vorm van de vruchtlichamen is nauwelijks een indicatie voor verwantschappen. Groepen met een verschillende geschiedenis kunnen paddenstoelen met dezelfde vorm of kenmerken hebben geproduceerd, en de nauwste verwant van een plaatjeszwam kan een korstzwam zijn. Eigenlijk waren we daar al een beetje aan gewend, met plaatjeszwammen in de Russulaceae (in de Russulales), in de boleten (*Phylloporus* in de Boletales), in de polyporen (*Gloeophyllum* en *Lenzites*), en de rest van de plaatjeszwammen in de Agaricales.

De orde der Agaricales, waartoe de meeste plaatjeszwammen behoren, werd in eerdere publicaties opgedeeld in 117 ‘clades’ (Moncalvo et al., 2000, 2002). Een ‘clade’ is een groep die op moleculaire kenmerken onderscheiden kan worden, en kan bijvoorbeeld een vroegere familie, tribus, geslacht of een deel van een geslacht bevatten. Die indeling vond plaats op grond van één stuk DNA, waardoor er wel veel groepen onderscheiden konden worden maar niet echt vastgesteld kon worden hoe die groepen onderling verwant waren. Met het werk van Matheny et al. (2007a) is er meer structuur in de zaak gekomen, omdat er meer stukken DNA werden gebruikt (zie ook Matheny et al., 2007b), maar in dit onderzoek werden weer veel minder soorten gebruikt dan in dat van Moncalvo et al. (2002). Volgens de nieuwste publicatie kunnen er in de Agaricales zes groepen worden onderscheiden, die ieder dan opgebouwd zijn uit geslachten en wat van oudsher families werden genoemd.

Het nieuwe kader

Leden van de vroegere Tricholomataceae zijn te vinden in alle zes clades in de Agaricales, en daarnaast ook in de ordes Boletales en de Hymenochaetales. We lopen ze alle acht nu door, te beginnen met de Hymenochaetales.

- *Rickenella* (Paarsharttrechtertje en Oranjegeel trechtertje) en verwanten zijn nu ondergebracht in de Hymenochaetales, waar ze als vreemde eenden in de bijt zitten

¹ *Mycologia* is in de verenigingsbibliotheek te vinden; *Mycological Research* in de bibliotheek van het CBS.

Figuur 1. *Rickenella fibula* (Oranjegeel trechtertje), in de Hymenochaetales. (Foto: Nico Dam)



(Larsson et al., 2007; Matheny et al. 2007b; Redhead et al., 2002) tussen korsten, houtzwammen en wat cyphelloïde zwammen. Oorspronkelijk was de plaatsing van deze soorten in deze orde gebaseerd op slechts één stuk DNA (namelijk LSU) (Larsson et al., 2007; Redhead et al., 2002), maar ook als er zes verschillende stukken worden vergeleken, blijft *Rickenella* in de Hymenochaetales (Matheny et al., 2007b). De andere Trechtertjes in het geslacht *Omphalina* zijn nog gewoon in de Agaricales te vinden.

- De Valse hanekam, *Hygrophoropsis aurantiaca*, was volgens bijv. Singer (1986) een boleet met plaatjes, maar in de Nederlandse flora (Bas, 1988) werd ze toch in de Agaricales



Figuur 2. Gevorkte lamellen van *Hygrophoropsis aurantiaca*, de Valse hanekam, een lid van de orde der boleten. (Foto: John Lennie)



Figuur 3. *Laccaria*, *Fopzwammen*, horen ondanks hun witte sporen thuis in de groep van de donkersporige plaatjeszwammen. Foto: Dimitar Bojantchev.

geplaatst. De positie in de Boletales wordt door moleculaire kenmerken bevestigd.

- Fopzwammen (*Laccaria*) en hun ondergrondse truffelvormende broertjes, de Mozaïektruffels (*Hydnangium*), zijn te vinden in de Agaricoïde groep – de groep waarin verder soorten met duidelijk gekleurde sporen (Gordijnzwammen, Champignons, Vezelkoppen, Zwavelkopjes etc.), maar ook de parasolzwammen, thuis horen.

Er is nog steeds een familie Tricholomataceae, maar dan wel sterk afgeslankt, die alleen maar Ridderzwammen (*Tricholoma*) en Trechterzwammen (*Clitocybe* en *Lepista*) bevat. Samen met de Entolomataceae, Lyophyllaceae, Mycenaceae en Catathelasma vormen ze de tricholomatoïde groep. De Entolomataceae hebben het moleculaire tijdperk dus wel ongeschonden doorstaan. De Lyophyllaceae zijn van tribus tot familie gebombardeerd en bevatten *Lyophyllum* en *Tephroclybe*, *Asterophora*, *Calocybe* en *Termitomyces*.

- De Marasmioïde clade bevat soorten met uiteenlopende vormen: de cyphelloïde witsporigen, de Taailingen (*Marasmius*), maar ook wat korsten en ‘polyporen’: de Paarse korstzwam en de Biefstukzwam staan naast het Waaiertje en die taailingen. De in het donker gloeiende Lantaarnzwam (*Omphalotus*) en de gekweekte *Lentinula* (Shii-take) horen ook in deze groep thuis. De *Mycena*’s werden door Kühner (1980) bij de Taailingen gezet, nu worden ze dus weer uitelkaar gehaald, met de *Mycena*’s in hun eigen familie in de tricholomatoïde groep.



Figuur 4. *Lyophyllum deliberatum*, in de familie der Lyophyllaceae. (Foto: Nico Dam)



Figuur 5. *Panellus stipticus* (Scherpe schelpzwam, links; foto: Henk Huijser), nu in de *Mycena*-familie, en *Panellus serotinus* (Groene schelpzwam, boven; foto: Nico Dam), in de wasplategroep.

- De Wasplaten zijn weer terug in hun eigen familie Hygrophoraceae, een familie die samen met Pterulaceae en Typhulaceae met *Xeromphalina*, *Phyllostopsis* (recent ook in Nederland gevonden (Tolsma, 2007)), en de Groene schelpzwam, *Sarcomyxa* (*Panellus*) *serotina*, de hygrophoroïde groep vormen. *Panellus stipticus*, de Scherpe schelpzwam, zit in de *Mycena*-familie.
- *Camarophyllopsis hymenoccephala* – een soort die er toch erg wasplaatachtig uit ziet, is niet nauw verwant aan de wasplaten, maar vindt haar plek in de knotszwammenfamilie, de Clavariaceae, met *Clavaria* en *Clavulinopsis*. Het Plooiwieswaaiertje, *Plicataropsis crispa* (Figuur 5), vormt samen met de Clavariaceae de plicataropsidoïde groep.
- Oesterzwammen en Harpoenzwammen (*Pleurotus* en *Hohenbuehelia*) zijn uniek binnen de plaatjeszwammen omdat ze in staat zijn om aaltjes te verlammen met giftige druppels die ze op hun mycelium of asexuele sporen vormen. Vervolgens ‘eten’ ze dan de aaltjes op. Deze twee geslachten vormen samen de Pleurotaceae, een zusterfamilie van de Amanietenfamilie. Hun plaats binnen de orde Agaricales ligt nu dus wel degelijk vast. De Pluteaceae vormen samen met de twee bovengenoemde families de pluteoïde clade.
- *Neolentinus*- en *Lentinus*-soorten (Taaiplaten) horen thuis in de Polyporales; *Neolentinus*, bruinrotveroorzakers, bij *Gloeophyllum*, ook een bruinrotter, en *Lentinus* elders in die orde.

Zijn andere families ook zo versplinterd en verspreid? Een aantal families, Pluteaceae, Amanitaceae, Entolomataceae, is nog steeds hetzelfde als vroeger. De Agaricaceae zijn juist weer enorm uitgebreid, met o.a. stuifzwammen van de Lycoperdaceae, Gesteelde stuifzwammen (*Tulostoma*), en de Geschubde inktzwam, *Coprinus comatus*, plus zijn verwanten. Selectieve krimp en groei dus.

Losse eindjes zijn er nog genoeg. De positie's van *Macrocyttidia*, *Melanoleuca* en *Cystoderma* zijn nog niet echt duidelijk. En binnen de families rommelt er nog veel op het niveau van genera: er zullen vast nog veel soorten van geslacht veranderen. Er zijn dan misschien wel neutrale kenmerken en manieren om die kenmerken te analyseren, er zijn geen regels voor wat een geslacht is en wat een familie – er blijft dus nog veel ruimte voor privé opvattingen en interpretaties.

En de praktijk?

Het kan er zo op het eerste gezicht uitzien alsof er een grote inflatiegolf over de Agaricales is gewaaid – geslachten of tribus worden families, soorten worden nieuwe geslachten. Dat



Figuur 6. Plooiwieswaaiertjes (*Plicataropsis crispa*), nauw verwant met de knotszwammen. (Foto: Anke van Putte)

is in het algemeen niet echt het geval – er heeft vooral ook een herindeling plaatsgevonden, waarbij soorten en groepen soorten of geslachten andere nauwe verwanten blijken te hebben dan altijd gedacht; de Fopzwammen zijn daar een uitstekend voorbeeld van.

Voor het determineren van paddenstoelen maken deze nieuwe indelingen niet veel uit. Het blijft nog steeds gemakkelijk om een sleutel te hebben voor alle trechtervormige zwammetjes, ook al zitten ze nu verspreid over diverse ordes en families.

Intrigerend zijn deze nieuwe inzichten echter wel, want wat zijn in vredesnaam de morfologische overeenkomsten tussen *Rickenella* en de rest van de Hymenochaetales?

Literatuur

- Bas, C. 1988. Orders and families in agarics and boleti. In: C. Bas, Th.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E.C. Vellinga (eds). *Flora Agaricina Neerlandica* 1: 40–49. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Bas, C. 1990. Tricholomataceae R. Heim ex Pouz. In: C. Bas, Th.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E.C. Vellinga (eds). *Flora Agaricina Neerlandica* 2: 65–70. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Jülich, W. ('1981') 1982. Higher taxa of Basidiomycetes. *Bibliotheca Mycologica* 85: 5–485. J. Cramer, Vaduz.
- Kühner, R. 1980. Les Hyménomycètes agaricoïdes. No. spéc, Bull. mens. Soc. linn. Lyon 49.
- Kuyper, Th.W. 2002. Morfologie, microscoop, moleculen: wat gebeurt er met de taxonomie van de Agaricales. *Coolia* 45: 121–132.
- Larsson, K.-H., E. Parmasto, M. Fischer, E. Langer, K.K. Nakasone & S.A. Redhead ('2006') 2007. Hymenochaetales: a molecular phylogeny for the hymenochaetoid clade. *Mycologia* 98: 926–936.
- Matheny, P.B., J.M. Curtis, V. Hofstetter, M.C. Aime, J.-M. Moncalvo, Z.-W. Ge, Z.-L. Yang, J.C. Slot, J.F. Ammirati, T.J. Baroni, N.L. Bougher, K.W. Hughes, D.J. Lodge, R.W. Kerrigan, M.T. Seidl, D.K. Aanen, M. DeNitis, G.M. Daniele, D.E. Desjardin, B.R. Kropp, L.L. Norvell, A. Parker, E.C. Vellinga, R. Vilgalys & D.S. Hibbett ('2006') 2007a. Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia* 98: 982–995.
- Matheny, P.B., Z. Wang, M. Binder, J.M. Curtis, Y.W. Lim, R.H. Nilsson, K.W. Hughes, V. Hofstetter, J.F. Ammirati, C.L. Schoch, E. Langer, G. Langer, D.J. McLaughlin, A.W. Wilson, T. Frøslev, Z.-W. Ge, R.W. Kerrigan, J.C. Slot, Z.-L. Yang, T.J. Baroni, M. Fischer, K. Hosaka, K. Matsuura, M.T. Seidl, J. Vauras & D.S. Hibbett 2007b. Contributions of rpb2 and tef1 to the phylogeny of mushrooms and allies (Basidiomycota, Fungi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 430–451.
- Moncalvo, J.-M., F.M. Lutzoni, S.A. Rehner, J. Johnson & R. Vilgalys 2000. Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology* 49: 278–305.
- Moncalvo, J.-M., R. Vilgalys, S.A. Redhead, J.E. Johnson, T.Y. James, M.C. Aime, V. Hofstetter, S.J.W. Verduin, E. Larsson, T.J. Baroni, R.G. Thorn, S. Jacobsson, H. Cléménçon & O.K. Miller Jr. 2002. One hundred and seventeen clades of Euagarics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23: 357–400.
- Redhead, S.A., J.-M. Moncalvo, R. Vilgalys & F. Lutzoni 2002. Phylogeny of Agarics: partial systematics solutions for bryophilous omphalinoid agarics outside of the Agaricales (Euagarics). *Mycotaxon* 82: 151–168.
- Singer, R. 1986. *The Agaricales in modern taxonomy*. Ed. 4. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Thorn, R.G., J.-M. Moncalvo, C.A. Reddy & R. Vilgalys 2000. Phylogenetic analyses and the distribution of nematophagy support a monophyletic Pleurotaceae within the polyphyletic pleurotoid-lentinoid fungi. *Mycologia* 92: 241–252.
- Tolsma, B. 2007. Verwacht en nu verschenen: *Phyllotopsis nidulans*. *Coolia* 50: 185–186.

