



PADDENSTOELENGESLACHTEN IN HET MOLECULAIR-FYLOGENETISCHE TIJDPERK – NIEUWE INZICHTEN OF NIEUWLICHTERIJ?

Thomas W. Kuyper & Else Vellinga

Vakgroep Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit; thom.kuyper@wur.nl

861 Keeler Avenue, Berkely, Verenigde Staten; ecvellinga@comcast.net

Kuyper, T.W. & Vellinga, E.C. 2015. Paddenstoelengeslachten in het moleculair-fylogenetische tijdperk – nieuwe inzichten of nieuwlichterij? *Coolia* 58(4): 207-226.

De laatste jaren is een groot aantal nieuwe geslachten beschreven in de plaatjeszwammen en boleten. Vaak zijn deze nieuwe geslachten gebaseerd op moleculair-fylogenetisch onderzoek, terwijl morfologische ondersteuning daarvoor soms ontbreekt. In deze bijdrage wordt een aantal van deze veranderingen besproken (o.a. boleten, trechterzwammen, waarbij een groot aantal nieuwe geslachten is voorgesteld) en wordt de vraag gesteld in hoeverre deze veranderingen gevolgd zouden moeten worden. Aan het eind van het artikel bespreken we een aantal criteria waaraan gedegen onderzoek zou moeten voldoen; duidelijk is dat lang niet in alle gevallen deze nieuwe geslachten aan deze criteria voor goed onderzoek voldoen.

Kuyper, T.W. & Vellinga, E.C. 2015. Mushroom genera in the era of molecular phylogenetic research – novel insight or fashionable modernism? *Coolia* 58(4): 207-226.

During the last few years a large number of new mushroom genera have been described. In many cases such new genera were proposed as a consequence of molecular phylogenetic research, whereas morphological support for these genera was in a number of cases not presented. In this paper we discuss a number of these changes (boletes, the previous genus *Clitocybe*; in both cases a large number of new genera were proposed). We also ask the question to what extent such changes have to be followed. At the end we introduce a number of criteria that are helpful in judging whether such new genera are indeed indicative of taxonomical progress. It is clear that many of the new genera do not (yet) fulfil these criteria.

De laatste jaren zijn gekenmerkt door de introductie van een groot aantal nieuwe paddenstoelengeslachten. Het gaat hierbij niet om exotische paddenstoelen uit verre oorden met bizarre kenmerken; nee, nogal wat van die nieuwe geslachten hebben betrekking op paddenstoelen uit Europa die we al lang kennen. Blijkbaar zijn verschillende mycologen van mening dat onze oude geslachten (bijvoorbeeld *Boletus* of *Clitocybe*) niet meer voldoen.

Nu is het splitsen van geslachten niet iets van deze tijd. Het geslacht *Agaricus* voldeed lange tijd als verzamelgeslacht voor de meerderheid van plaatjeszwammen; zie bijvoorbeeld *Systema Mycologicum* van Fries uit 1821, een systematisch overzicht van alle plaatjeszwammen. De opsplitsing van *Agaricus* door Kummer in 1871, waarbij de tribus (vergelijkbaar met een ondergeslacht) die Fries onderscheidde, werden verheven tot zelfstandige geslachten, werd ook niet door iedereen als een belangrijke vernieuwing verwelkomd. Langzamerhand werden die geslachten wel geaccepteerd. En het toenemende gebruik van microscopische kenmerken voor de indeling van paddenstoelen leidde tot het beschrijven van weer nieuwe geslachten. Ook de toegenomen aandacht voor tropische paddenstoelen leidde tot het be-





schrijven van nieuwe geslachten, daar duidelijk werd dat lang niet alle paddenstoelen in een Europees systeem in te passen waren.

Natuurlijk bleef er discussie over waar soorten thuishoorden. Want iedereen was het wel eens wat het doel was van onze poging tot indelen (in soorten, geslachten en families), namelijk een natuurlijk systeem; maar niet iedereen was dezelfde mening toegedaan welke kenmerken daarvoor gebruikt moesten worden en hoe kenmerken moesten worden gewogen die konden leiden tot verschillende systemen. Neem bijvoorbeeld de amanieten: is een onderverdeling wenselijk in soorten met en zonder ring; of in soorten met en zonder amyloïde sporen? Of in soorten die saprotroof leven dan wel ectomycorrhiza vormen? Of de gordijnzwammen: is een soort met een ring een eigen geslacht (*Rozites*) of gewoon een iets andere gordijnzwam (*Cortinarius caperatus*)?

Ondanks deze verschillen van inzicht bleek men het vaak eens over de grote lijnen: een tamelijk conservatief concept met soortenrijke geslachten, waarbinnen nogal wat variatie aan kenmerken werd toegelaten: denk daarbij aan *Mycena*, *Entoloma* of *Psilocybe* (in de opvatting van de FAN; in de tegenwoordige standaardlijst weer gesplitst). Daarnaast was er altijd ruimte voor soortenarme genera, voor soorten die anders de geslachtsgrenzen te ver zouden oprekken.

Die situatie bleef tot begin jaren negentig van de vorige eeuw bestaan. Rond die tijd begon de molecuulair-fylogenetische revolutie. En die revolutie liet soms weinig heel van paddenstoelengroepen die soms al meer dan honderd jaar als goed geslacht waren geaccepteerd. Eigenlijk was er sprake van twee revoluties: een revolutie die betrekking had hoe we natuurlijke groepen moesten herkennen (en welke groepen niet acceptabel zijn als niet-natuurlijke eenheden); en een tweede revolutie gebaseerd op het gebruik van DNA-kenmerken, waardoor al snel tientallen zo niet honderden extra kenmerken beschikbaar kwamen voor taxonomisch onderzoek. Samen met geschikte computerprogramma's om deze DNA-fragmenten te analyseren, brak er een nieuw tijdperk aan in de paddenstoelensystematiek.

De vraag is dan natuurlijk wat de meer klassieke paddenstoelenliefhebber daarmee aan moet: moeten deze nieuwe inzichten onmiddellijk opgevolgd worden, en is de net herziene Standaardlijst rijp voor recycling als oud papier? Of is een kritische houding ten aanzien van deze vernieuwingen op haar plaats en houdt de huidige Standaardlijst nog enige tijd haar grote waarde?

Het is hier niet de plaats om de toepassing van de molecuulair-fylogenetische methoden te bespreken; we verwijzen hiervoor naar het artikel van Aanen (2012). We willen hier alleen wijzen op het centrale concept van monofylie; van een groep wordt gezegd dat ze monofyletisch is indien ze een vooroudersoort en alle daaruit voortgekomen soorten omvat. Groepen die niet aan die eis voldoen (doordat ze niet alle uit die voorouder voortgekomen soorten omvatten) worden parafyletisch of polyfyletisch genoemd, afhankelijk hoe nauw deze soorten nog aan elkaar verwant zijn (en dus hoeveel taxonomische wijzigingen nodig zijn om zo'n groep alsnog monofyletisch te maken). Om dit met voorbeelden te illustreren: het geslacht *Entoloma* is monofyletisch, de groep van alle gladsporige vezelkoppen is parafyletisch (met de knobbelspoorders erbij krijgen we alsnog een monofyletische groep), de inktzwammen zijn polyfyletisch (want we zouden niet alleen alle franjehoeden in die groep moeten plaatsen om hem monophyletisch te maken, maar ook alle parasolzwammen en champignons en bovendien vrijwel alle andere donkerspoorders). Of bij de amanieten: alle amanieten die ectomycorrhiza vormen en alle amanieten die niet-amyloïde sporen hebben vormen beide monofyletische





groepen; de groep van amanieten die saprotroof leven vormt een parafyletische groep evenals de groep van amanieten met amyloïde sporen; terwijl de amanieten zonder ring een polyfyletische groep vormen.

Het andere belangrijke concept is dat van het toekennen van een taxonomische rang. We kunnen

min of meer objectief vaststellen dat een groep monofyletisch is, maar of die groep de rang van (onder-)familie of (onder-)geslacht verdient, wordt door die vaststelling niet bepaald. Het toekennen van een specifieke rang (bijvoorbeeld een geslacht) blijft voor een deel subjectief, zoals we hieronder zullen zien. Maar hoewel subjectief, is die keuze voor een bepaalde rang uitermate belangrijk. Dit komt door onze, door Linnaeus voorgestelde, regels voor de wetenschappelijke naamgeving, waarbij een naam uit twee delen bestaat, het eerste voor het geslacht (bijvoorbeeld *Boletus*) en het tweede voor de soort (*B. edulis*; Gewoon eekhoorntjesbrood). Veranderingen in geslachten hebben daardoor veel grotere gevolgen dan bijvoorbeeld een verandering in familie-indeling.

In deze bijdrage bespreken wij een aantal groepen paddenstoelen, waarvoor de moleculair-fylogenetische methode heeft geleid tot een groot aantal nieuwe geslachten. We zijn hierbij allesbehalve compleet; de keuze weerspiegelt onze belangstelling voor of kennis van bepaalde groepen. (Voor een compleet overzicht zouden we wel twee nummers van *Coolia* kunnen vullen. Plus een jaarlijkse aanvulling.) We zullen bij onze bespreking ingaan op een drietal vragen: (1) welke nieuwe geslachtsnamen zijn geïntroduceerd? (2) hoe 'betrouwbaar' zijn deze nieuwe geslachten, met andere woorden hoe groot is de kans dat deze nieuwe taxonomie wordt gezien als verbetering en de tand des tijds kan doorstaan? (3) in welke mate zijn deze geslachten ook morfologisch herkenbaar met behulp van al eerder gebruikte of eventueel nieuwe kenmerken? Of zijn deze nieuwe geslachten uitsluitend gebaseerd op moleculaire kenmerken?

Inktzwammen en franjehoeden – een snelle actie met ongewenste gevolgen?

Een van de eerste groepen die met moleculaire methodes onder handen werd genomen was *Coprinus* – de inktzwammen. Tot ieders verbazing bleek dat de Geschubde inktzwam, *Coprinus comatus*, niet bij de andere inktzwammen hoort, maar in het midden van de Agaricaceae valt (Hopple & Vilgalys, 1999). Er zijn morfologische kenmerken die dat on-



Figuur 1. *Cortinarius caperatus*, Meelkop. (Foto: Henk Huijser)





dersteunen, maar de Geschubde inktzwam heeft het vervloeien van de plaatjes en de donkere sporen gemeen met de andere inktzwammen, en daarop was de oude plaatsing gebaseerd. Dit resultaat en de conclusie die uit dit moleculaire onderzoek getrokken werd (moest worden), veroorzaakten eerst een storm van protest – niemand had verwacht dat de Geschubde inktzwam geen inktzwam zou zijn (of beter gezegd: dat alle andere inktzwammen eigenlijk geen inktzwammen meer waren, want de Geschubde inktzwam is de typesoort van het geslacht *Coprinus*). Het kostte tijd om daaraan te wennen. Maar voordat het stof was gaan liggen, werd ook nog de rest van de inktzwammen opgedeeld in drie geslachten: *Parasola*, *Coprinopsis* en *Coprinellus* (Redhead et al., 2001).

Parasola, de Plooirokjes, is meestal gemakkelijk te herkennen aan het ontbreken van velum en de nauwelijks vervloeiende plaatjes. De andere twee geslachten lijken moeilijker macroscopisch en microscopisch te herkennen. Daarmee had de inktzwamkwestie afgesloten kunnen worden, ware het niet dat de inktzwamfylogenie niet compleet was. Want wat moesten we met *Psathyrella*, de Franjehoeden, aan? Uit het eerste onderzoek (Redhead et al., 2001) bleek dat opsplitsing van de inktzwammen niet zonder gevolgen kon blijven voor *Psathyrella*,

want dat geslacht bleek nu niet meer monofyletisch, aanzien inktzwammen op verschillende plaatsen in de *Psathyrella*-boom tevoorschijn kwamen (Padamsee et al., 2005). Het bleek dus nodig om beide groepen gezamenlijk te onderzoeken. Dat is recent gebeurd (Nagy et al., 2010; Örstadius et al., 2015). Uit hun onderzoek volgt dat het nodig is om ook *Psathyrella* op te splitsen in (ten minste) vijf of zes geslachten

(*Psathyrella*, *Kaufmannia* [een naam die in elk geval weer vervangen moet worden omdat die in strijd is met de nomenclatuurregels], *Cystoagaricus*, *Typhrasa*, *Lacrymaria* en *Homophron*) die elk op hun beurt wel monofyletisch zijn. Zijn daarmee de problemen opgelost? Daar lijkt het vooralsnog niet op – verschillende soorten blijken op onverwachte plaatsen op te duiken. Zo blijkt *Psathyrella conopilus* te horen tot *Parasola*, *P. marcescibilis*, *P. canocephus* en *P. melanthinia* tot *Coprinopsis*, en blijkt *Coprinus cordisporus* op zichzelf te staan, niet nauw verwant met de andere inktzwammen (Larsson & Örstadius, 2008; Nagy et al., 2013; Örstadius et al., 2015). Als we een apart geslacht maken voor *P. conopilus*, moet ook *P. auricomma* mee

Figuur 2. *Psathyrella conopilus*, Langsteelfranjehoed. (Foto: Nico Dam)





(of in nog weer een ander nieuw geslacht geplaatst worden). Ook dan is het wellicht niet einde oefening. Want niemand heeft het nog aangedurfd om ook tropische franjehoeden en inktzwammen in het onderzoek te betrekken. Wie weet wat ons dan nog te wachten staat...



Figuur 3. *Psathyrella marcescibilis*, Spaanderfranjehoed. (Foto: Nico Dam)

Champignons en Parasolzwammen

Gelukkig is niet

elk verhaal over de gevolgen van de moleculaire systematiek er een van kommer en kwel. In de familie van de Agaricaceae komen moleculen en morfologie aardig met elkaar overeen. *Agaricus* vormt een prachtige monofyletische groep die ook morfologisch goed te herkennen is. Het enige is dat dit geslacht nu ook soorten herbergt waarvan de vruchtlichamen niet opengaan, en de sporen passief verspreid worden (zogeneten secotioïde soorten). De groep van *Macrolepiota rachodes* bleek niet bij de andere *Macrolepiota* soorten te horen, maar is nauw verwant aan de Groensporige parasolzwam (*Chlorophyllum molybdites*), dit ondanks het verschil in sporenkleur; dit uitgebreide *Chlorophyllum* blijkt naverwant aan *Agaricus* te zijn. *Macrolepiota* zelf, in afgeslankte vorm, is zowel moleculair als morfologisch goed te herkennen aan de duidelijke kiempore in de sporen, en de steelbekleding. De geslachten *Leucoagaricus* en *Leucocoprinus* vormen samen een goede groep, maar elk apart niet – dat wordt dus of verder opsplitsen of samenvoegen, waarbij op dit moment niemand of het een of het ander heeft aangedurfd. De tweede auteur van dit stuk neigt naar samenvoegen, maar ook dat heeft uiteraard problemen... Maar wie kan nu beide geslachten probleemloos van elkaar scheiden? *Lepiota* is duidelijk een monofyletische groep, met uitzondering van sectie *Echinatae* (ook wel als apart geslacht *Echinoderma* onderscheiden). Wat er met dat geslacht en met *Cystolepiota* en *Melanophyllum* gaat gebeuren is nog onduidelijk. Ook hier zijn er verschillende opties: ze worden alle drie apart gehandhaafd, of we noemen alles *Lepiota*, of men verenigt deze drie in een geslacht onder de oudste naam *Melanophyllum*.

De vertaling van een fylogenie in een classificatie: Entolomataceae

Over de omgrenzing van de familie Entolomataceae bestaat geen verschil van inzicht. Ook over de fylogenetische relaties binnen de familie lijken de twee recente publicaties (Co-David et al., 2009; Kluting et al., 2014) het volledig met elkaar eens. Desondanks verschillen beide fundamenteel in de manier waarop ze die fylogenie vertalen naar een classificatie en dat is, zoals we boven hebben gezien, essentieel voor de namen die we gebruiken.





Co-David et al. (2009) lieten zien dat de familie in twee hoofdgroepen uiteenvalt. Enerzijds *Entoloma*, gekenmerkt door hoekige sporen, anderzijds de groep met de (voormalige) geslachten *Rhodocybe* en *Clitopilus* met sporen met richels of wratten. Uit hun onderzoek bleek dat *Clitopilus* een monofyletische groep is binnen *Rhodocybe*; en dat *Rhodocybe* dus geen aanspraak kan maken op monofylie. Om aan de eisen van de moderne fylogenetische systematiek te voldoen, zijn er twee mogelijkheden beschikbaar: het combineren van *Rhodocybe* en *Clitopilus* tot één geslacht (dat om redenen van prioriteit *Clitopilus* moet heten), de optie die door Co-David et al. (2009) werd gekozen en die ook in de Standaardlijst is gevolgd; of het opsplitsen van *Rhodocybe* in een aantal kleinere monofyletische geslachten, de optie die Kluting et al. (2014) volgden. In die publicatie wordt *Rhodocybe* in vier geslachten opgedeeld: *Rhodocybe* (de groep rond *R. caelata*; mogelijk ook *R. gemina*, een soort die door de auteurs niet was onderzocht), *Clitopilopsis* (*R. hirneola*), *Clitocella* (het complex rond *R. popinalis* en *R. mundula*), en *Rhodophana* (*R. nitellina* en verwanten). Doordat elk van deze vier geslachten monofyletisch is, werd ook *Clitopilus* in engere zin weer in ere hersteld.

Hoe kunnen we criteria bedenken die doorslaggevend zijn bij de keuze tussen beide alternatieven? Voor mycologen, voor wie *Clitopilus* altijd een gemakkelijk herkenbaar genus was (zowel microscopisch als macroscopisch), lijkt het eerste alternatief nadelig, want het lijkt niet eenvoudig om *Clitopilus* in de zin van de Standaardlijst te omschrijven (behalve als een niet-*Entoloma*, maar dat is natuurlijk een niet-kenmerk). Het opsplitsen van dat complex in vijf geslachten (die elk vrij gemakkelijk herkend kunnen worden) lijkt dan niet zo'n gek idee. Aan de andere kant is het natuurlijk niet erg logisch om de *Clitopilus*-clade in vijf geslachten op te splitsen als de zustergroep *Entoloma* niet wordt opgesplitst. Vanuit dat perspectief zou het logisch lijken om *Entoloma* ook op te splitsen, ware het niet dat daar geen simpele alternatieve classificatie beschikbaar lijkt, omdat de van oudsher herkende ondergeslachten en secties als *Nolanea*, *Leptonia*, *Eccilia* in elk geval niet monofyletisch zijn en er geen andere morfologische kenmerken bekend zijn op grond waarvan *Entoloma* in natuurlijke groepen kan worden opgesplitst. Dat betekent een onevenwichtige classificatie: één groep met vijf tamelijk soortenarme geslachten naast de extreem soortenrijke zustergroep. Vanuit dat perspectief van een evenwichtige classificatie is er dus meer te zeggen voor het voorstel van Co-David et al. Maar natuurlijk valt ook te overwegen om *Entoloma* op moleculaire gronden op te splitsen. Het zal geen verbazing wekken dat die gedachte door sommigen ook wordt gekoesterd. In hoeveel geslachten *Entoloma* dan uiteindelijk uiteenvalt, valt nog absoluut niet te zeggen.

Een familie met kenmerkloze geslachten – Lyophyllaceae

Wellicht herinnert u zich nog welke problemen een vage grijsbruine trechterzwamachtige paddenstoel, die mogelijk een *Tephrocybe* was, opleverde: geklungel met acetokarmijn, een roestige spijker en een objectglas waarop de druppel acetokarmijn en wat roest van die spijker moesten worden verhit voor de karminofiele (of nu siderofiele) reactie van de basidiën; om, bij een positieve reactie, te moeten constateren dat het soortconcept in die groep nogal problematisch was. Niet alleen soortgrenzen waren onderwerp van discussie; hetzelfde gold voor de geslachtsomgrenzing, met name de vraag of *Lyophyllum* en *Tephrocybe* aparte geslachten waren of niet.

Recent zijn twee moleculair-fylogenetische studies uitgevoerd naar de Lyophyllaceae (Hofstetter et al., 2014; Bellanger et al., 2015). Vergelijking van deze studies, die beide tot



de conclusie leiden dat de Lyophyllaceae een goed omschreven familie is (met alleen onduidelijkheid over basale taxa die de clitocyboïde restgroep wordt genoemd), laat zien hoe de soortenkeuze voor de fylogenetische boom het eindresultaat kan beïnvloeden. In dit geval gebruikten beide groepen auteurs vrijwel dezelfde stukken DNA: Hofstetter et al. (2014) deden het met zes stukken, Bellanger et al. (2015) met vijf van die zes.

Hofstetter et al. (2014) onderscheiden een basale groep (met *Hypsizygus ulmarius* en enkele trechterzwammen; een deel van de clitocyboïde restgroep), waarvan plaatsing in de Lyophyllaceae twijfelachtig is; en elf genera die tot de Lyophyllaceae in engere zin gerekend worden. In hun boom is *Tephrocye* polyfyletisch. Die soorten komen op vijf plaatsen in de stamboom terecht. De typesoort van *Tephrocye* is *T. rancida*, een soort met een geïsoleerde positie, met als nauwste verwant de soorten van het tropische geslacht *Termitomyces*, die eveneens een wortelachtig verlengde steel hebben. Doordat *T. rancida* een geïsoleerde positie bezet, moeten alle andere soorten van (voorheen) *Tephrocye* elders geplaatst worden: *Myochromella* voor *T. inolens* en *T. boudieri*; *Sphagnurus* voor *T. palustris*; *Saganarella* voor *T. tylicolor*; en *Lyophyllum* voor de brandplekbewonende *T. ambusta* en *T. anthracophila*. Voor de rest is het verschil met de Standaardlijst niet erg groot: *Lyophyllum*, *Ossicaulis*, *Asterophora*, *Tricholomella*, *Calocybe* en *Gerhardtia* zijn alle reeds in de Standaardlijst te vinden. Bellanger et al. (2015) verdelen de familie in elf onafhankelijke takken. Hun basisgroep (met onduidelijke familiepositie) is breder dan bij Hofstetter et al. (2014) en bevat ook *Tephrocye ozes* en *T. confusa*. Daarnaast is een eigen geslacht nodig voor *T. mephitica*. *Lyophyllum* wordt door Bellanger et al. (2015) wel in verschillende groepen geplaatst: *L. favrei* en *L. leucophaeatum* (de typesoort van *Lyophyllum*; dus veranderingen in de positie van deze soort hebben grote nomenclatorische gevolgen) horen bij *Calocybe*, terwijl *L. konradianum* een eigen groep (nog onbeschreven geslacht) vormt. Het geslacht *Lyophyllum* in engere zin zou eventueel in twee groepen onderverdeeld kunnen worden, met enerzijds de soorten met vlekken lamellen en anderzijds de bundelriderzwammen samen met de pekwammetjes. (Wie had ooit gedacht dat die groepen nauw aan elkaar verwant zouden zijn; of dat *L. ambustum* meer met de bundelriderzwammen verwant lijkt dan met de andere pekwammetjes, cf Vizzini et al., 2015?) Het geslacht *Rugosomyces* (in de Funga Nordica (Knudsen & Vesterholt, 2012) als apart geslacht naast *Calocybe* opgenomen) zijn we tijdens dat proces wel kwijtge-



Figuur 4. *Melanophyllum haematospermum*, Verkleurzwammetje. (Foto: Henk Huijser)



Figuur 5. *Lyophyllum palustre*, *Veenmosgrauwkop*. (Foto: Henk Huijser)

raakt, want dat wordt nu weer als synoniem van *Calocybe* beschouwd.

De nieuwe genera lijken geen unieke morfologische kenmerken te bezitten. Het is wel waarschijnlijk dat sommige afsplitsingen van *Tephrocybe* ecologisch gekarakteriseerd zijn (parasitair op veenmos, brandplekbewonend, typisch voor ammoniumrijke standplaatsen, normale

strooiselafbrekers). Het laatste woord over deze groep is zeker nog niet gezegd: in 2015 werden nog twee nieuwe geslachten van de Lyophyllaceae geïntroduceerd, beide voor Europese soorten die nog niet uit Nederland bekend zijn: *Calocybella* en *Tephrocybella*.

De fragmentatie van de trechterzwammen en een onverwacht slachtoffer

Vroeger was het leven voor een mycoloog nogal eenvoudig. Een witspoorder met aflopende plaatjes zonder verdere kenmerken (dus zonder amyloïde sporen, bijzondere hoedhuid of cystiden) was een trechterzwam (*Clitocybe*) indien de habitus clitocyboïd was; en een trechtertje (*Omphalina*) indien de habitus omphalioid was. Natuurlijk was het niet altijd gemakkelijk om te bepalen of de habitus van een paddenstoel omphalioid of clitocyboïd was, maar met enige ervaring (en met regelmatig uitproberen in beide sleutels!) lukte het meestal wel om het geslacht van zo'n paddenstoel te bepalen.

Tegenwoordig is het allemaal een stuk lastiger geworden. De opsplitsing van de trechtertjes begon eigenlijk al voor het moleculaire tijdperk. Het voorkomen van gelicheniseerde trechtertjes (dus eigenlijk korstmossen) was al langer bekend, en fylogenetisch onderzoek liet zien dat dit een eigen groep was (Lutzoni, 1997), *Lichenomphalia* genaamd. Het geslacht wordt in de Hygrophoraceae geplaatst. Uit moleculair onderzoek bleek vervolgens dat er niet alleen een fundamenteel verschil is tussen de helder gekleurde trechtertjes (geel, oranje, rood – voorbeelden *Chrysomphalina*, *Loreleia*, *Haasiella*) met intracellulair pigment en de saai gekleurde trechtertjes met meestal geïncrusteerd pigment, maar ook dat de laatste groep verder opgesplitst diende te worden (Redhead et al., 2002). De donker grijsbruine tot zwarte trechtertjes bleken verschillend van de geelbruine tot roodbruine trechtertjes. De eerste groep verhuisde naar het geslacht *Arrhenia* (samen met de gereduceerde soorten die op mossen groeien), de tweede groep bleef in *Omphalina*. Het moleculaire verschil tussen beide groepen lijkt zo groot dat onderbrenging in verschillende families gerechtvaardigd lijkt – *Arrhenia* in de Hygrophoraceae, *Omphalina* in de Tricholomataceae. Helaas bleken lang niet alle soorten





Figuur 6. *Clitocybe clavipes*, *Knotsvoettrechterzwam*. (Foto: Henk Huijser)

moleculair onderzocht te zijn, met als gevolg dat de plaatsing van sommige soorten onduidelijk blijft. Dat geldt voor de blauwgroene *Omphalina chlorocyanea* (waar de keuze tussen geelbruin tot roodbruin of grijsbruin tot zwartachtig niet gemakkelijk lijkt), en nog in sterkere mate voor de vrijwel witte *Omphalina mutila* (die in de Funga Nordica niet uit te sleutelen valt; maar die volgens een van ons eerder verwant is aan *Arrhenia* dan aan *Omphalina*, hoewel ze in de Funga Nordica bij de laatste groep is uitgesleuteld). Ook van andere soorten is de positie nog niet moleculair bevestigd (*O. cyathella*, *O. demissa*). Om die reden hebben we bij het maken van de Standaardlijst deze splitsing niet toegepast, omdat we van mening waren dat die onvoldoende stabiel zou kunnen blijken. Recent is er geen verder moleculair onderzoek aan de groep van trechtertjes gepubliceerd.

Trechterzwammen bleken lange tijd ook moleculair stiefmoederlijk behandeld, net zoals ze ook anderszins niet tot de meest aantrekkelijke en meest bestudeerde paddenstoelen horen. De laatste jaren is hier echter verandering in gekomen en het genus *Clitocybe* is verregaand gefragmenteerd. Het begon er mee dat *Clitocybe clavipes* verhuisde naar een apart geslacht (*Ampulloclitocybe*) dat in de Hygrophoraceae wordt geplaatst. De op grond van sporenvorm en hoedhuidpigmentatie mogelijk verwante soort *C. trullaeformis* is nog niet moleculair onderzocht en verblijft dus nog in *Clitocybe*. Sectie *Infundibuliformes* (de groep rond *C. gibba*) werd als eigen geslacht geaccepteerd (*Infundibulicybe*) op grond van de traanvormige sporen. De rest van *Clitocybe* bleef echter dezelfde vergaarbak en ook de al lang omstrede afgrenzing tussen *Clitocybe* en *Lepista* bleef onaangeroerd. De laatste jaren worden er meer en meer soorten uit *Clitocybe* gegoooid; en ook het concept van *Lepista* wordt nu moleculair betwijfeld. Als we kijken naar de uit Nederland gemelde soorten, komt het volgende patroon tevoorschijn. De door haar unieke hoedhuid met opgeblazen elementen gekarakteriseerde *C. phaeophthalma* wordt nu in het geslacht *Singerocybe* geplaatst; de brandpleksoort *C. sinopica*, die nog niet zeker uit Nederland bekend is, in *Bonomyces* (vanwege pigmentatie en sporenvorm);





Figuur 7. *Collybia cookei*, *Okerknolcollybia*. (Foto: Anneke van der Putte)

de voorjaarssoorten met opvallende myceliumstrengen (zoals *C. vermicularis*) in *Rhizocybe*; de op snipperhopen voorkomende *C. puberula* met cheilocystiden in *Trichocybe*; *C. inornata* eveneens met myceliumstrengen en met spoelvormige sporen in *Atractosporocybe*; en de ons verder onbekende (en onvoldoende beschreven) *C. nivea* in *Hygrophorocybe*. Voor de bittere trechterzwam (*Pseudomphalina pachyphylla*) is inmiddels ook een eigen geslacht

voorgesteld, *Pseudolaccaria*. Daarmee is de opsplitsing van onze trechterzwammen nog lang niet compleet. In de recente studie van Alvarado et al. (2015), waar *Rhizocybe* en *Atractosporocybe* geïntroduceerd worden, wordt ook het genus *Leucocybe* voorgesteld voor *C. candicans* en *C. connata* (voorheen als *Lyophyllum connatum* bekend). Andere wittige trechterzwammen (*C. phyllophila*, *C. rivulosa*) behoren volgens deze auteurs echter nog steeds tot *Clitocybe* in engere zin. Het lot van de hygrophane soorten is evenzeer ongewis. Op grond van de stamboom van Alvarado et al. (2015) zou *C. subditopoda* (mogelijk een verwant van *C. vibecina* of *C. foetens*) eerder tot *Leucocybe* dan *Clitocybe* behoren (of tot een volgend nieuw genus), terwijl *C. diatreta* en *C. metachroa* wel bij *Clitocybe* zouden kunnen blijven. In een andere recente publicatie beschreven Musumeci en Contu (2014) het nieuwe geslacht *Tephroderma*. Vergelijking van de fylogenetische bomen uit beide artikelen laat zien dat het onmogelijk is *Leucocybe* en *Tephroderma* beide als goede geslachten te beschouwen, tenzij we ook voor de groep rond *C. vibecina* een eigen genus maken. Het vinden van morfologische kenmerken voor deze geslachten lijkt een tamelijk hopeloze zaak.

Van sommige soorten zijn nog geen moleculaire gegevens bekend, en dat verklaart waarschijnlijk waardoor onze lelijkste paddenstoel *C. alexandri* nog als een echte trechterzwam bekend staat. (In een eerdere versie van dit artikel, eind 2014, had een van ons voorspeld dat zowel *C. alexandri* als *C. inornata* wel uit *Clitocybe* verwijderd zouden worden. Binnen enkele maanden bleek al ons gelijk voor 50%).

Ook *Lepista* kwam (en komt?) niet ongeschonden uit deze opsplitsing van de trechterzwamachtigen. De groep rond *L. flaccida* werd in 2012 als eigen geslacht erkend, *Paralepista*. Uit recent onderzoek blijkt dat ook de rest van *Lepista* mogelijk niet monofyletisch is en dus opgesplitst moet worden. De paarse soorten (*L. nuda*) en verwanten zijn dan kandidaat voor een volgende nieuwe genusnaam, terwijl de volgende stap waarschijnlijk is dat ook *L. irina* van de overige schijnriddlerzwammen gescheiden wordt. Het is mogelijk dat *L. irina* naar





Figuur 8. *Lepista flaccida*, Roodbruine schijnridderzwam. (Foto: Henk Huijser)

Clitocybe wordt overgebracht, al is een eigen genus evenzeer denkbaar.

Wat moeten we nu van deze opsplitsing denken? Naar ons oordeel zijn deze taxonomische veranderingen voorbarig. De meeste bomen zijn op een nogal beperkte keuze van soorten gebaseerd. Alvarado et al. (2015) geven daarnaast aan dat op basis van hun huidige onderzoek tenminste vier taxonomische oplossingen bestaan voor de vertaling van hun fylogenetische boom in een nieuwe taxonomie. Naar onze mening is het aantal onderzochte soorten (te) beperkt om deze mogelijkheden te evalueren; een andere soortenkeuze (met daarbij ook een keuze voor tropische trechterzwammen) voor de fylogenetische analyse leidt vrijwel zeker tot andere genera. De relaties tussen al die nieuwe genera zijn in



het geheel niet opgehelderd; verschillende bomen laten verschillende resultaten zien van de verwantschappen tussen deze nieuwe genera. Dat valt bijvoorbeeld te zien aan de positie van *Singerocybe* in de verwantschapsschema's bij Musumeci & Contu (2014), Sánchez-García et al. (2014), Qin et al. (2014a) en Alvarado et al. (2015). Het valt om die reden niet uit te sluiten dat deze nieuwe indeling uiteindelijk ongeveer even goed is als de oude indeling (met uitzondering van het nieuwe genus voor *C. clavipes*).

Tegelijkertijd is één uitkomst opmerkelijk constant. De dwergcollybia's (*Collybia tuberosa* en verwanten) komen altijd binnen *Clitocybe* terecht. Dat betekent dat *Collybia* gedoemd is te verdwijnen als slachtoffer van de moleculaire systematiek. Althans, de wetenschappelijke naam *Collybia* zou opgaan in *Clitocybe* (tenzij we dit laatste genus nog heel wat verder zouden opsplitsen). De Nederlandse naam collybia loopt natuurlijk geen gevaar – die blijft gewoon beschikbaar voor niet alleen de dwergcollybia's maar ook voor de soorten van de niet-verwante (en zelfs tot een andere familie behorende) geslachten *Gymnopus* en *Rhodocollybia*.

Goed omschreven, vage en verweesde families

De gesignaleerde problemen in de fylogenetische systematiek hebben te maken met twee oorzaken. Een belangrijk probleem is dat de grenzen van de families niet opgehelderd zijn. Door de vaak beperkte soortenkeuze lijken er altijd problemen te zijn met basale groepen (of restgroepen), maar de moleculaire kenmerken in die basale groepen bepalen mede de kwaliteit van de fylogenetische boom. Een voorbeeld is de huidige status van de Tricholomataceae. Het blijkt dat Tricholomataceae op verschillende plaatsen in de boom van de Agaricales voorkomen. Een kerngroep rondom *Tricholoma* is nog wel te herkennen, maar allerlei andere geslachten lijken eerder in de buurt van de Entolomataceae en Lyophyllaceae thuis te horen (Matheny et al., 2007). Een mogelijke oplossing is het om de beide andere, goed gekarakteriseerde fami-





Figuur 9. *Leucopaxillus giganteus*, Reuzendikhoed. (Foto: Henk Huijser)

lies te reduceren tot onderfamilies in de Tricholomataceae. Dit is een oplossing die enige moed vereist maar mogelijk wel de betere optie is. Het alternatief is om de Tricholomataceae af te slanken, waarbij het onvermijdelijke gevolg is dat een (flink) aantal nieuwe (en slecht gekarakteriseerde) families ook noodzakelijk wordt.

Die zeer beperkte definitie van de

Tricholomataceae werd gehanteerd door Sánchez-García et al. (2014) waar de (traditioneel gedefinieerde en vergaarbak-achtige) Tricholomataceae werden teruggebracht van 98 genera tot zeven of acht, maar waar de eisen van de monofylie tot gevolg hadden dat vier nieuwe genera moesten worden geïntroduceerd. Daarbij hoort het geslacht *Pogonoloma* voor *Porpoloma spinulosum* (overigens geen Tricholomataceae in strikte zin). Bij *Leucopaxillus* gebeurt iets vergelijkbaars: *Leucopaxillus* sensu stricto hoort in de Tricholomataceae, maar *Aspropaxillus* verhuist naar de clitocyboïde restgroep (Vizzini et al., 2012). De beperkte omschrijving van de Tricholomataceae heeft tot gevolg dat trechterzwammen verweesd achterblijven. Een uitgebreide analyse van deze clitocyboïde restgroep is nog niet uitgevoerd; en de deelanalyses zijn, zoals hierboven aangegeven, deels nog strijdig. Ook daarom lijkt het verstandig niet te snel elk nieuw genus te omarmen.

Wortelzwammen – Porceleinzwammen: monofylie en parafylie

De geslachten *Xerula* en *Oudemansiella* bevatten soorten die in Nederland gemakkelijk te determineren zijn, maar de vraag tot welke geslachten ze behoren, heeft velen lang bezig gehouden. Helaas lijkt het erop dat de verwantschapsboom gebaseerd op moleculaire kenmerken niet goed overeenkomt met de classificatie die op morfologische kenmerken berust (Petersen & Hughes, 2010; Qin et al., 2014b; Moreau et al., 2015). De groep van *Xerula pudent* blijft in *Xerula* en is een goed gekarakteriseerde monofyletische groep met setae in de hoedhuid en op de steel en gladde sporen. De soorten die geen setae hebben, vormen samen ook een monofyletische groep, maar verschillen behoorlijk van elkaar in morfologisch opzicht. Petersen & Hughes (2010) kozen er voor om op grond van morfologische kenmerken verschillende geslachten te onderscheiden, ondanks het feit dat ze veel van hun overwegingen baseren op moleculaire stambomen. Hun nieuwe geslacht *Hymenopellis*, waartoe *Xerula radicata* behoort, is een prachtig voorbeeld van parafylie, terwijl andere, bestaande en nieuwe, geslachten er her en der tussen zitten. Dit vinden wij een oplossing die niet gevolgd zou moe-





ten worden, en gelukkig zijn we daar niet alleen in. Qin et al. (2014b) noemen die hele groep *Oudemansiella* – voor Nederland gaat het dan om *Oudemansiella mucida* (die bij Petersen & Hughes in *Mucidula* wordt ondergebracht), *O. radicata*, en *O. kuehneri*, terwijl de niet uit ons land bekende *X. caussiei* waarschijnlijk bij *Paraxerula* thuishoort, naast *Xerula* en *Oudemansiella*. Voor de volledigheid zij vermeld dat dit complex geen deel meer uitmaakt van de Tricholomataceae, maar is ondergebracht in de Physalacriaceae (met onder meer fluweelpotjes en honingzwammen).



Een melkzwam, twee melkzwammen

Lactarius en *Russula*

samen vormen een duidelijke monofyletische groep, en het merendeel van *Russula* (uitzondering is de niet uit ons land bekend subsectie *Ochrocompactae*) ook. Helaas: *Lactarius* niet. Het genus, hoe goed herkenbaar dan ook, valt dus niet te handhaven. Het probleem kan op verschillende manieren opgelost worden. Men kan alles samen *Russula* of *Lactarius* noemen. In dit geval koos men voor het opsplitsen van de melkzwammen in twee geslachten, *Lactarius* en *Lactifluus*, twee namen die al lang bestonden. De melkzwammen van de gematigde streken, blijven vrijwel alle in *Lactarius*. Dit is mogelijk gemaakt door *L. torminosus* de typesoort van *Lactarius* te maken, in plaats van *L. piperatus*. *Lactifluus* bevat de vissige melkzwammen (*L. volemus* etc.), maar ook soorten met minder overvloedige melk, zoals *L. vellereus* en *L. piperatus* (Buyck et al., 2008). Het geslacht is vooral in de (sub-)tropen soortenrijk.

Figuur 10. *Xerula radicata*, Beukwortelzwam. (Foto: Anneke van der Putte)

Veertien nieuwe boletengeslachten voor Nederland?

Soms blijkt de tijd tegen je te werken. Bij een eerdere versie (van februari) had deze sectie nog als kopje “Twaalf nieuwe boletengeslachten voor Nederland?” Het is mogelijk dat, wanneer u dit stuk onder ogen krijgt, ook het getal veertien weer naar boven moet worden bijgesteld. Als *Xerocomus armeniacus* toch in Nederland blijkt voor te komen, gaat het inderdaad om vijftien nieuwe geslachten.

Deze snelheid waarmee nieuwe genera voor Europese boleten worden voorgesteld, is niet meer bij te houden! Om deze veranderingen te begrijpen is het goed te beginnen met een complete fylogenie van de Boletales (Binder & Hibbett, 2007). In die orde komen enkele





Figuur 11. *Lactarius torminosus*, *Baardige melkzwam*. (Foto: Henk Huijser)

families te voorschijn die we als boleten (vlezige buisjeszwammen) herkennen. Dat zijn de Suillaceae (*Suillus*, inclusief *Boletinus* – alle soorten ectomycorrhiza vormend met naaldbomen), Gyroporaceae (*Gyroporus*; soms geplaatst in de Sclerodermataceae) en Paxillaceae (met *Paxillus* en *Gyrodon*). Het grootste aantal genera en soorten blijkt te behoren tot de Boletaceae. De in Binder & Hibbett (2007) gepresenteerde fylogenie laat geen duidelijke genusindeling zien, en deze auteurs zagen er daarom van af een nieuwe genusindeling te presenteren. Wel toonden zij aan dat bijna alle (!) van de op morfologische gronden onderscheiden genera parafyletisch of polyfyletisch zijn. Voor dat ongemakkelijke feit zijn verschillende verklaringen te geven: (i) de huidige morfologische indeling is gebaseerd op de boleten uit de gematigde streken, en tropische boleten (die een veel groter deel van de diversiteit vertegenwoordigen) zijn in het keurslijf van de Europese boletentaxonomie geperst; (ii) slechts een beperkt aantal soorten is moleculair onderzocht, en tropische soorten zijn ondervertegenwoordigd; (iii) de gebruikte stukken DNA tonen onvoldoende variatie waardoor we geen alternatieve indelingen kunnen vergelijken; (iv) er zijn te weinig stukken DNA voor de indeling gebruikt, waardoor het oplossend vermogen van de indeling onvoldoende is; (v) de familie vertoont adaptieve radiatie (dat wil zeggen dat er aanvankelijk een zeer snelle morfologische en moleculaire evolutie en soortvorming is opgetreden), waardoor een goed-opgeloste fylogenie principieel bijna onmogelijk is. (Dat verschijnsel treedt ook op bij *Cortinarius*, en daar is het wel haast zeker dat het principieel onmogelijk is het genus op te splitsen, cf. Peintner et al., 2004. Het is daarom niet verbazingwekkend dat het soortenrijkste geslacht een baken van taxonomische rust is in deze woelige tijden, ook al blijft de groei van het aantal nieuw beschreven soorten in dit geslacht gewoon doorgaan....)

Ook uit meer recent onderzoek bleek dat de verwantschappen tussen de boleten nog steeds onduidelijk zijn (Nuhn et al., 2013). De meest recente publicatie over de boleten (Wu et al., 2014) liet zelfs 59 natuurlijke groepen (mogelijke genera) zien, en een aantal van die groepen is intussen al tot genus bevorderd (en soms zelfs weer verder opgesplitst en tot verdere genera



verheven). Die 59 groepen blijken tot zeven hoofdgroepen (onderfamilies) te behoren. Soorten van *Xerocomus* (in de omschrijving van de Standaardlijst) vinden we in drie onderfamilies terug. Het tweede probleem is dat soorten van het geslacht *Boletus* op allerlei plaatsen in de fylogenie opduiken. Dat betekent dat we ofwel terug moeten naar een klein aantal soortenrijke geslachten of een groot aantal (nieuwe) genera met een klein aantal soorten (en de kans op de koop moeten toenemen dat elk nieuw genus nieuwe problemen schept, die weer worden opgelost door een volgend nieuw genus). Dat leidt tot een sneeuwbaaleffect van nieuwe genera, zonder dat we daardoor een beter inzicht in de verwantschappen binnen de boleten hebben gekregen.

Om deze stelling te illustreren geven we hiernaast een lijst van in Nederland voorkomende boletengeslachten, indien we deze nieuwe inzichten, voor wat voorheen *Boletus* en *Xerocomus* was, zouden accepteren (Tabel 1). Ook *Leccinum* zou men kunnen splitsen (met *Leccinellum* als nieuw geslacht), evenals de twee Nederlandse soorten van *Chalciporus* (met *Rubinoboletus* als nieuw geslacht). We zouden dan in korte tijd veertien nieuwe boletengeslachten rijker zijn geworden, zonder dat er één nieuwe soort aan te pas kwam!

Het blijft natuurlijk niet bij het opsplitsen van *Boletus* en *Xerocomus*.

Op basis van onze analyse zou men wellicht kunnen vermoeden dat ons een zekere mate van conservatisme en nostalgisch verlangen naar de goede oude tijd heeft bekropen. Het is daarom goed om ook op nieuwe inzichten te wijzen die moleculair-fylogenetisch onderzoek heeft opgeleverd. Zo blijken *Rubinoboletus*, *Chalciporus* en *Buchwaldoboletus* een natuurlijke groep te vormen op het niveau van onderfamilie. Van *Buchwaldoboletus lignicola* was de parasitaire relatie met *Phaeolus schweinitzii* bekend, voor *Chalciporus* werd een dergelijke relatie met *Amanita muscaria* vermoed. Voor *Rubinoboletus* kunnen

Tabel 1. Positie van de Nederlandse boleten¹ die in de Standaardlijst tot *Boletus* of *Xerocomus* gerekend worden. In de tweede kolom de mogelijke geslachtsnamen volgens de meest recente fylogenetische artikelen.

<i>B. aereus</i>	<i>Boletus</i>
<i>B. appendiculatus</i>	<i>Butyriboletus</i>
<i>B. calopus</i>	<i>Caloboletus</i>
<i>B. edulis</i>	<i>Boletus</i>
<i>B. erythropus</i>	<i>Neoboletus</i>
<i>B. fechtneri</i>	<i>Butyriboletus</i>
<i>B. impolitus</i>	<i>Hemileccinum</i>
<i>B. junquilleus</i>	<i>Neoboletus</i>
<i>B. legaliae</i>	<i>Rubroboletus</i>
<i>B. luridus</i>	<i>Suillellus</i>
<i>B. pinophilus</i>	<i>Boletus</i>
<i>B. pulverulentus</i>	<i>Cyanoboletus</i>
<i>B. queletii</i>	<i>Suillellus</i>
<i>B. radicans</i>	<i>Caloboletus</i>
<i>B. reticulatus</i>	<i>Boletus</i>
<i>B. rhodopurpureus</i>	<i>Imperator</i>
<i>B. rhodoxanthus</i>	<i>Rubroboletus</i>
<i>B. satanas</i>	<i>Rubroboletus</i>
<i>B. torosus</i>	<i>Imperator</i>
<i>X. badius</i>	<i>Imleria</i>
<i>X. bubalinus</i>	<i>Xerocomellus</i> / <i>Hortiboletus</i>
<i>X. chrysenteron</i>	<i>Xerocomellus</i>
<i>X. cisalpinus</i>	<i>Xerocomellus</i>
<i>X. declivitatum</i>	<i>Xerocomellus</i>
<i>X. fennicus</i>	<i>Hortiboletus?</i>
<i>X. ferrugineus</i>	<i>Xerocomus</i>
<i>X. moravicus</i>	<i>Aureoboletus</i>
<i>X. (Pseudobol.) parasiticus</i>	<i>Pseudoboletus</i>
<i>X. pelletieri</i>	<i>Phylloporus</i>
<i>X. porosporus</i>	<i>Xerocomellus</i>
<i>X. pruinatus</i>	<i>Xerocomellus</i>
<i>X. ripariellus</i>	<i>Hortiboletus?</i>
<i>X. rubellus</i>	<i>Hortiboletus</i>
<i>X. subtomentosus</i>	<i>Xerocomus</i>

1. Voor *Xerocomus armeniacus* is het nieuwe genus *Rheubarbariboletus* voorgesteld. Andere nieuwe Europese boletengeslachten zijn *Lanmaoa*, *Baorangia*, *Exsudoporus*, *Alessioporus*, *Pulchroboletus*. Daarnaast is er ook een indrukwekkend aantal nieuwe genera beschreven voor niet-Europese boleten.



Figuur 12. *Xerocomus porosporus*, *Sombere fluweelboleet*. (Foto: Henk Huijser)

we daar nu naar gaan zoeken. *Pseudoboletus parasiticus* hoort mogelijk niet tot dezelfde onderfamilie, maar opmerkelijk genoeg zijn zowel Nuhn et al. (2013) en Wu et al. (2014) zwijgzaam over diens positie en over de mogelijkheid van ectomycorrhiza naar mycoparasitisme.

Elfenbankjes: een, drie of tien geslachten?

Een van de redenen dat geslachten worden opgedeeld is historisch – bij de boleten is dat heel duidelijk: er zijn al allerlei namen in omloop, zoals *Xerocomus*, *Leccinum*, *Tylopilus*... dus, de volgende logische stap is: verder opsplitsen en elke takje aan de boletenboom als apart geslacht erkennen.

Het hoeft echter niet zo te gaan. Wij willen daarom dit lange artikel afsluiten met een mooi voorbeeld uit de polyporen: *Trametes* en verwanten. Deze groep is door drie verschillende groepen onderzoekers onder de loupe genomen (Justo & Hibbett 2011; Welti et al. 2012; Zmitrovich & Malysheva 2013), en net als bij de Entolomataceae presenteren de verschillende onderzoekers heel vergelijkbare fylogenieën. Maar als het om het vertalen naar een classificatie gaat, heeft de eerste groep auteurs een geheel andere benadering dan de andere twee (al zijn de eerste twee het wel met elkaar eens over de positie van *Lenzites betulina*). Welti et al. beschrijven een nieuw geslacht, *Leiotrametes* voor drie tropische soorten en erkennen drie andere geslachten (*Trametes*, *Artolenzites* en *Pycnoporus*); Zmitrovich & Malysheva (2013) gaan een stap verder en hebben ook *Cubamyces*, *Sclerodepsis* en *Coriolopsis*. Justo & Hibbett (2014) doen een stap terug, en kijken naar de hele groep – ze vergelijken op kritische wijze de opties voor tien geslachten, vijf geslachten of één geslacht. Hun conclusie is dat het het beste is om maar één geslacht, *Trametes*, te onderscheiden, waarin dan ook soorten als *Pycnoporus cinnabarinus* en *Lenzites betulina* worden ondergebracht. Een soort als *Lenzites warnieri* is niet te plaatsen in een multi-genus oplossing, maar is prima thuis in een ‘groot-*Trametes*’. Dit hele gedachtenproces is goed te volgen in het stuk dat Alfredo Justo (2014) schreef voor de nieuwsbrief van de Noordamerikaanse amateur-mycologische vereniging NAMA. Natuurlijk is het wel jammer dat een geslacht als *Pycnoporus* dat we al op afstand in het veld kunnen determineren, nu teloor gaat. Bij dit alles is het goed om ons te realiseren dat het doodgewone elfenbankje, *Trametes versicolor*, al in 12 verschillende





geslachten is geplaatst, en dat discussies over geslachtsomgrenzingen dus niet van deze tijd alleen zijn.

Tot slot

Het patroon dat nu duidelijk wordt, is dat de meeste nieuwe geslachten worden opgericht omdat onze oude vertrouwde geslachten in de fylogenetische bomen parafyletisch of polyfyletisch zijn. Het aantal nieuwe geslachten is zo groot, doordat bij het herkennen van monofyletische groepen vaak een (te) nauwe blik wordt gebruikt. Er lijken nauwelijks geslachten echt 'nieuw', dat wil zeggen met niet eerder bekende soorten of combinaties van kenmerken.

Wat moeten we nu aan met deze nieuwe geslachten? Is het een onvermijdelijk gevolg van een ouderwetse taxonomische praktijk en moeten we dus blij zijn met deze wetenschappelijke vooruitgang? Of doet zich hier het verschijnsel voor van de computer-mycologie, waar je achter je pc moleculaire gegevens ophaalt, met vrij beschikbare programma's fylogenetische bomen maakt en die vervolgens zonder probleem gepubliceerd krijgt – ook als er geen sprake is van enig voortschrijdend wetenschappelijk inzicht?

Het is beter een stap terug te doen en algemene beginselen te definiëren aan de hand waarvan we per geval tot een oordeel kunnen komen. De ontwikkeling in de taxonomie naar een fylogenetische benadering, waarin we de absolute eis stellen dat elk genus monofyletisch is, en parafyletische en polyfyletische geslachten uit den boze zijn, juichen we van harte toe. Ook zijn we voorstander van het gebruik van moleculaire methoden – maar wel naast het gebruik van morfologische kenmerken. Een moleculaire taxonomie die blind is voor de aan een paddenstoel zichtbare kenmerken heeft waarschijnlijk geen toekomst; paddenstoelentaxonomie begint met het goed kijken naar paddenstoelen, niet achter de computer. De moleculaire methoden moeten daarnaast goed toegepast worden. Om toch, zij het indirect, een oordeel te geven wat naar onze mening goed gebruik is van moleculaire methoden, volgt hier een lijstje waaraan de kwaliteit van die nieuwe geslachten getoetst kan worden:

1. Niet alleen moet het nieuw beschreven geslacht monofyletisch zijn, maar ook moet de restgroep, van waar dat nieuwe geslacht afgesplitst wordt, aan dezelfde eis voldoen. Die eis voorkomt dat nieuwe geslachten worden beschreven zonder dat het hele taxonomische probleem wordt aangepakt. Het moge duidelijk zijn dat veel nieuwe boletengeslachten niet aan deze eis voldoen. Het kan natuurlijk ook anders, zoals in het geval van *Macrolepiota* en *Chlorophyllum*.
2. Nieuwe geslachten moeten gepubliceerd worden met bewijsmateriaal in dezelfde publicatie.
3. De fylogenetische analyse moet gebaseerd zijn op verschillende stukken DNA. De te gebruiken stukken DNA moeten ook geschikt zijn om verwantschappen tussen geslachten te bepalen. Een stuk DNA dat voor barcode-doeleinden geschikt is (de befaamde ITS) is precies om die reden nauwelijks geschikt als gen voor de analyse van verwantschappen tussen geslachten, doordat het op dat hogere niveau te variabel is. Opnieuw blijkt dat verschillende nieuwe geslachten in de boleten en trechterzwammen niet aan deze eis voldoen.
4. De boom moet gebaseerd zijn op een representatieve soortenkeuze over het hele areaal. Opnieuw een voorbeeld hoe het niet moet: een boletenboom, vrijwel volledig gebaseerd op Europese boleten (Gelardi et al., 2013), kan natuurlijk nooit inzicht geven in de verwantschappen tussen groepen boleten, doordat de grootste diversiteit van boleten in de tropen voorkomt.





Figuur 13. *Lenzites betulinus*, Fopelfenbankje. (Foto: Anneke van der Putte)

inzicht verkregen worden in mogelijke alternatieve indelingen.

6. De publicatie met de taxonomische nieuwigheden moet ook inzicht geven in mogelijk alternatieve manieren om de groep in te delen. Vanuit een goede boletenfylogenie volgt nog niet, zoals hierboven aangeven, hoe we boletengeslachten beschrijven. De beste boom van de huidige boleten (Nuhn et al., 2013; Wu et al., 2014) laat verschillende alternatieven toe: één reuzengeslacht *Boletus*, of een indeling in zeven geslachten of een nog fijnere indeling in minstens 59 (en mogelijk veel meer dan honderd) kleine geslachten, elk met niet meer dan een paar soorten. Een goed voorbeeld van het melden van de alternatieven vinden we bij *Trametes*: daar wordt duidelijk welke keuzes we hebben (en niet hebben – in geen van de mogelijke nieuwe indelingen is *Lenzites* te redden). Dan blijkt de uiteindelijke conclusie zo eenvoudig dat ze daardoor vaak over het hoofd wordt gezien!

Alleen wanneer we hoge eisen stellen aan de kwaliteit van ons fylogenetisch onderzoek en de bomen die gepubliceerd worden, is het mogelijk dat er nieuwe geslachtsindelingen komen die in de loop van de tijd ook werkelijk als verbetering worden gezien. Helaas voldoen lang niet alle nieuwe geslachten aan deze eisen.

Literatuur¹

Aanen, D.K. 2012. Lezen en schrijven met bomen. *Coolia* 55: 87-94.

Alvarado, P., G. Moreno, A. Vizzini, G. Consiglio, J.L. Manjón & L. Setti. 2015. *Atractosporocybe*, *Leucocybe* and *Rhizocybe*: three new clitocyboid genera in the Tricholomatoid clade (Agaricales) with notes on *Clitocybe* and *Lepista*. *Mycologia* 107: 123–136.

Bellanger, J.-M., P.-A. Moreau, G. Corriol, A. Bidaud, R. Chalange, Z. Dudova & F. Richard. 2015. Plunging hands in the mushroom jar: a phylogenetic framework for *Lyophyllaceae*

1. We citeren hier alleen de aangehaalde literatuur. Een (volledig) overzicht van nieuwe geslachten, met auteursnaam en publicatie, kan wegens ruimtegebrek niet worden opgenomen, maar zal op de webstek van de NMV worden geplaatst.



- (Agaricales, *Basidiomycota*). *Genetica* 143: 169–194.
- Binder, M. & D.S. Hibbett. 2007 ('2006'). Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia* 98: 971–981.
- Buyck, B., V. Hofstetter, U. Eberhardt, A. Verbeken & F. Kauff. 2008. Walking the thin line between *Russula* and *Lactarius*: the dilemma of *Russula* subsect. *Ochricompactae*. *Fungal Diversity* 28: 15–40.
- Co-David, D., D. Langeveld & M.E. Noordeloos. 2009. Molecular phylogeny and spore evolution of Entolomataceae. *Persoonia* 23: 147–176.
- Gelardi, M., A. Vizzini, E. Ercole, S. Voyron, J.-Z. Sun & X.-Z. Liu. 2013. *Boletus sinopulverulentus*, a new species from Shaanxi Province (central China) and notes on *Boletus* and *Xerocomus*. *Sydowia* 65: 45–57.
- Hofstetter, V., S.A. Redhead, F. Kauff, J.-M. Moncalvo, P.B. Matheny & R. Vilgalys. 2014. Taxonomic revision and examination of ecological transitions of the Lyophyllaceae (Basidiomycota, Agaricales) based on a multigene phylogeny. *Cryptog., Mycol.* 35: 399–425.
- Hopple, J.S., Jr. & R. Vilgalys. 1999. Relationships in the mushroom genus *Coprinus* and dark-spored allies based on sequence data from the nuclear gene coding for Large Ribosomal Subunit RNA: Divergent domains, outgroups, and monophyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13: 1–19.
- Justo A. & D.S. Hibbett. 2011. Phylogenetic classification of *Trametes* (Basidiomycota, Polyporales) based on a five-marker dataset. *Taxon* 16: 1567–1583.
- Justo, A., 2014. Taxonomy of Turkey tails and related polypores. *Mycophile* 54(4):8–10.
- Kluting, K.L., T.J. Baroni & S.E. Bergemann. 2014. Towards a stable classification of genera within the Entolomataceae: a phylogenetic re-evaluation of the *Rhodocybe-Clitopilus* clade. *Mycologia* 106: 1127–1142.
- Knudsen, H. & J. Vesterholt. 2012. *Funga Nordica*. Nordsvamp – Copenhagen.
- Larsson, E. & L. Örstadius. 2008. Fourteen coprophilous species of Psathyrellaceae identified in the Nordic countries using morphology and nuclear rDNA sequence data. *Mycological Research* 112: 1165–1185.
- Lutzoni, F. 1997. Phylogeny of lichen- and non-lichen-forming omphalinoid mushrooms and the utility of testing for combinability among multiple datasets. *Systematic Biology* 46: 373–406.
- 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. Daniel, D.E. Desjardin, B.R. Kropp, L.L. Norvell, A. Parker, E.C. Vellinga, R. Vilgalys & D.S. Hibbett. 2007 ('2006') Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia* 98: 982–995.
- Moreau, P.-A., J. Vila, M.C. Aime, V. Antonín, E. Horak, J.L. Pérez-Butrón, F. Richard, A. Urban, S. Welti & A. Vizzini. 2015. *Cibaomyces* and *Cyptotrama*, two new genera for Europe, and an emendation of *Rhizomarasmus* (Basidiomycota, Physalacriaceae). *Mycological Progress* 14: 4.
- Musumeci, E. & M. Contu. 2014. *Tephroderma* (Agaricomycetidae, tricholomatoid clade), un nuovo genere di basidiomiceti lamellati dalla Francia. *Bollettino della Associazione micologica et ecologica romana* 30: 20–30.
- Nagy, L.G., A. Urban, L. Örstadius, T. Papp, E. Larsson & C. Vágölygyi. 2010. The evolution

- of autodigestion in the mushroom family Psathyrellaceae (Agaricales) inferred from Maximum Likelihood and Bayesian methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 1037–1048.
- Nagy, L.G., C. Vágvolgyi & T. Papp. 2013. Morphological characterization of clades of the Psathyrellaceae (Agaricales) inferred from a multigene phylogeny. *Mycological Progress* 12: 505–517.
- Nuhn, M.E., M. Binder, A.F.S. Taylor, R.E. Halling & D.S. Hibbett. 2013. Phylogenetic overview of the Boletineae. *Fungal Biology* 117: 479–511.
- Örstadius, L., M. Ryberg & E. Larsson. 2015. Molecular phylogenetics and taxonomy in Psathyrellaceae (Agaricales) with focus on psathyrelloid species: introduction of three new genera and 18 new species. *Mycological Progress* 14: 25.
- Padamsee, M., P.B. Matheny, B.T.M. Dentinger & D.J. McLaughlin. 2008. The mushroom family Psathyrellaceae: Evidence for large-scale polyphyly of the genus *Psathyrella*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 415–429.
- Peintner, U., Moncalvo, J.-M. & R. Vilgalys. 2004. Toward a better understanding of the infrageneric relationships in *Cortinarius* (Agaricales, Basidiomycota). *Mycologia* 96: 1042–1058.
- Petersen, R.H. & K.W. Hughes. 2010. The *Xerula/Oudemansiella* complex (Agaricales). *Nova Hedwigia Beiheft* 137: 1–625.
- Qin, J., B. Feng, Z.L. Yang, Y.-C. Li, D. Ratkowski, G. Gates, H. Takahashi, K.-H. Rexer, G.W. Kost & S.C. Karunarathna. 2014a. The taxonomic foundation, species circumscription and continental endemisms of *Singerocybe*; evidence from morphological and molecular data. *Mycologia* 106: 1015–1026.
- Qin, J., Y.-J. Hao, Z.L. Yang & Y.-C. Li. 2014b. *Paraxerula ellipsospora*, a new Asian species of Physalacriaceae. *Mycological Progress* 13: 639–647.
- Redhead, S.A., F. Lutzoni, J.M. Moncalvo & R. Vilgalys. 2002. Phylogeny of agarics; solutions for core omphalinoid genera in the Agaricales (euagarics). *Mycotaxon* 83: 19–57.
- Redhead, S.A., R. Vilgalys, J.-M. Moncalvo, J. Johnson & J.S. Hopple Jr. 2001. *Coprinus* Pers. and the disposition of *Coprinus* species sensu lato. *Taxon* 50: 203–241.
- Sánchez-García, M., P.B. Matheny, G. Palfner & D.J. Lodge. 2014. Deconstructing the Tricholomataceae (Agaricales) and introduction of the new genera *Albomagister*, *Corneriella*, *Pogonoloma* and *Pseudotricholoma*. *Taxon* 63: 993–1007.
- Vizzini, A., E. Ercole & M. Contu. 2012. A contribution to the ITS-LSU phylogeny of the genus *Leucopaxillus* (tricholomatoid clade, Agaricales), with three new genera and notes on *Porpoloma*. *Mycosphere* 3: 79–90.
- Welti, S., P.-A. Moreau, A. Favel, R. Courtecuisse, M. Haon, D. Navarro, S. Taussac & L. Lesage-Meessen. 2012. Molecular phylogeny of *Trametes* and related genera, and description of a new genus *Leiotrametes*. *Fungal Diversity* 55: 47–64.
- Wu, G., B. Feng, J. Xu, X.-T. Zhu, Y.-C. Li, N.-K. Zeng, M.I. Hosen & Z.L. Yang. 2014. Molecular phylogenetic analyses redefine seven major clades and reveal 22 new generic clades in the fungal family Boletaceae. *Fungal Diversity* 69: 93–115.
- Zmitrovich I.V. & V.F. Malysheva. 2013. Towards a phylogeny of *Trametes* alliance (Basidiomycota, Polyporales). *Mykology & Phytopathology* 47: 347–380.