



Neef & nicht: De Pruikzwam (foto: Jeanne Vos) is nauw verwant met de Russula's (foto: Nico Dam), hoewel je dat aan hun vorm te zien niet direct zou zeggen. Dergelijke “onverwachte verwantschappen” komen ter sprake in David Hibbett's bijdrage aan deze jubileum-Coolia.



EVOLUTIE VAN VORM BIJ PADDENSTOELEN

David S. Hibbett

Biology Dept., Clark University, Worcester, MA 01610, USA

dhibbett@clarku.edu

Hibbett, D.S. 2008. The evolution of shape of fungi. *Coolia* 51(4): 169–180.

The Dutch text below is a nearly integral translation of Hibbett (2007)*, to which we refer our foreign readers.

Van de redactie

Toen we David Hibbett benaderden met het verzoek om een bijdrage voor deze jubileum-Coolia over de gevolgen van de moleculaire taxonomie voor de systematiek van de paddenstoelen, bleek dat hij net precies zo'n verhaal geschreven had voor publicatie in *Mycological Research* (Hibbett, 2007)*. Dankzij toestemming van de uitgever, Elsevier, hebben we het nuttige met het aangename kunnen verenigen, en zo volgt hieronder een vrijwel integrale vertaling van dat artikel. De gele kaders verduidelijken hopelijk enkele vaktermen (gemerkt met # in de tekst), we hebben verspreidingsgegevens en illustraties toegevoegd, en aan het eind geven we een referentie naar een introductie moleculaire taxonomie. Alle overige referenties zijn hier weggelaten; geïnteresseerden verwijzen we graag naar de oorspronkelijke publicatie*.

Dit verhaal gaat over wat hier de *Agaricomyceten* genoemd zal worden. Agaricomyceten: een groep paddenstoelvormende schimmels, die ruwweg overeenkomt met de basidiomyceten (steeltjeszwammen) met ongedeelde basidiën; ascomyceten horen er dus niet bij, maar enkele trilzwammen toch weer wel. Het is, kortom, niet zo gemakkelijk om een gemeenschappelijke noemer te vinden voor alle paddenstoelen die bij de Agaricomyceten gerekend worden. Maar die gemeenschappelijke noemer bestaat wel: het is de noemer van verwantschap, de plaats van de soorten in de stamboom van de fungi. De Agaricomyceten vormen een 'natuurlijke groep': de soorten die er deel van uitmaken zijn meer verwant met elkaar dan met paddenstoelen buiten de Agaricomyceten. De Agaricomyceten produceren een diverse reeks van vruchtlichaamvormen, waaronder plaatjeszwammen (de 'typische paddenstoelen'), boleten, cantharellen, stinkzwammen, knotszwammen, polyporen, cyphelloïde vormen, valse truffels, knots- en koraalzwammen, nestzwammen, stuifzwammen en andere, minder makkelijk te beschrijven soorten (zoals bijv. de Grote sponszwam (*Sparassis crispa*)). De reconstructie van de evolutie van al deze verschillende vormen is generaties lang een hoofddoelstelling van de paddenstoelensystematiek geweest.

Dit artikel poogt een beknopt overzicht te geven van ons huidige inzicht in de verwantschappen en de morfologische evolutie binnen de Agaricomyceten, en van de route waarlangs dat inzicht tot stand is gekomen. Het is ongetwijfeld geen compleet verhaal, maar verschaft hopelijk wel een overzicht van de huidige stand van kennis, en een indruk van de vragen die nog openstaan.

* Original paper: D.S. Hibbett (2007): After the gold rush or before the flood? Evolutionary morphology of mushroom-forming fungi (*Agaricomycetes*) in the early 21st century. *Mycological Research* 111: 1001–1018. Copyright 2007 by Elsevier Science & Technology Journals. Reproduced with permission of Elsevier Science & Technology Journals in the format Journal via Copyright Clearance Center.

Het pre-moleculaire tijdperk

In de oorspronkelijke classificatie van 19^e-eeuwse auteurs zoals Elias Fries en Christiaan Hendrik Persoon was de vorm van de vruchtlichamen het centrale organiserende principe. De indeling van Fries, zoals geïnterpreteerd door auteurs uit de 20^e eeuw en voor zover relevant voor de Agaricomyceten, bevat twee klassen die op grond van de aard van het hymenium (inclusief hymenofoor[#]) onderscheiden werden: de Hymenomyceten, voor paddenstoelen waarbij het hymenium gedurende de sporenvorming aan de buitenlucht is blootgesteld, en de Gasteromyceten, die hun sporen intern vormen. De Hymenomyceten werden onderverdeeld in twee ordes: de Agaricales voor alle paddenstoelen met lamellen, en de Aphyllophorales voor de rest. Deze laatste groep werd dan weer verder onderverdeeld in zes families, op basis van de vorm van het hymenium: Polyporaceae voor de gaatjeszwammen, Hydnceae voor de stekelzwammen, enzovoorts. Volgens dit beeld zouden classificatie (lees: verwantschap) en morfologie (lees: uiterlijke vorm) dus innig met elkaar verbonden zijn, en de bijbehorende terminologie ('plaatjeszwammen', 'buiszwammen', enz.) wordt tot op de dag van vandaag gebezigd. Niettemin is de ontwikkeling van de moderne systematiek van de Agaricomyceten een verhaal van de geleidelijke ontkoppeling van classificatie en morfologie, met de introductie van meer fundamentele kenmerken gebaseerd op anatomie, biochemie en, heel recent, moleculaire genetika.

Dat het systeem van Fries kunstmatig was en geen feitelijk beeld van de natuurlijke verwantschappen gaf, was al lang voor de opkomst van de moleculaire systematiek bekend. Al aan het begin van de vorige eeuw gebruikte Patouillard anatomische kenmerken om tot een meer 'natuurlijke' indeling van de paddenstoelen te komen, en in de jaren 1950–1980 werden verschillende veelomvattende maar intuïtieve scenario's voor de evolutie van de grotere paddenstoelen gepubliceerd. Eén van de meest invloedrijke daarvan is de evolutionaire systematiek van de Agaricomyceten volgens de Leidse mycoloog Marinus Anton Donk, die de Aphyllophorales in 23 families onderverdeelde. Vele daarvan (bijv. Thelephoraceae, Hymenochaetaceae) waren gebaseerd op specifieke anatomische kenmerken, en bevatten taxa[#] van sterk uiteenlopende vorm (die in het systeem van Fries dus in verschillende families waren geplaatst). Deze groepen hebben de toets van de moderne moleculaire systematiek ook grotendeels doorstaan. Niettemin omvatte ook Donk's systeem (zoals hij zelf ook erkende) nog verschillende restgroepen waarvan de verwantschappen onduidelijk waren. Van deze groepen (bijv. Clavariaceae en Corticiaceae) is onder de loop van de moleculaire systematiek niet veel overgebleven.

Complementair aan Donk's behandeling van de Aphyllophorales staat Rolf Singer's monumentale werk aan de Agaricales ("The Agaricales in modern taxonomy"; laatste editie uit 1986). Singer beschouwde de boleten, met buisjes in plaats van lamellen, als onderdeel van de Agaricales, in afwijking van het systeem van Fries.

Hymenofoor & hymenium: Het hymenium is het sporenvormende weefsel, en bestaat (bij de Agaricomyceten) voornamelijk uit sporenvormende cellen, de basidiën. De vorm van het hymenium wordt bepaald door de vorm van het weefsel waar het hymenium op zit, de zogenaamde hymenofoor ('hymeniumdrager'): plaatjes, stekels, buisjes, enz. In de rest van dit verhaal worden deze twee samengenomen, en 'hymenium' genoemd.

Taxon (mv. taxa): een eenheid uit de classificatie, zoals een soort, een variëteit, een familie, enz.

Gasteromyceten, de buikzwammen, vormden een probleem apart voor de pre-moleculaire systematiek. Sommige taxa die tot de buikzwammen gerekend werden, zoals de stinkzwammen en de nestzwammetjes, zijn zowel macro- als micromorfologisch dusdanig uniek dat er met enkel morfologische kenmerken onmogelijk verwantschappen met andere Agaricomyceten af te leiden zijn. Sommige andere buikzwammen, daarentegen, vertonen overduidelijk kenmerken die ook bij sommige plaatjeszwammen of boleten voorkomen. Om twee voorbeelden te noemen: Valse truffels uit het geslacht *Zelleromyces* (niet inlands) produceren melksap en hebben amyloïde, geornamenteerde sporen; dat is een sterk bewijs voor verwantschap met *Lactarius*, de melkzwammen. En Vezeltruffels uit het geslacht *Rhizopogon* hebben exact hetzelfde type sporen als veel boleten, wat ook al weer doet vermoeden dat deze twee morfologisch toch sterk verschillende groepen onderling nauw verwant zijn. Lang is ook gediscussieerd over de vraag welke richting de evolutie dan genomen zou hebben. Hebben de plaatjeszwammen en boleten buikzwammen als voorouders gehad, of stammen de buikzwammen juist af van de hymenomyceten? De moleculaire systematiek heeft die discussie in het voordeel van het laatstgenoemde scenario beslecht.



Okergele vezeltruffels (*Rhizopogon luteolus*), nauw verwant met boleten. (Foto: Yvonne Dijkman)

Deze discussie over ‘buikzwammen eerst’ of ‘buikzwammen laatst’ is slechts één van de voorbeelden van debat tussen mycologen die op basis van dezelfde waarneembare kenmerken tot tegengestelde fylogenetische[#] conclusies kwamen. Een tweede voorbeeld betreft de lentinoïde fungi, een groep houtafbrekende plaatjeszwammen uit onder andere de geslachten *Lentinus*, *Panus* en *Pleurotus*. Deze soorten vertonen een aantal anatomische overeenkomsten met sommige Aphyllophorales, waaronder *Polyporus*-soorten, zoals bijvoorbeeld dikwandige skelet- en bindhyfen in het trama (het vlees van de paddenstoel). Dit leidde niet alleen tot discussie over de directe verwantschap tussen deze groepen, maar ook tot de vraag of buisjes nu geëvolueerd zijn uit lamellen of andersom. Dergelijke controverses legden zowel de kracht als de zwakheid van de toenmalige mycologische systematiek bloot. Aan de ene kant vereiste herkenning van het evolutionaire belang van kenmerken van het hyfensysteem nauwkeurige waarneming en een brede kennis van de hele mycologische diversiteit. Aan de andere kant maakte het ontbreken van een objectieve, analytische benadering het vaak onmogelijk om te kiezen tussen conflicterende fylogenieën. Mycologen behoorden helaas niet tot de eersten die cladistische[#] methoden voor de systematiek omarmden, in tegenstelling tot sommige zoölogen en botanici, waardoor de kritische beoordeling van mogelijke homologieën – de onafhankelijke ontwikkeling van gelijkaardige kenmerken – relatief lang achterwege bleef. In afwezigheid van een dergelijk conceptueel kader werden fylogenetische hypothesen door veel mycologen als zuiver theoretisch en zonder praktisch belang gezien.

Samenvattend kan gesteld worden dat de mycologische systematiek zich aan het eind van de 20^e eeuw in een overgangsfase naar een fylogenetisch systeem bevond. Remmende

Fylogenetisch: alles wat met de evolutie van een groep organismen te maken heeft.

Cladistiek: een methode van classificatie die gebaseerd is op verwantschap (in plaats van op, bijvoorbeeld, morfologische overeenkomst).

PCR: Polymerase Chain Reaction (polymerase kettingreactie). Een techniek om kleine hoeveelheden DNA met hoge precisie te vermenigvuldigen, gebaseerd op het mechanisme dat ook bij celdeling in levende wezens werkzaam is.

DNA sequencing: DNA is opgebouwd uit twee in elkaar gedraaide ketens van koolwaterstoffen: de 'dubbele helix'. Iedere keten is opgebouwd uit een 'ruggengraat' van suikers en fosfaatgroepen, waaraan 'uitsteeksels' zitten. Ieder 'uitsteeksel' is een basisch molecuul, en er zijn slechts vier mogelijkheden voor, gecodeerd door de letters A, C, G en T. De volgorde van deze basen in het DNA is de genetische code. Het bepalen van die volgorde wordt 'sequencing' genoemd (een Engelse term, waarvoor we geen goed Nederlands equivalent kennen).

factor hierbij was het gegeven dat veel mycologen fylogenetische hypothesen als niet objectief toetsbaar (en dus als onwetenschappelijk) beschouwden. Daarnaast werd de 'oude' classificatie van Fries weliswaar als grotendeels achterhaald beschouwd, maar deze oefende niettemin, mogelijk vanwege de verlokking van de eenvoud, nog een grote invloed uit op zowel de populaire als de wetenschappelijke literatuur. De ontwikkeling van moleculaire methoden, die algemeen beschikbaar kwamen door technische ontwikkelingen zoals PCR[#] en geautomatiseerde DNA sequencing[#] zou deze overgang echter aanzienlijk versnellen.

Goudkoorts: de eerste moleculaire studies

De anatomische studies uit het pre-moleculaire tijdperk resulteerden in een vloed aan gedetailleerde, expliciete en soms tegenstrijdige fylogenetische hypothesen. Het lag dan ook voor de hand dat de eerste moleculaire studies, eind jaren '80/ begin '90, zich richtten op een aantal groepen waarin morfologisch totaal verschillende soorten toch verwant werden geacht op basis van anatomische kenmerken. Vooral de gasteromyceten waren populair. Een klassiek voorbeeld hiervan is het werk van Tom Bruns en medewerkers, die aantoonde dat *Rhizopogon* inderdaad afstamt van *Suillus*, zoals enkele jaren eerder was voorspeld. In de jaren daarna werd aangetoond dat ook de inktzwammen (*Coprinus* ss. lat.) truffelachtige afstammelingen hebben (de secotioïde[#] genera *Podaxis* en *Montagnea*, die nooit in ons land gevonden zijn), dat de Mozaïektruffel (*Hydnangium*) nauw verwant is aan de Fopzwammen (*Laccaria*), en dat ook de Gele ringboleet (*Suillus grevillei*) een secotioïde verwant heeft (*Gastrosuillus*; niet inlands).

De al eerder genoemde lentinoïde fungi behoorden ook tot de eerste doelwitten van de moleculair systematici. Het bleek dat hierin vier verwantschapsgroepen, zgn. clades[#], onderscheiden kunnen worden. *Lentinus* ss. str. is nauw verwant met *Polyporus arcularius* (Grootporiehoutzwam), *Panus* ss. str. met *Albatrellus* (Schapenbuisjeszwam e.a., (nog) niet inlands), *Neolentinus* (o.a. de Dwarsliggerzwam, in onze Standaardlijst nog als *Lentinus lepideus*) met *Gloeophyllum* (o.a. de Korianderzwam, *G. odoratum*), en de Oesterzwammen

Secotioïd: een tussenvorm tussen bovengrondse groeiwijze, met normaal ontwikkelde lamellen, en ondergrondse groeiwijze, zonder lamellen, of met lamellen die als het ware in elkaar gefrommeld zijn, en zo een labyrint-achtige structuur binnenin vormen.

Clade: Een groep met taxa die onderling meer verwant zijn dan met andere taxa buiten de clade.



Neef & nicht: De Fopzwammen (foto: Mans vd Burg) hebben ook ondergronds levende verwanten in de Moziektruffels (foto: onbekend).

(*Pleurotus*) bleken echt in de Agaricales thuis te horen. Zo kwam de pre-moleculaire voorspelling dat sommige lentinoïde fungi met polyporen verwant zouden zijn dus uit, al waren de details van de moleculaire fylogenie niet voorzien.

Al deze voorbeelden hadden betrekking op relatief kleine clades met een nadruk op individuele, en vanuit evolutionair perspectief recente, morfologische veranderingen. Ze toonden aan dat het noodzakelijk was om het gebruikelijke kader van de grote taxonomische groepen (Agaricales, Aphyllophorales, ...) te herzien, maar konden tegelijk niet het brede overzicht over alle taxonomische groepen verschaffen die voor zo'n revisie nodig was.

De eerste fylogenetische studies waarin taxa uit het hele bereik van de Agaricomyceten meegenomen werden stammen uit het eind van de jaren '90. In eerste instantie betrof dat enkele tientallen tot enkele honderden taxa uit, nog steeds, slechts een beperkt aantal morfologische of ecologische groepen en werd, evenals in de eerder genoemde voorbeelden, uitsluitend van ribosomaal DNA (rDNA) gebruikgemaakt, afkomstig uit ofwel de mitochondriën (mt-rDNA) ofwel de celkern (nucleus; n-rDNA). Hoewel de hiermee verkregen gegevens het in het algemeen niet toelieten om de oudste, het verst in het verleden liggende vertakkingen van de mycologische stamboom op te lossen, resulteerden ze wel in verscheidene goed gedefinieerde terminale clades, die vaak opgebouwd bleken uit soorten met sterk verschillende morfologie. Voorbeelden hiervan zijn de Grijze buisjeszwam (*Bjerkandera adusta*) en de Blauwe korstzwam (*Terana caerulea*) die samen in een clade zitten; de 'Hericiales', die naast de Pruikzwammen (*Hericium*) ook diverse korstzwammen, de Dennenmoorder (*Heterobasidion annosum*) en de Oorlepelzwam (*Auriscalpium vulgare*) bevat; en de sterke aanwijzingen voor een clade waarin een valse truffel (*Gautieria monticola*, niet inlands), de resupinate (= korstvormige) stekelzwam *Kavinia alboviridis* (Koraalspoorstekelzwam), cantharelloïde vormen uit het geslacht *Gomphus* en koraalzwammen uit het geslacht *Ramaria* verenigd zijn. Deze resultaten vormen de eerste aanzet voor een gedetailleerd (hoewel nog fragmentarisch en incompleet) beeld van de veranderingen in vruchtlichaamvormen die zich in de loop van de evolutie hebben voorgedaan.

Eén van de eerste moleculaire studies die op een combinatie van verschillende stukken DNA gebaseerd was (in plaats van op één enkel stuk rDNA) richtte zich op de relatie tussen de 'oude' families Agaricales, Aphyllophorales en Gasteromyceten. Deze analyse vond er sterke aanwijzingen voor dat de typische morfologie van de Agaricales (plaatjeszwammen

Neef & nicht: De pas ook in Nederland gevonden Kroontjeskoraalzwam (foto: Gerrit Keizer) is een naaste verwant van de bekende Dennenmoorder (foto: Maurice vd Molen).



Significante ondersteuning: De reconstructie van een stamboom is bij schimmels gebaseerd op een model voor het verwachte verloop van de evolutie. (Anders dan bij planten of zoogdieren zijn er nauwelijks fossiele resten van schimmels bewaard gebleven om de evolutie op te kunnen reconstrueren.) Aan zo'n model kleven onzekerheden, en die vertalen zich naar onzekerheden in de vertakkingen van de stamboom. Vertakkingen die vrijwel zeker zijn opgetreden worden 'significant ondersteund' genoemd.

en boleten) in de evolutie minstens zes keer ontstaan is, volledig onafhankelijk van elkaar. Buikzwammen zouden minimaal vier keer onafhankelijk 'ontstaan' zijn. Een ander opvallend resultaat was de nauwe verwantschap tussen stinkzwammen (o.a. *Phallus*), aardsterren (o.a. *Geastrum*) en de Kogelwerper (*Sphaerobolus stellatus*), die samen gegroepeerd werden in één clade die zelf weer nauw verwant bleek met een clade met Aphyllophorales, waaronder de Reuzenknotszwam (*Clavariadelphus pistillaris*) en de Rechte koraalzwam (*Ramaria stricta*).

Aan het eind van de 20^e eeuw waren zo'n 25 molecuulair-genetische studies verricht aan grotere of kleinere deelgroepen van de Agaricomyceten. Een synthese op hoofdlijnen van al het beschikbare materiaal leidde tot een 'voorlopig fylogenetisch kader', waarin de Agaricomyceten in acht grote clades werden onderverdeeld. Een taxonomische rang kregen deze clades nog niet (wel een informele naam, zoals "russuloïde clade", "cantharelloïde clade", enz.), vanwege het voorlopige karakter van de classificatie. Sommige van de voorgestelde clades werden statistisch niet significant ondersteund[#], en ook waren er taxa, zoals de Geelbruine plaatjeshoutzwam (*Gloeophyllum sepiarium*), die in geen van de acht clades in te passen waren. Wel bleek overtuigend dat de globale morfologie van de vruchtlichamen, het centrale principe van de klassieke indeling van Fries, onbruikbaar was voor het bepalen van verwantschappen: ieder van de acht grote clades bevatte vertegenwoordigers van gemiddeld bijna zes verschillende vormgroepen (plaatjeszwammen, knotszwammen, korstzwammen, ...), die in het systeem van Fries in allemaal verschillende families of zelfs ordes waren geplaatst.

Recente moleculaire studies – 1: de grote takken van de zwamstamboom

Twee trends voeren de boventoon in de Agaricomycetensystematiek van het begin van de huidige eeuw: een drastische toename van het aantal onderzochte soorten (meestal op basis van rDNA), en een toename in het aantal zgn. multi-locus studies, waarin naar verschillende stukken DNA tegelijk gekeken wordt. In die multi-locus studies wordt rDNA (dat zelf niet bij de productie van eiwitten betrokken is) vaak gecombineerd met genen die wel voor eiwitten coderen, zoals RNA-polymerase en ATP-synthetase. Het gecombineerde resultaat van deze inspanningen is een robuuste, gedetailleerde reconstructie van de grote lijnen van de stamboom van de Agaricomyceten. Deze wordt inmiddels ook gebruikt bij de constructie van de hoofdlijnen van een stamboom voor alle fungi, door een groot samenwerkingsverband van mycologen, het AFTOL consortium (Assembling the Fungal Tree Of Life; zie <http://www.clarku.edu/faculty/dhibbett/aftol/aftol.htm>). In de rest van dit verhaal zijn de namen van de ordes die van de AFTOL classificatie.

Eén van de belangrijke ontwikkelingen van de afgelopen jaren is de ontdekking van verschillende nieuwe clades naast de acht die hierboven al genoemd zijn. Bovendien werden ook de heterobasidiomyceten bij de analyses betrokken, en dat leidde tot een nieuwe orde binnen



Neef & nicht: *Cantharellen* tellen *Waaszwammen* (*Tulasnella*) onder hun naaste familieleden. (foto's: Nico Dam)

de Agaricomyceten, de Sebaciales, waarin korstvormige en koraalvormige taxa zitten naast incrusterende vormen zoals *Sebacina incrustans* (Kruipend waskorstje). De ontdekking van deze nieuwe clades kwam grotendeels voor rekening van het sterk toegenomen aantal bij de analyses betrokken taxa.

Voor het ontrafelen van de dieper gelegen vertakkingen van de zwamstamboom, die de relaties tussen bovengenoemde clades onderling betreffen, is het gebruik van alleen rDNA niet toereikend. Nieuwe inzichten omtrent deze diepere vertakkingen volgen uit het vorig jaar gepubliceerde werk van Brandon Matheny en medewerkers, gebaseerd op een combinatie van drie stukken rDNA en twee eiwit-coderende genen. Op grond van hun analyse concluderen zij dat de Agaricomyceten inderdaad een monofyletische groep[#] zijn, waartoe ook de Sebaciales (zie hierboven) en de Auriculariales (met onder meer het Judasoor, *Hirneola auricula-judae*) behoren, beide met gelatineuze vruchtlichamen die traditioneel tot de heterobasidiomyceten gerekend werden. Andere 'hetero's' die tot de Agaricomyceten gerekend moeten worden zijn de Tulasnellaceae en de Ceratobasidiaceae, die beide tot de directe verwantschap van de Cantharellaceae lijken te behoren. De Dacrymycetales (met onder andere de Oranje druppelzwam (*Dacrymyces stillatus*) en het Geel hoorntje (*Calocera cornea*)) en de Tremellales (waaronder de Gele trilzwam, *Tremella mesenterica*), met eveneens gelatineuze vruchtlichamen, behoren echter niet tot de Agaricomyceten. Zowel de 'homobasidiomyceten' als de 'heterobasidiomyceten' zijn dus geen monofyletische groepen, en die namen zouden eigenlijk dus alleen als beschrijvende termen gebruikt moeten worden, net zoals 'gasteromyceten' en 'hymenomyceten'.

Samenvattend staat er nu een beeld waarin de Agaricomyceten in minstens 14 onafhankelijke clades onderverdeeld kunnen worden. Drie daarvan bestaan uitsluitend uit resupinate vormen (Atheliales, Corticiales, Trechisporales), twee uit uitsluitend heterobasidiomyceten (Auriculariales, Sebaciales), en één bevat zowel homo- als heterobasidiomyceten (Cantharellales). De overige acht clades bevatten uitsluitend homobasidiomyceten en de overgrote meerderheid van de schimmels die opvallende paddenstoelen vormen, maar er zitten ook onopvallende vormen bij. Eén van deze acht is de Gloeophyllales, die het voorheen ongeklasseerde *Gloeophyllum* bevat, samen met enkele agaricoïde genera en enkele resupinate vormen.

Recente moleculaire studies – 2: De fijnvertakte twijgen van de zwamstamboom

Hoewel het aantal brede studies, zoals hierboven beschreven, tot nu toe vrij beperkt is gebleven, zijn er de afgelopen jaren talrijke moleculaire analyses verricht van goed afge-

Monofyletische groep: een clade, d.w.z. een groep waarin alle afstammelingen van een gemeenschappelijke voorouder zitten, niet meer en niet minder.

bakende kleinere groepen. Die laatste hebben sterk bijgedragen aan het ontrafelen van de details in de terminale clades van de stamboom, waardoor het inmiddels mogelijk is om een tamelijk gedetailleerd overzicht te geven van de morfologische variatie binnen de natuurlijke verwantschapsgroepen. In tabel 1 (zie losse bijlage) staat een overzicht van de typen vruchtlichamen die voorkomen in de 14 hoofdgroepen ('ordes') die de AFTOL classificatie in de Agaricomyceten (ca. 9400 soorten, volgens de 9^e Dictionary of Fungi) onderscheidt. Voor dit overzicht zijn de paddenstoelen over zeven basisvormen verdeeld: hoed-en-steel, hoed-zonder-steel, resupinaat, knotsvormig (onvertakt), koraalvormig (vertakt), cyphelloïd (hoedjes zonder steel en lamellen), en gasteroïd (buikzwammen). De vormen met hoed en de resupinate vormen zijn nog onderverdeeld in subgroepen, gebaseerd op de vorm van het hymenium, en in de gasteroïde vormen worden bovengrondse en ondergrondse vormen apart genomen. Dit leidt tot een totaal van 19 verschillende vormgroepen. In dit schema blijken de Agaricales, Polyporales, Russulales en Phallomycetidae de meest vormenrijke clades te zijn, met respectievelijk 15, 13, 12 en 11 verschillende vruchtlichaamsvormen. Het meest uniform zijn de Atheliales en de Corticiales, waarin eigenlijk alleen maar resupinate vormen met een min of meer glad hymenium voorkomen. Een aantal groepen uit Tabel 1, waarin interessante en ten dele verrassende patronen van morfologische evolutie voor bleken te komen, worden hieronder nader toegelicht.

Agaricales

Dit is de grootste clade in de Agaricomyceten, en waarschijnlijk de meest bestudeerde. De Agaricales worden gedomineerd door paddenstoelen met lamellen, maar vrijwel alle andere vormen komen er ook in voor. Hieronder wordt vooral op de gasteroïde, de koraalvormige, de cyphelloïde en de mariene vormen van de Agaricales ingegaan.

Gasteroïde Agaricales – Het buikzwamachtige type vruchtlichaam is in de loop van de evolutie herhaaldelijk ontstaan bij zowel de saprotoof levende als de ectomycorrhizavormende Agaricales. Eind jaren '90 was al aangetoond dat stuifzwammen uit de geslachten *Calvatia*, *Lycoperdon* en *Tulostoma* nauw verwant zijn aan 'typische' Agaricales, waaronder taxa uit de *Lepiota*-groep (Parasolzwammen). Recenter werk heeft laten zien dat ook vele andere stuifzwammen, uit genera zoals *Bovista*, *Mycenastrum* en *Vascellum* (en natuurlijk ook nog andere genera, die niet in ons land voorkomen) ook tot de Agaricales gerekend moeten worden. Ook de Nestzwammetjes (*Cyathus* en *Crucibulum*) delen dit lot: ze blijken nauw verwant met de Korrelhoeden (*Cystoderma*) te zijn.

Ook in de ectomycorrhizavormende Agaricales zijn regelmatig gasteroïde vormen geëvolueerd. In bijv. de Cortinariaceae (Gordijnzwam-familie) zijn verschillende stadia te zien: typische plaatjeszwammen met vergankelijk velum en actief afgeworpen sporen (bijv. Gordijnzwammen (*Cortinarius*) en Vaalhoeden (*Hebeloma*)); nog steeds agaricoïde vormen met stevig, persistent velum; bovengrondse maar secotioïde vormen met een volledig ingekapseld en sterk geplooid hymenium, waarin ook de actieve sporenafwerp verloren is gegaan; en ten slotte ondergrondse, volledig gesloten valse truffels (zoals de Zijdetruffels (*Hymenogaster*)). Niettemin, hoewel deze reeks een geleidelijke evolutionaire overgang suggereert, komt dat in de tot nu toe gereconstrueerde stambomen vrijwel nooit tot uitdrukking. Dat zou natuurlijk ook kunnen betekenen dat de verwachte intermediaire taxa inmiddels uitgestorven of gewoon nog nooit verzameld zijn. Andere ectomycorrhizavormende clades

in de Agaricales waartoe ook buikzwammen behoren, zijn de Amanitaceae en de *Laccaria*-clade, waarin naast de Fopzwammen ook de Mozaïektruffels zitten.

Maar het kan ook anders. *Gastrocybe* is een geslacht van kleine plaatjeszwammen waarvan de hoed bij rijpheid vervloeit. Het is verwant aan de Breeksteeltjes (*Conocybe*), en mogelijk zou het om een secotioïde vorm daarvan gaan. Recent onderzoek doet echter vermoeden dat het verslijmen van de hoed het gevolg van een bacterie-infectie is: *Gastrocybe* is ziek, niet secotioïd!

Koraalvormige Agaricales – Deze vormen komen slechts zelden voor. De Amerikaanse mycoloog E.J.H. Corner veronderstelde dat de koraalachtige vormen de meest primitieve basidiomyceten zouden zijn, maar het recente moleculaire onderzoek toont aan dat het in feite om relatief recente ontwikkelingsvormen gaat. Binnen de Agaricales kunnen minimaal twee groepen van koraalvormige taxa onderscheiden worden (in het Nederlands heten die bijna allemaal ‘Knotszwam’): i) *Typhula* en *Macrotyphula*, met slanke en in principe niet-vertakte knots- of draadvormige vruchtlichamen, die nauw verwant blijken te zijn aan ongesteelde plaatjeszwammen uit de geslachten *Phyllotopsis* en *Pleurocybella*; mogelijk hoort ook *Pterula* hierbij; en ii) *Clavaria* en *Clavulinopsis*, met relatief robuuste, al of niet vertakte vruchtlichamen, die nauw verwant blijken te zijn aan een wasplaatachtige plaatjeszwam uit het geslacht *Camarophyllopsis*. Aangezien er van de koraal- en knotsvormige Agaricomyceten nog maar weinig soorten moleculair onderzocht zijn, is het te verwachten dat hier nog wel nieuwe inzichten op zullen duiken.

Cyphelloïde en mariene Agaricales – Her en der komen in de Agaricales zogenaamde cyphelloïde vormen voor: soorten met kleine, kom- of buisvormige vruchtlichamen zonder lamellen, zoals Zweephaarschijfjes (*Flagelloscypha*, met kleurloze sporen) en het Medusaschijfje (*Pellidiscus pallidus*, met geelbruine sporen). Van deze cyphelloïde vormen werd al langere tijd vermoed dat het om gereduceerde vormen van plaatjeszwammen zou gaan, en die zienswijze is door moleculaire analyses bevestigd. Hoewel er op dit moment nog slechts een heel beperkt aantal cyphelloïde vormen moleculair geanalyseerd is (ongeveer 5% van de geschatte 400–500 wereldwijd voorkomende soorten), lijkt het er nu al sterk op dat de cyphelloïde vruchtlichaamsvorm minimaal tien keer in de evolutie ontstaan is, steeds binnen clades met saprotroof levende soorten.

Merkwaardig als cyphelloïde paddenstoelen al wezen mogen, hun naaste verwanten zijn nog vreemder. Er zijn sterke aanwijzingen voor een clade die zowel de houtbewonende cyphelloïde soorten *Henningsomyces candidus* (Wit gaffelhaarbuisje) en *Merismodes anomala* (Breedsporig hangkommetje) als de in periodiek door zeewater overstroomde mangrovebossen levende soorten *Calathella mangrovei* en *Halocyphina villosa*, als de grotendeels ‘zeewaardige’, op drijfhout groeiende gasteromyceet *Nia vibrissea* bevat. Deze veelvor-

Neef & nicht: De Biefstukzwam blijkt evolutionair dicht bij het Waaiertje te staan. (foto's: Maurice vd Molen)





Neef & nicht: Het Fluweelpootje (foto: Mans vd Burg) blijkt, hoe kan het ook anders, nauw verwant te zijn aan de Donzige korstzwam (foto: Marinus Wassink).

mige groep is op haar beurt dan weer nauw verwant met een clade waar ook het Waaiertje (*Schizophyllum commune*) en de Biefstukzwam (*Fistulina hepatica*) deel van uitmaken. Deze twee laatstgenoemde soorten vormen inderdaad merkwaardige vruchtlichamen: het Waaiertje met overlangs gespleten lamellen, en de Biefstukzwam die onderop z'n hoed een groot aantal individuele buisjes herbergt, die allemaal los van elkaar hangen. Gezien hun verwantschap met cyphelloïde vormen lijkt het mogelijk dat de vruchtlichamen van Waaiertje en Biefstukzwam in feite als clusters van individuele cyphelloïde vruchtlichamen gezien moeten worden.

Zulke veelvormigheid komt ook in andere groepen voor. Er is een oppervlakkig op *Nia vibrissea* gelijkende soort, *Mycaureola dilsae*, een minuscule buikzwam die ook in kustwateren leeft maar daar parasiteert op algen. Die blijkt helemaal niet aan *Nia* verwant te zijn, maar te behoren tot een clade waarin ook het Fluweelpootje (*Flammulina velutipes*), de Knolvoethoningzwam (*Armillaria lutea*) en de Donzige korstzwam (*Cylindrobasidium laeve*) zitten.

Russulales

In de klassieke indeling kwamen op verschillende plaatsen soorten of genera voor met de combinatie van amyloïde sporen en met hyfen en/of cystiden met olie-achtige, in sulfovanilline vaak donker kleurende inhoud. Verwantschap van al dergelijke taxa werd al langere tijd gesuggereerd, en deze suggestie is door meerdere recente moleculaire analyses bevestigd. Het gaat dan om buisjeszwammen (o.a. de Dennenmoorder, *Heterobasidion annosum*), stekelzwammen (o.a. de Oorlepelzwam en de Pruikzwammen), plaatjeszwammen (waaronder natuurlijk *Russula* en *Lactarius*, maar ook de Bruine anijszwam (*Lentinellus cochleatus*)), koraalzwammen (de recent ook in Nederland gevonden Kroontjesknotszwam (*Artomyces pyxidatus*)) en korstzwammen (o.a. de genera *Stereum* en *Peniophora*). Bovendien ziet het er naar uit dat *Russula* en *Lactarius* zelf ontstaan zijn uit de qua vorm veel simpeler Oliecelkorstzwammen (*Gloeocystidiellum*). Morfologische tussenvormen zijn helaas niet bekend. Wel zijn er uit de *Russula*-familie enkele pleurotoïde taxa bekend, maar dat zijn hoogstwaarschijnlijk uit gesteelde plaatjeszwammen afgeleide vormen, evenals de secotioïde vormen uit die familie.

Phallomycetidae

Eén van de morfologisch meest gevarieerde clades in de Agaricomyceten is ongetwijfeld wat nu de Phallomycetidae genoemd wordt. Hierin zitten onder andere de stinkzwammen en verwanten, maar ook valse truffels, aardsterren en meer cantharelachtige vormen uit bijv. het geslacht *Gomphus*. Niet alleen de vorm maar ook de leefwijze van de soorten uit deze clade vertoont veel variatie. Overgangen van bovengrondse naar ondergrondse vormen (valse

truffels) lijken meerdere malen in de evolutie van de Phallomycetidae te zijn voorgekomen, evenals wisselingen tussen saprotrofe en mycorrhizavormende leefwijze. De bovengrondse stinkzwammen zelf (Phallales, waaronder bijv. de Grote stinkzwam (*Phallus impudicus*) en de Inktviszwam (*Clathrus archeri*)) vinden hun plaats temidden van verschillende ondergronds levende valse truffels. In feite vormen ze het enige goed onderbouwde voorbeeld van de evolutie van bovengrondse vruchtlichamen uit volledig ondergronds levende voorouders. Die ontwikkeling heeft bovendien tot enkele van de meest bizarre vormen van paddenstoelen geleid. Vaak ster- of kooivormig, met fel rode of gele pigmenten en met een sterk geurende verslijmde sporenmassa (gleba), een diversificatie die blijkbaar gedreven is door selectie op sporenverspreiding door insecten. Hier worden de echte ‘bloemen’ onder de paddenstoelen gevonden.

De meeste ondergronds levende Phallomycetidae vormen ectomycorrhiza, evenals de ondergrondse Agaricales, Boletales en Russulales. Dit wekt de suggestie dat de ectomycorrhizavormende leefwijze de ontwikkeling van truffelachtige vruchtlichamen in de hand werkt. Of dit inderdaad een trend is of alleen maar een samenloop van omstandigheden staat nog ter discussie. Feit is wel dat er in de Phallomycetidae ook truffelachtige vormen voorkomen die vrijwel zeker saprotroof leven.



Traliestinkzwammen (Clathrus ruber), bloemen onder de paddenstoelen. (foto: Henk Huijser)

Conclusie en vooruitzichten

Fylogenetische analyse van DNA-sequenties heeft tot nu toe 14 hoofdtakken (‘ordes’) in de stamboom van de Agaricomyceten aan het licht gebracht. De relaties tussen deze groepen worden langzaam duidelijk, vooral vanwege multi-locus studies waarin meerdere stukken DNA gelijktijdig geanalyseerd worden. Dankzij verschillende recente studies waarbij vooral veel taxa uit geselecteerde, morfologisch of ecologisch gedefinieerde groepen werden betrokken, is ook met het invullen van de fijnere en recentere vertakkingen van de zwamstamboom een goed begin gemaakt. Hoewel dit alles inmiddels tot een tamelijk gedetailleerd beeld van de verdeling van de vruchtlichaamsvormen over de stamboom van de Agaricomyceten heeft geleid (Tabel 1, losse bijlage), is dat beeld nog steeds gebaseerd op slechts een fractie van het aantal bekende soorten. De grootste op papier gepubliceerde stamboom van Agaricomyceten omvat ‘slechts’ 877 taxa. De grootste op het web te vinden boom omvat er ongeveer 1900, maar ook dat is slechts ongeveer 10% van het aantal taxa in de groep als geheel.

Hoewel uitbreiding van het aantal soorten in de DNA-databanken en de reconstructie van een min of meer volledige Agaricomycetenstamboom de komende jaren dus top-prioriteit

zou moeten hebben, levert het invullen van de fijnste vertakkingen van de stamboom op zichzelf geen nieuwe inzichten ten aanzien van het verloop van de morfologische evolutie op. In de afzienbare toekomst zou de grootste vooruitgang in dit aspect wel eens een resultaat kunnen worden van onderzoek naar de genetische basis van morfologische veranderingen ('evolutionaire ontwikkelingsbiologie'), en van vergelijkende fylogenetische analyses, die het mogelijk moeten maken om hypothesen over het verloop van de evolutie statistisch te toetsen aan de hand van beschikbare, op DNA gebaseerde stambomen.

De schaarste aan onderzoek naar de genetische basis van morfologische variatie bij Agaricomyceten is eigenlijk wel wat verrassend, gegeven het feit dat de ontwikkeling van vruchtlichamen al lange tijd als een bron van belangrijke taxonomische kenmerken wordt gezien. Nu er voor verschillende groepen fungi robuuste, op DNA gebaseerde stambomen bekend zijn, zouden de rollen omgedraaid kunnen worden: de taxonomie zou gebruikt kunnen worden om de evolutie van de morfologie te begrijpen. Van deze aanpak zijn nog niet veel voorbeelden. Eén van de eerste publicaties hieromtrent betrof de ontwikkeling van plaatjeszwammen in het geslacht *Lentinus* uit polyporoïde voorouders, een richting van de evolutie die met behulp van DNA-sequenties aangetoond was. De transformatie van een buisjesvormig naar een lamelvormig hymenium werd verklaard uit een sterke vertraging van de ontwikkeling van tangentiële elementen in het hymenium gedurende de ontwikkeling van de vruchtlichamen, waardoor effectief alleen de radiële elementen (de lamellen) overbleven.

Soorten waarvan de vruchtlichamen qua vorm een grote plasticiteit kunnen vertonen als functie van de condities waaronder ze opgroeien, kunnen ook een bron van nieuwe inzichten in de ontwikkeling van morfologie zijn. Van de Dwarsliggerzwam, bijvoorbeeld, is bekend dat hij gewei-achtige steriele structuren vormt als hij in het donker opgroeit, bijvoorbeeld op stutbalken in mijngangen. Dergelijke vormen zouden afgedaan kunnen worden als afwijkingen, zonder verdere evolutionaire betekenis. Er zijn echter andere taaipaten waarvan de primordia morfologisch sterk op zulke 'afwijkingen' gelijken, en het is niet zomaar uit te sluiten dat in beide gevallen hetzelfde genetische mechanisme werkzaam is. Een ander voorbeeld is dat van de Bruine anijszwam, uit de Russulales. Hiervan is tientallen jaren geleden al aangetoond dat hij koraalachtige vruchtlichamen produceert als hij bij lage temperaturen fructificeert. Ook dit zou als een betekenisloze afwijking beschouwd kunnen worden, ware het niet dat uit (onder andere) DNA-analyse is gebleken dat de Bruine anijszwam nauw verwant is aan de Kroontjesknotszwam. De koraalvorm van de Bruine anijszwam lijkt sterk op de typische vorm van de Kroontjesknotszwam, en dat suggereert dat het mechanisme dat alleen bij lage temperatuur actief wordt bij *L. cochleatus* ook betrokken is bij de bij 'normale' temperatuur fructificerende *A. pyxidatus*, en mogelijk bij de transformatie tussen vormen met lamellen en koraalachtige vormen binnen de Russulales als geheel.

De afgelopen 15 jaar heeft met recht een soort 'goudkoorts' laten zien, volgend op de ontwikkeling van efficiënte methoden voor moleculaire systematiek. De hierboven geschetste uitdagingen bergen de belofte in zich om de komende 15 jaar weer minstens zo interessant te maken.

[Vertaling: Nico Dam]

Achtergrond

Kuyper, Th.W. 2002. Morfologie, microscoop, moleculen: wat gebeurt er met de taxonomie van de Agaricales. *Coolia* 45: 121–132.