



HET SOORTBEGRIIP IN DE MYCOLOGIE

Thomas W. Kuyper

vakgroep Bodemkwaliteit, Wageningen Universiteit, Postbus 47, 6700 AA Wageningen

thom.kuyper@wur.nl

Kuyper, T.W. 2017. The species concept in mycology. *Coolia* 60(2): 68–76.

This paper deals with the species concept in mycology. It also emphasises the difference between species concepts (the definition or circumscription what a species as basal unit of biodiversity is) and species criteria (the way we can recognise these species in a practical way). Many different species concepts are available in the literature. In this paper I review four different species concepts (taxonomical, biological, ecological, and phylogenetic species concepts) and link those to morphological species recognition criteria. I illustrate the different concepts with examples of the genus *Hebeloma*, notably the species known as poison pies (the *H. crustuliniforme* complex). I conclude that the biological species concept and the phylogenetic species concept in this group are very comparable; and that the translation of these different concepts into a taxonomy with practical identification keys constitutes the main challenge for students of this difficult group.

Wat is een soort? Die vraag is een van de meest gestelde vragen in de biologie. Daarbij gaat het niet om de vraag *hoe* wij een bepaalde soort, bijv. *Hebeloma radicosum* (Wortelende vaalhoed) herkennen. De vraag die ik in dit artikel wil bespreken is een andere: wat maakt dat we zowel van *Hebeloma radicosum* als van *Fistulina hepatica* (Biefstukzwam) zeggen dat beide een *soort* zijn? We kunnen de vraag algemener stellen: wat hebben een visarend, een zwanenbloem en deze wortelende vaalhoed gemeenschappelijk zodat op elk het begrip ‘soort’ van toepassing is?

Wanneer we ons die vraag stellen is het goed te bedenken wat voor soort antwoord we verwachten, en wie die vraag kan beantwoorden. Is dit een vraag voor een bioloog, die de variatie in levensvormen in patronen (soorten, geslachten) probeert onder te brengen? Of is het een vraag voor een filosoof, die zich afvraagt uit wat voor soort eenheden onze wereld is opgebouwd? In dat laatste geval kan de vraag bijvoorbeeld zijn of soorten en chemische elementen (zoals zuurstof of ijzer) een vergelijkbaar soort bouwstenen zijn of niet. (Linnaeus, de vader van de nomenclatuur en taxonomie, classificeerde zowel soorten als mineralen.) Als we naar de geschiedenis van discussies over het soortbegrip in de biologie kijken, is duidelijk dat zowel filosofen als biologen daarin een grote rol hebben gespeeld. Dat is ook niet verwonderlijk. De oorspronkelijke begrippen, waarvan de huidige termen ‘geslacht’ (genus) en ‘soort’ (species) zijn afgeleid, zijn al meer dan twee en een half duizend jaar onderwerp van filosofische discussies. En ook in deze alinea kwam het begrip soort twee keer in die meer filosofische benadering (‘soort antwoord’, ‘soort eenheden’) voor.

Het soortbegrip is zeer vaak onderwerp van discussie geweest, veel vaker in elk geval dan het begrip ‘geslacht’ (genus). Natuurlijk, over dat laatste is ook discussie en recent hebben we beschreven hoe nieuwe methoden en technieken onze opvattingen over geslachten bij de plaatjeszwammen en boleten in een aantal gevallen op hun kop hebben gezet (Kuyper & Vellinga, 2015). Maar er zijn opmerkelijke verschillen tussen beide discussies. Zo kunnen we spreken over het uitsterven van soorten of over soortvorming, terwijl beide begrippen niet eenvoudig toepasbaar lijken op geslachten. Vorming van nieuwe geslachten? Hoe zou





een bioloog dat moeten onderzoeken? We kunnen kijken naar de manier waarop mycologen geslachten omgrenzen, maar een studie van de taxonomische praktijk kan beter door een beoefenaar van de sociale wetenschappen worden uitgevoerd dan door een bioloog. Ook maken we Rode Lijsten van bedreigde en zeldzame soorten, maar geen Rode Lijsten van bedreigde en zeldzame geslachten. Het lijkt er op dat soorten en geslachten tot verschillende (filosofische en biologische) categorieën behoren; gemakshalve, zonder nadere analyse, kunnen we zeggen dat soorten het basiselement van de biodiversiteit zijn, die bestaan onafhankelijk van de mens, terwijl geslachten eerder menselijke constructies zijn.

Het is ondoenlijk om het debat over het soortbegrip in het bestek van een artikel voor Coolia samen te vatten. In mijn boekenkast staan zeker een stuk of tien boeken die aan de analyse van het soortbegrip gewijd zijn. Ik wil in dit artikel laten zien hoeveel diversiteit er aan soortconcepten bestaat, hoe die diversiteit zich vertaalt in de dagelijkse praktijk van een taxonoom, en hoe die vertaling uiteindelijk haar weerslag vindt in determinatiesleutels, flora's en monografische bewerkingen. Daarbij moet onderscheid gemaakt worden tussen *soortconcepten* aan de ene kant en *soortcriteria* aan de andere kant. Simpel gezegd (ik kom hier verderop in dit artikel op terug): soortconcepten beschrijven wat soorten zijn (of doen), soortcriteria hoe gebruikers van taxonomische studies die soorten kunnen herkennen. Het onderscheid tussen soortconcept en soortcriterium wordt lang niet altijd gemaakt; in mijn opstel over soortconcepten in de *Flora agaricina neerlandica* (Kuyper, 1986) ontbreekt dat onderscheid, en bij teruglezen merk ik dat ik nu een ander (en minder zelfverzekerd) opstel zou schrijven.

Soortconcepten

Er bestaat niet zoiets als één soortconcept. In een artikel van Mayden (1997) wordt onderscheid gemaakt tussen maar liefst tweeëntwintig verschillende soortconcepten. Wilkins (2009) meent dat die classificatie nog niet compleet is, en suggereert dat er tenminste zes-entwintig verschillende soortconcepten zijn! Het zal dan geen verbazing wekken dat beide auteurs het er niet over eens zijn welk soortconcept de voorkeur verdient...

De vraag is natuurlijk wat de gemiddelde mycoloog daarmee moet. Leiden verschillende soortconcepten tot verschillende bewerkingen voor flora's of funga's? Waarschijnlijk wel; en ik zal dat illustreren aan de hand van twee recente bewerkingen van een deel van *Hebeloma* (Vaalhoeden), namelijk de bewerking van Aanen en Kuyper (2004) en de recente monografie van Beker et al. (2016; zie ook de recensie van dat boek door Duur Aanen in een vorige Coolia – Aanen, 2016). Ik zal afzien van een oordeel over de verschillende soortconcepten en de vertaling in criteria voor het onderscheiden van soorten in beide publicaties. Ik wil hier alleen mijn bewondering uitdrukken voor het vele werk dat door Beker et al. (2016) aan dit, algemeen als zeer lastig bekend staande geslacht, is besteed.

In dit artikel kan ik natuurlijk niet alle 22 (of 26) soortconcepten bespreken. Ik kies er enkele uit, die van belang zijn in de paddenstoelentaxonomie. Het oudste concept is wat Mayden (1997) het **taxonomisch soortconcept** noemt; Kitcher (1984) noemt dit het cynisch soortconcept. Simpelweg zegt dit concept dat een soort is wat een goede taxonoom een soort noemt. En hoe herkennen we een goede taxonoom? Hij of zij is in staat om de soorten juist af te grenzen... Een verschil van inzicht tussen taxonomen betekent dan dat tenminste een van beiden geen goede taxonoom is. Dit concept, zonder theoretische basis, was zeer lange tijd dominant in de taxonomie. De evolutietheorie van Darwin zou eigenlijk aan dit concept een





eind gemaakt moeten hebben, maar dat is niet gebeurd. Nog steeds komen we voorbeelden van dit soortconcept tegen — bijvoorbeeld in sommige (Franse) studies over gordijnzwammen (*Cortinarius*). En, hoe verrassend dat misschien ook moge lijken, dit concept herleeft door het gebruik van moleculaire methoden, en vooral de nieuwste moleculaire methoden, waar DNA direct uit de bodem verzameld wordt zonder dat enig organisme wordt bestudeerd. Daar wordt een ‘soort’ (of liever een OTU, Operational Taxonomic Unit) gedefinieerd als een verzameling sequenties van één specifiek stukje DNA, de ITS, (de barcode) die voor 97% of meer met elkaar overeenstemmen. Het getal van 97% voor alle schimmelsoorten lijkt een redelijke basis om studies met elkaar te kunnen vergelijken (Blaalid et al., 2013). Maar het idee dat voor alle soorten paddenstoelen één waarde van 97% overeenkomst zou moeten gelden valt veel lastiger vol te houden. Het is alsof aan paddenstoelensoorten altijd de eis gesteld wordt dat ze tenminste 1 µm in sporenlengthe of –breedte van een andere soort moeten verschillen.

Dit taxonomisch soortconcept verschilt van alle andere concepten, doordat het als enige geen onderliggende theoretische basis heeft. Alle andere soortconcepten zijn geworteld in theorieën over wat soorten ‘doen’: met individuen van dezelfde soort kruisen (het biologisch soortconcept), kruising voorkomen met nauwverwante soorten (een alternatief biologisch soortconcept), dezelfde ecologische nis bezetten (ecologisch soortconcept), afstammen van een gemeenschappelijke voorouder die niet gedeeld wordt met individuen van een andere soort (fylogenetisch soortconcept), een gemeenschappelijke evolutionaire geschiedenis hebben (evolutionair soortconcept), enzovoorts. Daarnaast kunnen soorten ook uitsterven. Maar er is één ding dat soorten niet kunnen doen: nieuwe soorten vormen. Alleen delen van een soort kunnen nieuwe soorten vormen. Verderop zullen we zien dat dat simpele feit een probleem is voor sommige (fylogenetische) soortconcepten.

Biologisch soortconcept. Het is al lang geaccepteerd dat individuen van dezelfde soort met elkaar kunnen kruisen en vruchtbare nakomelingen produceren, terwijl individuen van verschillende soorten geen vruchtbare nakomelingen produceren. Voor vogels is dit soortconcept al lang in gebruik. Zangvogels die in verschillende dialecten zingen kunnen nog steeds andere individuen herkennen als mogelijke partners en daarmee vruchtbare nakomelingen krijgen. Zo zingen de tjiftjaffen in Nederland en Duitsland net een beetje anders, maar kunnen ze wel kruisen; terwijl de tjiftjaffen in West-Spanje in een andere taal zingen die door onze tjiftjaffen niet wordt herkend. Daardoor kruisen ze niet, en wordt de Iberische tjiftjaf in vogelgidsen tegenwoordig als aparte soort onderscheiden. Kruisingsproeven zijn ook uit te voeren met paddenstoelen. Die mogelijkheid om kruisingsproeven uit te voeren, als alternatief voor morfologisch onderzoek, werd enthousiast begroet door Kemp (1985): “Als de verschillende leden van een paddenstoelensoort elkaar kunnen herkennen in het duister van een mesthoop, is het dan niet vreemd dat wij mensen niet iets dergelijks zouden kunnen in een veel beter verlichte omgeving?”

In de paddenstoelentaxonomie wordt dit concept ook gebruikt, maar op een veel beperktere manier ingevuld. Mycologen kijken niet naar de productie van (vruchtbare) nakomelingen, maar alleen naar de mogelijkheid dat eenkernige, primaire mycelia kunnen versmelten tot een tweekernig, secundair mycelium, hetgeen de voorwaarde is voor het vormen van vruchtlichamen. Die proeven kunnen alleen in het lab worden uitgevoerd en alleen bij goed te kweken groepen (dus eerder bij saprotrofe schimmels dan bij ectomycorrhizavormende schimmels). Als vervolgens blijkt dat die biologische soorten eigen morfologische kenmer-





ken hebben (zoals bij honingzwammen), dan kan dit biologisch soortconcept ook buiten het lab worden toegepast. Doordat we niet kijken naar de vorming van (vruchtbare) nakomelingen, maar alleen naar de mogelijkheid dat mycelia kunnen mengen, spreken mycologen niet van biologische soorten maar van intercompatibiliteitsgroepen (ICG). Voor de soorten van *Hebeloma* zonder velum is dit concept toegepast door Aanen & Kuyper (1999). Via die kruisingsproeven stelden zij voor Noordwest-Europa minstens 21 ICGs vast. Maar een nadere analyse liet zien dat dit concept niet zonder problemen was. Eén collectie vertoonde gedeeltelijke kruisbaarheid met twee ICGs; in dat geval was het niet ondubbelzinnig mogelijk om te bepalen tot welke ICG die collectie behoort. Die problemen zijn overigens niet uniek voor *Hebeloma*. Ook van andere groepen is dit probleem bekend. Zo zijn twee biologische soorten van het geslacht *Heterobasidion* in Europa beide kruisbaar met een *Heterobasidion* uit Noord-Amerika (Garbelotto et al., 2007). Ook bij *Pleurotus* doet dit probleem zich voor (Petersen & Ridley, 1996). En soms zijn binnen één biologische soort varianten herkenbaar die dusdanig van elkaar in uiterlijke kenmerken verschillen dat mycologen geen moeite hadden en hebben die als verschillende soorten te onderscheiden, zoals bij *Omphalotus olearius* en *O. illudens* (Petersen & Hughes, 1998). Verwonderlijk is het optreden van probleemgevallen niet: biologische soorten ontstaan niet van het ene moment op het andere, maar daaraan gaat vaak een korter of langer traject van langzaam afnemende kruisbaarheid vooraf, terwijl andere kenmerken zich met een andere snelheid kunnen ontwikkelen. Bij *Heterobasidion* en *Pleurotus* doet dit verschijnsel van kruisbaarheid zich voor bij collecties van verschillende continenten, waarvoor het niet erg waarschijnlijk is dat ze in de praktijk ook kruisen. Maar bij het bovengenoemde geval van *Hebeloma alpinum* en *H. eburneum* (de door Beker gebruikte namen voor deze twee ICGs) is daarentegen geen sprake van geografische verschillen en komen beide soorten naast elkaar voor.

Ecologisch soortconcept. Dit concept gaat er van uit dat elke soort haar eigen unieke nis heeft; en dat die nis te bestuderen valt zonder de soort die die ecologische nis bezit al te kennen. Het begint dus niet met soortonderscheid, gevolgd door de conclusie dat soorten een unieke nis bezitten; nee, deze benadering keert de redenering om, en begint met het vaststellen van ecologische nissen om van daar uit soorten te herkennen. Sporen van die redenering zijn in de mycologie niet zeldzaam; denk aan gevallen waarin nieuwe soorten worden beschreven uitsluitend vanwege het feit dat ze met een andere gastheer geassocieerd zijn. In welke mate bezetten verschillende vaalhoeden een verschillende nis? Het lijkt aannemelijker dat nauw-verwante soorten in dit geslacht eenzelfde nis bezetten, dan dat elke soort haar eigen nis bezet. Het ecologisch soortbegrip lijkt dan niet bruikbaar. Zo komen in het Eemshavengebied bij wilg (kruipwilg en schietwilg) vijf (biologische) soorten voor (*H. geminatum*, *H. aanenii*, *H. eburneum*, *H. salicicola* en *H. vaccinum*), waarvan de eerste drie soorten ook nog eens zeer sterk op elkaar lijken. Het is opmerkelijk dat veel soorten van dit *H. crustuliniforme*-complex een voorkeur voor de wilgenfamilie (wilg en populier) tonen. Van de 28 soorten in Beker et al. (2016) zijn er 14 exclusief voor de wilgenfamilie en komen 10 andere soorten regelmatig bij soorten van de wilgenfamilie voor. Het lijkt er eerder op dat kolonisatie van die nieuwe nis juist de voorwaarde vormde voor het ontstaan van nieuwe soorten; en dat die nieuw gevormde soorten hoofdzakelijk dezelfde nis bezetten. Zulke patronen (nauw-verwante soorten met dezelfde ecologie in hetzelfde verspreidingsgebied) roepen vragen op over soortvorming, en de rol die geografische isolatie (bijvoorbeeld door kleine afzonderlijke populaties die gescheiden van elkaar de laatste ijstijden hebben overleefd) en





ecologische differentiatie (gastheerkeuze) spelen bij soortvorming. Duur Aanen heeft in een latere studie een model ontwikkeld dat zowel een verklaring kan vormen voor de explosie van biologische soorten in een groep met beperkte gastheerkeuze, als voor het feit dat in de verwante groep van *H. velutipes* (met soorten die met veel verschillende boomsoorten ectomycorrhiza vormen) zeer weinig soorten voorkomen (Aanen et al., 2004).

Fylogenetisch soortconcept. Dit lijkt tegenwoordig het meest gebruikte soortconcept, vooral vanwege de mogelijkheden die moderne moleculaire methoden bieden. Maar die moleculaire methoden zijn een hulpmiddel – het fylogenetisch soortconcept is daarvan niet afhankelijk en kan ook toegepast worden op basis van uitsluitend morfologische kenmerken. Een fylogenetisch soortconcept definieert een soort als al die nakomelingen van een vooroudersoort die deel zijn van een gemeenschappelijk evolutionair netwerk dat gescheiden is van andere vergelijkbare netwerken. In de praktijk blijkt dat er een aantal verschillende fylogenetische soortconcepten bestaat. Het concept werd populair in de mycologie na het artikel van Taylor en anderen (2000; 2006); hun concept heet GCPSR (“Genealogical Concordance Phylogenetic Species Recognition”). Hun oorspronkelijke definitie geeft aan dat voor het toepassen van dat fylogenetisch soortconcept verschillende stukjes DNA moeten worden onderzocht; en dat geen van die stukjes DNA een indeling mag opleveren die met de indeling op basis van andere stukjes in strijd is. Het laagste taxonomische niveau waarop al die stukjes DNA met elkaar overeenstemmen (of op zijn minst niet in strijd zijn) is het niveau van de fylogenetische soort. Het daaraan ten grondslag liggende idee is dat dit niveau laat zien op welk niveau erfelijk materiaal *feitelijk* wordt uitgewisseld; en niet alleen de *mogelijkheid* bestaat tot uitwisseling van erfelijk materiaal zoals in een biologisch soortconcept.

Lang niet altijd wordt het fylogenetisch soortconcept op die manier gehanteerd. In de praktijk blijkt er ruimte te zijn, naast deze precieze formulering, voor meer reukelijke opvattingen over een fylogenetisch soortconcept. Morozova et al. (2014) publiceerden een studie over een fylogenetisch soortconcept in *Entoloma* subgenus *Leptonia*. In die studie gaat het vooral om de overeenstemming tussen een moleculaire stamboom gebaseerd op één stukje DNA (het barcode-gen) en de klassieke, op morfologie gebaseerde taxonomie. In de studie van Beker et al. (2016) worden in totaal zes verschillende stukjes DNA bekeken, maar wordt het criterium van de overeenstemming tussen die informatie niet heel strikt gehanteerd. Vermoedelijk zou toepassen van het concept van Taylor et al. (2000) bij *Hebeloma* leiden tot een kleiner aantal soorten (en tot een minder goede overeenstemming met het biologische soortconcept). Het is daarom wenselijk om in iets meer detail uit te leggen welke problemen er liggen bij een fylogenetisch soortconcept. Moleculaire methoden geven inzicht in de evolutie van de betreffende stukjes DNA, en de geschiedenis van elk stukje DNA is niet noodzakelijkerwijs dezelfde als die van de organismen. Een eerste probleem doet zich voor indien verschillende stukjes DNA tot verschillende taxonomische conclusies leiden. De voor de hand liggende oplossing lijkt dan om die stukjes te combineren, vanuit de gedachte dat met meer DNA-kenmerken de taxonomie vanzelf beter wordt. Helaas mag dit lang niet altijd: soms zijn de signalen van de verschillende DNA-stukjes echt met elkaar in strijd. Dat probleem doet zich voor bij *Hebeloma crustuliniforme*. Aanen et al. (2001b) toonden aan dat twee stukjes DNA niet met elkaar gecombineerd mochten worden. In zulke gevallen zou een fylogenetische soortconcept tot een wel heel ruim omschreven soort leiden.

Een tweede en meer fundamenteel probleem heeft te maken met soortvorming. Zoals ik al aangaf kunnen soorten geen nieuwe soorten vormen; alleen delen van soorten kunnen





zich afsplitsen en daarmee nieuwe soorten vormen. Maar wat gebeurt er dan met het restant? Blijft dat resterende deel, na afsplitsing van een nieuwe soort, dezelfde soort als voor de afsplitsing? Of ontstaan er door die afsplitsing twee nieuwe soorten, ook als een van die twee soorten eigenlijk niet verschilt van de vooroudersoort voor de afsplitsing? En wat moeten we doen met die zustersoort als die variabel is in een of meer stukjes DNA, terwijl die nieuw ontstane soort geen variatie toont in diezelfde stukjes DNA? Daarop zijn verschillende antwoorden mogelijk. Het probleem laat zich het best illustreren aan de hand van enkele voorbeelden. Christensen en Heilmann-Clausen (2013; zie ook Heilmann-Clausen et al., 2017) erkennen twee soorten naast de Narcisridderzwam, *Tricholoma sulphureum*, namelijk *T. hemisulphureum* en *T. bryogenum*. Beide soorten zijn morfologisch en moleculair goed herkenbaar. Echter, afsplitsing van beide soorten heeft onvermijdelijk tot gevolg dat *T. sulphureum* niet meer aan de eisen voldoet van een fylogenetische soort en in minstens drie ‘soorten’ moet worden gesplitst. Er lijken echter geen morfologische of ecologische kenmerken te zijn, aan de hand waarvan deze drie ‘soorten’ herkend kunnen worden. Hun keuze om deze mogelijke soortenzwerm niet verder op te splitsen lijkt voor veel mycologen een bruikbare benadering. Moleculaire gegevens lijken er bovendien op te wijzen dat deze ‘soorten’ mogelijk onderling kruisbaar zijn (Comandini et al., 2004). Beker et al. (2016) hanteren een alternatieve opvatting. Het gevolg is dat veel van hun soorten moleculair variabel zijn. Dat blijkt het meest duidelijk als we kijken naar ITS, het meest gebruikte stukje DNA voor soortafgrenzing via barcoding. Van de 84 soorten in hun boek, zijn er 30 soorten waarvan tenminste één collectie qua ITS 100% identiek is met een andere soort (en die dus blijkbaar op grond van andere overwegingen toch niet tot die andere soort gerekend wordt). Een voorbeeld van de problemen waartoe die keuze kan leiden zien we bij *H. velutipes*. Bij een van die (biologische) soorten uit dat complex bleek de moleculaire variatie zeer groot. De betreffende kruisingsgroep bevat twee ITS-typen die zelfs samen in een vruchtlichaam kunnen voorkomen (Aanen et al., 2001a). Het ene ITS type is moleculair identiek aan dat van *H. leucosarx*, het andere type is identiek aan dat van *H. subconcolor*.

Soortcriteria

Het zal wellicht opgefallen zijn dat er één concept, namelijk het **morfologisch soortconcept**, nog niet besproken is. Het morfologisch soortconcept definieert een soort als de kleinste groep die constant en permanent verschillend is van een andere groep (soort) en die via morfologische verschillen herkend kan worden. Het probleem met dit concept is dat het uiteindelijk onwerkzaam is, doordat het veronderstelt dat soorten essentiële kenmerken hebben. Onder die definitie is een albino Sterspoorvezelkop (*Inocybe asterospora*) dus eigenlijk een aparte soort. In de praktijk wordt ook niet zozeer een morfologisch soortconcept gehanteerd, maar worden morfologische verschillen gebruikt als criterium om paddenstoelen op naam te brengen. Dat is duidelijk in determinatiesleutels die gebruik maken van morfologische verschillen (en niet met reeksen van basenparen of met resultaten van kruisingsproeven). Maar het feit dat Aanen & Kuyper (2004) en Beker et al. (2016) allebei werken met determinatiesleutels op grond van morfologische kenmerken betekent dus niet dat hier hetzelfde soortconcept wordt gehanteerd.

Wat betekenen verschillende soortconcepten voor de taxonomie van *Hebeloma*, in het bijzonder de soorten rondom *H. crustuliniforme*? Aanen & Kuyper (1999) begonnen met een biologisch soortconcept en onderscheidde (tenminste) 21 kruisingsgroepen (‘biologische soorten’). Vrijwel al die soorten vertoonden ook enig, zij het erg weinig, verschil in





moleculaire kenmerken, in dit geval ITS. De uitdaging voor ons was de vertaling van dit concept naar een praktisch bruikbare taxonomie. In een later artikel (Aanen & Kuyper, 2004) hebben wij de regels uitgelegd hoe we die vertaling tot stand brachten. We begonnen met de biologische soorten en de beste schatting van de fylogenie, op basis van de DNA-kenmerken die we op dat moment ter beschikking hadden. We keken vervolgens naar zustersoorten en vroegen ons af of die taxa wel met behulp van morfologische kenmerken te scheiden waren. Indien dat niet het geval was, combineerden we die in een ruimere omschrijving van de morfologische kenmerken van dat taxon. Vervolgens keken we of de zustersoort van dat gecombineerde taxon te onderscheiden was van dat gecombineerde taxon. Indien dat niet het geval was, werd ook deze biologische soort bij dat taxon gevoegd. Deze regel ging net zo lang door tot we uiteindelijk met vier 'soorten' eindigden die we morfologisch konden onderscheiden. Daarbij waren we ons bewust van een mogelijk sneeuwbaaleffect: elke keer als we een biologische soort aan een taxon toevoegden werd de variabiliteit van dat taxon groter, en werd de kans dus kleiner dat een volgend taxon nog morfologische verschillen liet zien. In dat opzicht is het niet verrassend dat we met weinig soorten eindigden.

Beker et al. (2016) volgden een ander weg. Hun basisconcept is dat van de fylogenetische soort, waarbij veel gewicht aan moleculaire kenmerken werd toegekend, maar waarbij ook morfologische verschillen van betekenis bleven. Zij zochten daarbij naar kenmerken en kenmerkcombinaties die die fylogenetische soorten herkenbaar maakten en accepteerden dat sommige collecties niet ondubbelzinnig op naam gebracht konden worden. Maar met hun procedures lijken ze in staat vrijwel alle biologische soorten van Aanen & Kuyper ook morfologisch (en moleculair) te kunnen onderscheiden.

Die conclusie is verrassend: beide publicaties gebruiken een verschillend soortconcept (biologisch versus fylogenetisch), maar hun basale eenheden ('soorten') zijn dezelfde. Maar de vertaling van de (kleine) morfologische en moleculaire verschillen naar een bruikbare determinatieleutel leidde tot twee zeer verschillende taxonomische bewerkingen. Dat verschil ligt in dit geval niet aan het concept, maar eerder in de mate waarin we in staat zijn om constante verschillen in kenmerkcombinaties te herkennen; en in de mate waarin we accepteren dat sommige (goed-ontwikkelde) collecties desondanks niet te determineren zijn.

Kunnen we dan een criterium bedenken om de bruikbaarheid van beide vertalingen van soortconcepten naar soortcriteria te toetsen? Een mogelijkheid zou kunnen zijn om collecties te verzamelen, en door een groot aantal mensen met beide publicaties op naam te laten brengen. Vervolgens kunnen we kijken naar de moleculaire kenmerken. Het aantal 'fouten' zou dan een maat zijn voor de (on-)bruikbaarheid. Ik ben van mening dat dat geen relevant criterium is; het maakt namelijk de auteurs van een taxonomische bewerking 'verantwoordelijk' voor de fouten van de gebruikers van die bewerking. Het kan heel goed zijn dat mensen onvoldoende nauwkeurig kijken, of hun microscoop niet goed geijkt hebben, of een hekel hebben aan het gebruik van olie-immersie, of geen zin hebben om tien of twintig sporen en cheilocystiden te meten, om een collectie met enig succes te kunnen determineren. Natuurlijk kan het ook zo zijn dat soorten variabelere zijn dan uit determinatieleutels volgt; dat kan evenzeer leiden tot niet-succesvolle determinaties. Bovendien bevoordeelt zo'n vergelijking automatisch de bewerking met het kleinste aantal soorten. Ook het feit dat onderzoek, dat uitsluitend gebaseerd is op ITS (het barcodegen), in een aantal gevallen tot een verkeerde determinatie komt kan niet toegeschreven worden aan de taxonomie van Beker et al. (2016), maar aan de problemen met barcoding. Een kritiek daarop valt evenwel buiten het bestek van dit artikel.





Tot slot: wat is een soort?

Ik begon dit artikel met de vraag wat een visarend, een zwanenbloem en een wortelende vaalhoed gemeenschappelijk hebben, zodat op elk het begrip 'soort' toepasbaar is. De lezer zal het antwoord op die vraag nog niet gevonden hebben. Want de uitspraak dat elk een soort en daarmee de basiseenheid van de biodiversiteit is, geeft niet veel inzicht. En dat brengt ons op het onderliggende probleem: we weten zo weinig van soortvorming bij paddenstoelen. Het lijkt er echter op dat verschillende processen van soortvorming deels kunnen verklaren waardoor een bepaald soortconcept problematisch is. Bij processen van lokale soortvorming (zoals bij *Hebeloma*) waar niet-kruisbaarheid soms vooraf lijkt te gaan aan de ontwikkeling van moleculaire en morfologische verschillen, lijkt een strikt fylogenetisch soortconcept problemen op te leveren. Het is dan ook niet toevallig dat Beker et al. (2016) een ruimere definitie van een fylogenetisch soortconcept hanteren. Bij processen van geografische soortvorming op grote schaal (bijvoorbeeld Europa ten opzichte van Noord-Amerika) kan het vermogen om te kruisen intact gebleven zijn (want de individuen van beide continenten komen vrijwel nooit met elkaar in contact), terwijl er wel evolutie optreedt in andere (met name morfologische) kenmerken. In die gevallen schiet het biologisch soortconcept vrijwel zeker te kort. Kortom: verschillende processen van soortvorming maken verschillende concepten geschikter. Maar als er verschillende processen van soortvorming zijn, kunnen we dan nog wel volhouden dat er in de natuur één basale eenheid van biodiversiteit, dé soort, is (Petersen & Hughes, 1999)?

Dat lijkt een wat pessimistische afsluiting van dit opstel. En, opmerkelijk genoeg, deze suggestie vinden we ook in Beker et al. (2016: 64), waar ze aangeven dat het mogelijk is dat met meer onderzoek, met name aan collecties uit de arctische streken, het idee van soortenherkenning moet worden opgegeven doordat een fylogenetisch soortconcept steeds lastiger valt vol te houden. Maar met de huidige kennis lijkt voor een groot deel van Europa (in elk geval voor Nederland) er sprake van voldoende overeenstemming tussen een biologisch en fylogenetisch soortconcept. Alleen zijn die soorten niet makkelijk op naam te brengen. Dat ligt echter aan ons, want de mens, een soort met niet zo heel goed ontwikkelde zintuigen, kan natuurlijk niet het uiteindelijke oordeel vellen of die soorten echt zijn. Want, als soorten 'echt' bestaan en geen willekeurige menselijke bedenksels zijn, kunnen onze moeilijkheden om ondubbelzinnig alle soorten te herkennen natuurlijk niet als argument tegen welk soortconcept of soortcriterium dan ook beschouwd worden.

Met dank aan Else C. Vellinga, Duur Aanen en Nico Dam voor nuttige suggesties bij een eerdere versie van dit artikel.

Literatuur

- Aanen, D.K. (2016). Boekbespreking van Beker et al., 2016. *Coolia* 60: 37–38.
- Aanen, D.K. & T.W. Kuyper (1999). Intercompatibility tests in the *Hebeloma crustuliniforme* complex in northwestern Europe. *Mycologia* 91: 783–795.
- Aanen, D.K. & T.W. Kuyper (2004). A comparison of the application of a biological and phenetic species concept in the *Hebeloma crustuliniforme* complex within a phylogenetic framework. *Persoonia* 18: 285–316.
- Aanen, D.K., T.W. Kuyper, A.J.M. Debets & R.F. Hoekstra (2004). The evolution of non-reciprocal nuclear exchange in mushrooms as a consequence of genomic conflict. *Proceedings of the Royal Society London, series B, Biological Sciences* 271: 1235–1241.
- Aanen, D.K., T.W. Kuyper & R.F. Hoekstra (2001a). A widely distributed ITS polymorphism within a



- biological species of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma velutipes*. Mycological Research 105: 284–290.
- Aanen, D.K., T.W. Kuyper, T.H.M. Mes & R.F. Hoekstra (2001b). The evolution of reproductive isolation in the ectomycorrhizal *Hebeloma crustuliniforme* aggregate (Basidiomycetes) in northwestern Europe: a phylogenetic approach. Evolution 54: 1192–1206.
- Beker, H.J., U. Eberhardt & J. Vesterholt (2016). *Hebeloma* (Fr.) Kumm. Edizioni Tecnografica, Lomazzo.
- Blaalid, R., S. Kumar, R.H. Nilsson, K. Abarenkov, P.M. Kirk & H. Kausrud (2013). ITS1 versus ITS2 as DNA metabarcodes for fungi. Molecular Ecology Resources 13: 218–224.
- Christensen, M. & J. Heilmann-Clausen (2013). The genus *Tricholoma*. Fungi of Northern Europe, vol. 4. Svampetryk, Denmark.
- Comandini, O., I. Haug, A.C. Rinaldi & T.W. Kuyper (2004). Uniting *Tricholoma sulphureum* and *T. bufonium*. Mycological Research 108: 1162–1171.
- Garbelotto, M., P. Gonthier & G. Nicolotti (2007). Ecological constraints limit the fitness of fungal hybrids in the *Heterobasidion annosum* species complex. Applied and Environmental Microbiology 73: 6106–6111.
- Heilmann-Clausen, J., M. Christensen, T.G. Frøslev & R. Kjølner (2017). Taxonomy of *Tricholoma* in northern Europe based on ITS sequence data and morphological characters. Persoonia 38: 38–57. <http://dx.doi.org/10.3767/003158517X693174>
- Kemp, R.F.O. (1985). Do fungal species really exist: a study of basidiomycete species with special reference to those in *Coprinus* sect. *Lanatuli*. Bull. British Mycological Society 19: 34–39.
- Kitcher, P. (1984). Species. Philosophy of Science 51: 308–333.
- Kuyper, T.W. & E.C. Vellinga (2015). Paddenstoelengeslachten in het moleculair-fylogenetische tijdperk – nieuwe inzichten of nieuwlichterij? Coolia 58: 207–226.
- Kuyper, T.W. (1986). Specific and infraspecific delimitation. In: C. Bas, T.W. Kuyper, M.E. Noordeloos & E.C. Vellinga (eds), Flora Agaricina Neerlandica 1: 30–37. Balkema, Rotterdam.
- Mayden, R.L. (1997). A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: M.F. Claridge, H.A. Dawah & M.R. Wilson (eds), Species: the units of biodiversity. Chapman & Hall, London, p. 381–423.
- Morozova, O.V., M.E. Noordeloos & J. Vila (2014). *Entoloma* subgenus *Leptonia* in boreal-temperate Eurasia: towards a phylogenetic species concept. Persoonia 32: 141–169.
- Petersen, R.H. & K.W. Hughes (1998). Mating systems in *Omphalotus* (Paxillaceae, Agaricales). Plant Systematics and Evolution 211: 217–229.
- Petersen, R.H. & K.W. Hughes (1999). Species and speciation in mushrooms. Development of a species concept poses difficulties. BioScience 49: 440–452.
- Petersen, R.H. & G.S. Ridley (1996). A New Zealand *Pleurotus* with multiple-species sexual compatibility. Mycologia 88: 198–207.
- Taylor, J.W., D.J. Jacobson, S. Kroken, T. Kasuga, D.M. Geiser, D.S. Hibbett & M.C. Fischer (2000). Phylogenetic species recognition and species concepts in Fungi. Fungal Genetics and Biology 31: 21–32.
- Taylor, J.W., E. Turner, J.P. Townsend, J.R. Dettman & D. Jacobson (2006). Eukaryotic microbes, species recognition and the geographic limits of species: examples from the Kingdom Fungi. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 361: 1947–1963.
- Wilkins, J.S. (2009). Species – a history of the idea. University of California Press, Berkeley.