

Nya rön om släktskapen inom *Cortinariaceae* (spindlingar och närstående)

Karl Soop

Summary: New data on affinities within *Cortinariaceae*. In recent times a flurry of papers have reported on molecular-biological studies of taxa in this family. After a review of the concepts and methods involved, the results are summarised for a number of groups (clades) with emphasis on *Cortinarius ss. lato*, and their impact on current taxonomy is assessed. It is recognised that any attempt at this diverse and complex group must include extensive material from the Southern Hemisphere. The practical consequences for European taxonomy are likely to be limited, however.

Inledning

Under det senaste decenniet har forskare världen runt undersökt arvsmassan hos ett stort antal svampar och publicerat resultaten i olika tidskrifter. Ofta har resultaten varit uppseendeväckande, rentav omtumlande för den traditionella uppfattningen om avgränsningen av familjer och släkten, men ibland har de bekräftat vad man länge misstänkt. Man har t ex kunnat bekräfta en långtgående enhetlighet inom *Russulaceae* (kremlor och riskor), liksom också hos *Amanitaceae* (flugsvampar, m m; Moncalvo & al 2000). Ett exempel på motsatsen rapporterades härförleden i dessa spalter (Elfström 2001), då man funnit att släktet *Coprinus* (bläcksvampar) måste delas upp i fyra släkten (Readhead & al. 2001).

Under de senaste åren har man också tagit sig an den stora familjen *Cortinariaceae*, vilket denna artikel ska handla om.

Tillägg: Texten har reviderats efter publiceringen med notiser inom klammer [].

Några termer

Undersökningarna går ut på att man kartlägger följder (**sekvenser**) av baspar i DNA-molekylen hos svampen i fråga. Beroende på syftet med undersökningen, kan man välja sekvenser som är effektiva för att särskilja närstående arter, eller andra som är karakteristiska för en viss grupp av arter. För att uppskatta effektiviteten kan man jämföra med hur många karaktärer — makroskopiska, mikroskopiska och kemiska — som man traditionellt använder för att beskriva en art. Det kanske blir ett tjugotal kännetecken (färg, storlek, klibbighet, sporform, lutreaktion, etc.). Med en bra DNA-sekvens kan man däremot få ut 100-300 distinkta kännetecken, och det är helt klart att resultaten blir i motsvarande grad exaktare.

Läran om organismernas släktskap kallas **fylogeni**. Låt oss ta en grupp av svampar vilka som helst, vi kan ta 1000, 10 eller endast två svampar. Man säger att gruppen är:

- **Monofyletisk** om den innehåller alla ättlingar till sin närmaste gemensamma förfader.
- **Parafyletisk** om den inte innehåller alla ättlingar till sin närmaste gemensamma förfader.
- **Polyfyletisk** om den inte har *en* nära, gemensam förfader.

Låt oss ta ett enkelt exempel: vi bestämmer att gruppen G ska bestå av alla svampar med röd hatt. G blir med största sannolikhet polyfyletisk, eftersom den innehåller arter från vitt skilda släkten, såsom röd flugsvamp, blodspindling och giftkremla. Det är visserligen sant att alla dessa måste ha en gemensam anfader X någonstans i svamparnas dimmiga förhistoria (det rör sig om miljontals år), men det är ytterst osannolikt att X var röd och därmed kunde anses stå nära G. Och om den varit röd, så skulle G bli parafyletisk, eftersom det måste finnas massor av icke-röda ättlingar till X.

Man brukar använda ordet **konvergens** när en viss karaktär uppträder hos vitt skilda grupper, ofta vid olika tillfällen under arternas utveckling. Röd hatt är alltså med all säkerhet en konvergent karaktär hos svampar.

Varje grupp som kan visas vara monofyletisk är potentiellt intressant för **taxonomin**, dvs läran om indelning av organismerna i **taxa** (arter, undersläkten, släkten, etc.). En monofyletisk grupp kan definieras som ett taxon och få ett **namn** (t ex *Multiformes*) och en **rang** (t ex sektion). En större grupp kanske blir definierad som ett släkte eller en familj, medan en mindre kan bli en sektion eller en enstaka art. Det kommer förstås alltid att finnas monofyletiska grupper som inte får plats i taxonomin. Å andra sidan finns det i den traditionella taxonomin många taxa som inte är monofyletiska. Ett exempel, som nämndes i början, är släktet *Coprinus* som det definierades tidigare.

Ett resultat av en molekylärbiologisk undersökning är ofta ett **kladogram**, ett slags utvecklingsträd (fig. 1), som visar de sannolika sambanden mellan grupper (eller klader som de ibland kallas), ungefär som ett släktträd visar en persons släktingar. En större undersökning omfattar typiskt 50-100 individer. Men tekniken kan vara effektiv även på små grupper. I en undersökning härom året (Jacobsson & Soop 2000) studerade vi endast tre svampar. Analysen visade tydligt att två av dem, trots makroskopiska skillnader, hörde till samma art, medan den tredje, trots yttre likheter, hamnade ganska långt därifrån.

Forskarna har också gått åt andra hållet, nämligen studerat gigantiska grupper, som gruppen *Eumycota*, som består av alla svampar. För att *Eumycota* ska bli monofyletisk måste man utesluta *Myxomycetes* (slemsvamparna), och inkludera lite andra grupper. Gruppen *Eukaryota* av alla organismer med cellkärnor (svampar, djur, växter, alger, osv) blir också monofyletisk. I förlängningen kommer man till ett kladogram av gruppen *alla organismer*, dvs livet självt. Resultatet — som utelämnar virus — visas på webbsidorna Tree of Life (fig. 2). Det visar sig att kladen *Metazoa* (djur, inklusive människor) tillsammans med svamparna och några till bildar en monofyletisk grupp, skild från växterna (*Viridiplantae*). Att vi står närmare svamparna än växterna har man väl känt på sig länge¹.

Molekylärbiologisk forskning har gett viktiga resultat när det gäller att åskådliggöra arternas utveckling i form av en taxonomi. I flera fall kommer den senare att kollidera med den traditionella, hos många mykologer inarbetade taxonomin. Många frågar sig om monofyli verkligen ska behöva vara nödvändigt, och om en praktisk taxonomi (såsom en baserad på morfologiska karaktärer), kanske ändå vore mera värdefull som kommunikationsinstrument bland mykologer. Det är möjligt att det kommer att finnas två olika taxonomier sida vid sida, en traditionell och en fylogenetisk, där den senare används främst av forskarna.

***Cortinarius* och dess allierade**

Flera molekylärbiologiska forskargrupper har på sistone tagit sig an att studera spindlingar och närstående taxa, och ett av de livligaste centra för studierna är framlidne Meinhard Mosers institution i Innsbruck. Till forskargänget har knutits bl a Egon Horak (Zürich), känd för sina studier av *Agaricales* (hattsvampar), och då särskilt *Cortinariaceae*, på södra halvklotet. Detta är inte en slump, ty det visar sig vara tämligen meningslöst att bara ta med taxa från våra breddgrader. Faktum är att centrum för utvecklingen av många svampgrupper inom familjen låg i det forntida Gondwana², som var koncentrerat kring Antarktis. För ca 70 miljoner år sedan (krititiden) var Gondwana fyllt av blomstrande skogar av mykorrhizabildande träd, då särskilt anfäder till sydboken (*Nothofagus*). Detta är övertygande bevisat av geologiska studier, fossil, och DNA-analyser (Swenson & al 2001, McLoughlin 2001).

Gondwana sprack därefter upp under de kommande årmiljonerna och delar gled isär, medförande sina träd tillsammans med en uppsjö av spindlings-likasymbionter. Först etablerade sig svamparna i områden som senare kom att bli Nya Zeeland, Tasmanien och Patagonien (Sydamerikas sydspets), sedan spred de sig norrut, för att så småningom nå våra trakter. Detta betyder att den huvudsakliga utvecklingen av föregångarna till våra arter ägde rum i området kring Sydpolen. Det är alltså här man ska söka embryot till alla monofyletiska spindlingsgrupper (jfr Høiland 1983, Horak 1983). Det betyder också att det är här man väntar sig finna den största rikedom och variationen bland de berörda arterna.

Tyvärr är långt ifrån alla sydliga arter inom *Cortinariaceae* hittade, beskrivna och publicerade, även om arbetet har tagit fart de senaste åren (Horak 1987, Horak & Taylor 1981, Soop 1998, 2001, 2003, Bougher &

¹Särskilt efter galamiddagen under den årliga *Cortinarius*-veckan...

²Man ser ibland namnet "Gondwanaland", vilket är en tautologi som bör undvikas ("land" ingår i namnet på sanskrit).

al 1994, m fl). Dem man funnit bildar samtliga mykorrhiza med antingen *Nothofagus* eller *Myrtaceae*-träd (*Eucalyptus* och *Leptospermum*), eventuellt även med *Castanopsis*. Följande grupper kan anses kritiska:

1. *Dermocybe*

Detta taxon med ca 25 arter på norra halvklotet omfattar 20 hittills publicerade arter i Nya Zeeland, 8 i Australien och 18 i Patagonien. Det finns emellertid ett 90-tal upptäckta men ännu opublicerade arter i Tasmanien (en ö söder om australiska fastlandet), och det verkar klart att tyngdpunkten hos *Dermocybe* ligger i området. *Dermocybe* anses vara en mycket gammal grupp inom *Cortinarius*, kanske alla andra spindlingars ursprung (Høiland 1983). Vissa mykologer har betraktat *Dermocybe* som ett eget släkte (t ex Moser 1972, Horak 1987), men DNA-studierna har visat att (1) detta taxon, som det vanligen definieras, är polyfyletiskt, och (2) släktet *Cortinarius* blir parafyletiskt utan *Dermocybe* (Høiland & Holst-Jensen 2000). *Dermocybe* blir (3) däremot monofyletiskt om man utesluter ett antal sydliga arter, bl a dem med klabbig och hygroman hatt (sect. *Icterinula* m fl). De senare hamnar i stället på andra platser i kladogrammen där de visar släktskap med helt andra spindlingar (jfr Keller & al 1987).

Sålunda har *Dermocybes* kännetecken — förmågan att producera vissa primitiva antrakinonpigment — uppträtt inom skilda fylogenetiska grupper under årmiljonernas gång, och är ett fall av konvergens. Särskilt betecknande är fallet *D. olivaceopicta* Amm. & Smith, en nordamerikansk art, som hamnar långt ifrån *Dermocybe* på en tämligen isolerad plats i kladogrammen. En nybeskriven, nyzeeländsk *Dermocybe*, *C. aurantioferreus* Soop, med liknande DNA-sekvenser, verkar stå nära (U. Peintner pers. comm.).

2. *Leprocybe* och *Orellani*

Enstaka arter inom dessa *Cortinarius*-sektioner har förekommit i molekylärbiologiska undersökningar, men grupperna som sådana har hittills inte analyserats. Däremot har de undersökts med en annan teknik, som utvecklats parallellt och visat sig mycket effektiv i vissa fall: pigmentanalys. Man undersöker alltså färgpigmenten i svampen och kartlägger deras inbördes förhållanden och får en "pigmentfylogeni" som antas återspegla arternas (Moser 1985).

Det visar sig att sektionen *Leprocybe* (med t ex vår *C. cotoneus*, olivbrun spindling), förutom antrakinoner, innehåller sekundära pigment av typen xanthoner. De senare har visats uppkomma ur de förra i naturen, varför *Leprocybe* antas vara en senare utveckling än *Dermocybe*. Liknande gäller för *Orellani* (med t ex vår *C. speciosissimus*, toppig giftspindling), även om man här inte kartlagt alla pigmenten (Keller-Dilitz 1984). Man borde alltså vänta sig att dessa grupper har en mer nordlig utveckling än *Dermocybe*, som ju är koncentrerad till Södra Stillahavsområdet. Mycket riktigt, vi har omkring 12 arter i Europa och Nordamerika, medan man hittills bara funnit en art i vardera Australien och Patagonien, samt två i Nya Zeeland.

[Gasparini 2004 anger 8 arter i *Orellani* på världsbasis, och upphöjer samtidigt sektionen till undersläkte.]

3. Gruppen kring *Cortinarius violaceus*

C. violaceus (L.:Fr.) S.F. Gray (violspindling) har för länge sedan blivit utsedd som typart för släktet. Trots att den därför anses representera *Cortinarius* uppvisar den flera speciella karaktärer som avviker från andra spindlingars. Det visar sig emellertid att *C. violaceus* ligger fast förankrad i den fylogenetiska kladen *Cortinarius*.

Övriga arter som delar de speciella karaktärerna hos *C. violaceus* — ett unikt mörkviolett pigment, speciella cystidier, m m — förekommer på södra halvklotet (tre i Nya Zeeland, två i Australien med omnejd plus minst en opublicerad från Tasmanien; Moser 1986, Gasparini 2001), där vi alltså återigen finner ett fylogenetiskt centrum. En av arterna visas i fig. 3, och det är inte lätt att skilja den makroskopiskt från vår violspindling. Ingen av dessa har emellertid blivit föremål för DNA-analys, så man vet inte säkert att de bildar en monofyletisk grupp, även om det verkar synnerligen troligt.

[Peintner et al 2004 har senare bekräftat att *C. atrolazulinus* Mos. — som visas i fig. 3 — är nära släkt med typarten.]

4. *Phlegmacium*

Som i förra gruppen, har arter inom detta undersläkte bara förekommit sporadiskt i molekylärundersökningar. Undersläktet är väl representerat på båda halvkloten, men det råder stor frekvensskillnad på sektionsnivå. I söder dominerar arter med hård, ofta rotad fot och vita eller ljusa färger (främst gruppen *Xiphidipus*; minst 9 arter i Nya Zeeland och 13 i Patagonien). Dessa påminner om våra *C. argutus* (rotspindling) och *C. claricolor* (vitkransad spindling), som antagligen är nära släkt, och bildar av allt att döma en mycket primitiv grupp.

Å andra sidan är sektionen *Fulvi*, med t ex vår *C. odorifer* (anisspindling) och *C. meinhardii* (äggspindling), praktiskt taget frånvarande på södra halvkloten. Förklaringen antas vara den samma som ovan: de innehåller sekundära pigment (typ flavomannin), som representerar en senare utveckling. I själva verket är *Fulvi* så olika de övriga *Phlegmacium*, att det är fråga om detta taxon på sikt inte måste brytas ut ur undersläktet (jfr Moser 1985). Det finns emellertid band till södra halvkloten. Man har t ex funnit samma unika pigment i en nyzeeländsk art, *Dermocybe alienata* Horak, som i vår *C. atrovirens* (svartgrön spindling; Keller & al 1987). Det är också anmärkningsvärt att den förra, trots släktnamnet, genom ett slemmigt velum är starkt klabbigt till hatt och fot (se bild i Jordstjärnan 19(1), 1998), medan den senare är en av de få *Phlegmacium* som har klabbigt velum. Det är troligt att *D. alienata* kommer att ingå i ett framtida monofyletiskt taxon baserat på *Fulvi*.

[Senare forskning (opubl.) har visat att den trots allt inte gör det. *Cortinarius alienatus* (Horak) Garnier (= *D. alienata*) ingår i en klad av *Dermocybe* tillsammans med två eller tre andra sydliga arter med liknande färger. Förekomsten av pigmentet atrovirin är alltså en konvergent karaktär. — Man har också funnit att sektionen *Phlegmacioides* (med *C. varicolor* och *C. balteatus*), liksom *Calochroi*, är (nästan?) helt frånvarande på södra halvkloten.]

5. *Myxacium*

Arterna i detta undersläkte (slemspindlingar) karakteriseras av klabbigt hatt och fot och är väl representerade på båda halvkloten. Undersökningar har visat att det är polyfyletiskt, och passar in lite här och där, tillsammans med andra spindlingar i utvecklingsträdet. Detta är också vad många mykologer antagit sedan länge; man har t ex ibland placerat *Myxacium*-sektionen *Delibuti* (bl a vår gulspindling) tillsammans med sektionen *Anomali* (bl a vår björkspindling; Reumaux & Moënné-Locco 1994), en släktskap som senare bekräftats av flera molekylära undersökningar.

[Som visats av M. Seidl (*Mycologia* 92(6), 2000), blir bara sektionerna *Myxacium* och *Defibulati* kvar i *Myxacium* om undersläktet definieras som monofyletiskt. Sektionerna kan exemplifieras med *C. collinitus* och *C. integerrimus*.]

6. *Telamonia*

Även detta undersläkte verkar väl representerat på båda halvkloten [men se nedan!]. Undersökningar har visat att det (1) är polyfyletiskt; men (2) kan göras monofyletiskt om man tar med och väljer bort några grupper; och i så fall (3) ligger signifikant avskilt från resten av *Cortinarius*. Det senare resultatet, bekräftat av flera oberoende studier, är uppseendeväckande, eftersom det kan innebära att *Telamonia* på sikt måste brytas ut ur *Cortinarius* och bilda ett eget släkte. Det monofyletiska *Telamonia* innefattar de flesta taxa i undersläktet *Sericeocybe*, där framför allt sektionen *Anomali* måste plockas bort (jfr ovan under punkt 5). Märkligt nog måste man också ta bort sektionen *Obtusi* (med vår vanliga *C. obtusus*, jodoformspindling), som de flesta nog betraktar som typiska *Telamonia*. Några arter som tidigare räknades till undersläktet *Leprococybe*, såsom *C. gentilis* (gulbandad spindling), hamnar däremot klart inom *Telamonia*.

[Senare undersökningar har visat att även *C. renidens*, en nordlig art, tillsammans med släktingar i Sydamerika bildar en monofyletisk grupp, som liksom *Obtusi* ligger helt utanför *Telamonia*. Det monofyletiska *Telamonia* s. str. verkar överhuvudtaget inte finnas på södra halvkloten, vilket innebär att undersläktet, med *C. brunneus* och många andra vanliga spindlingar, hör till en relativt sen utveckling av *Cortinarius*.]

7. De sekvestrerade *Cortinarius*-arterna

Med detta menas svampar som liknar vanliga spindlingar men vars lameller är mer eller mindre inneslutna av hatten och tillbakabildade, där de bildar en **gleba** som kan vara kamrad eller ha en mer lamell-liknande struktur. Ibland, men långt ifrån alltid, växer de mer eller mindre underjordiskt. Inga av dessa är funna i Europa. Det finns tre grader av "sekvestrering" (Bougher & Lebel 2001):

- **Emergent** ("utbrytande") **form**, där hatten utvecklas strax ovanför markytan och foten är rudimentär. Lamellerna ser ut som normala lameller, men är instängda av en hudartad slöja under större delen av sitt liv och tenderar att brytas ner. Sådana *Cortinarius* är hittills bara funna i Nordamerika (5 arter) och i Australien (två arter). En av de senare, *C. globuliformis* Bougher, är den enda sekvestrerade spindlingen man känner som hör till *Dermocybe* (Bougher & Malajczuk 1986, Bougher & Trappe 2002).
- **Sekotioid form** med väl utvecklad hatt och fot. Växer helt ovan marken och liknar på pricken en vanlig spindling sedd ovanifrån (fig. 5, samt bild i Jordstjärnan 19(1), 1998). Ett släkte, *Thaxterogaster*, med tyngdpunkt i Patagonien (17 arter), Nya Zeeland (16 arter), och Australien (7 arter). Dessutom finns två arter i Nordamerika.
- **Gastroid form** utan fot. Förutom att vissa *Thaxterogaster* kan sakna fot, har vi släktena *Protoglossum* (11 arter inklusive *Cortinomyces*) och *Quadrispora* (3 arter), så gott som samtliga i Australien (Trappe & al 2000). Dessutom räknas två *Hymenogaster*-arter hit, och måste därför på sikt brytas ut ur sitt släkte.

Molekylärbiologiska undersökningar (Peintner & al 2001) har nu visat att (1) *Thaxterogaster* och *Protoglossum* är polyfyletiska; (2) *Quadrispora* är monofyletiskt; (3) samtliga arter är fast förankrade i *Cortinarius*, och *Cortinarius* skulle bli parafyletiskt utan dem. Släktena är däremot inte på något vis placerade i närheten av varandra i kladogrammen, utan står i stället nära olika andra spindlingsgrupper. Särskilt intressant är att notera konvergensen i fallet *Thaxterogaster*: en reduktion till stängd hatt med tillbakabildade lameller har uppenbarligen inträffat många gånger under arternas utveckling. Detta är också vad man länge misstänkt, då arterna kan påminna om vissa spindlingar inom grupper som *Sericeocybe* eller *Phlegmacium* (Soop 1998a).

Dessutom visar studien att (4) denna konvergens i de flesta fall har inträffat relativt sent i utvecklingsprocessen, och (5) utvecklingen ofta har skett i riktningen vanlig spindling -> sekotioid -> gastroid. *Protoglossum* har alltså utvecklats från en klad av *Thaxterogaster*. Man antar att det här helt enkelt är en anpassning av vanliga *Cortinarius* till olika ekosystem, t ex för att överleva vid torka, eller för effektivare sporspridning när vissa fåglar som gillar att äta glebor dök upp i Gondwana (jfr Bougher & Lebel 2001, sid 461).

8. *Rozites*

Detta släkte är känt främst genom typarten, *R. caperatus* (Fr.) P. Karst. (rimskivling, rynkad tofsskivling), baserad på Fries art *Cortinarius caperatus*. Frånsett en art från Sikkim (Himalaya) och en osäker art (*R. phaleratus* (Fr.) Bon & Ramm 1994), är *R. caperatus* den enda rimskivlingen på norra halvklotet. Däremot finns 18 publicerade arter jämnt fördelade mellan Patagonien, Nya Zeeland och Australien (fig. 4), och många fler återstår att beskriva. Vi finner återigen att tyngdpunkten för en kritisk grupp ligger på södra halvklotet (Bougher & al 1994; Horak & Taylor 1981, Horak 1981). Dessutom finns här flera spindlingar som ligger på gränsen till *Rozites*, t ex *C. australiensis* (Cleland & Cheel) Horak och *C. ursus* Soop.

Rozites har nyligen blivit utsatt för forskarnas intresse, och det har visat sig att släktet (1) är polyfyletiskt; och (2) ligger väl förankrat inom *Cortinarius* (Høiland & Holst-Jensen 2000, Peintner & al 2002). Vissa av arterna, däribland vår egen *R. caperatus*, bildar — som väntat — en grupp nära eller inom undersläktet *Phlegmacium*, medan andra hamnar på andra ställen i utvecklingsträdet, bl a i undersläktet *Telamonia*. Detta är ett mycket intressant resultat, särskilt som Elias Fries nu får upprättelse i den meningen att hans ursprungliga placering av rimskivlingen, inte bara bland spindlingarna utan också inom *Phlegmacium*, slutgiltigt bevisas vara vetenskapligt riktigt. Man måste verkligen beundra Fries känsla för makroskopiska karaktärer hos de organismer han beskrev.

Dessa karaktärer är också i detta fall uppenbarligen konvergenta. Under utvecklingen har det gett vissa spindlingar en konkurrensfördel att utveckla en cortina som inte är spindelvävsaktig utan mera hudartad (membranös); den kunde kanske tjäna som skydd för lamellerna mot insektsangrepp. Den hudartade cortinan bildar en ring på foten, vilket i själva verket utgör enda skillnaden mellan *Rozites* och *Cortinarius*. Om namnet *Rozites* överhuvudtaget kommer att behållas, kommer det att baseras på en mindre klad kring typarten.

9. *Cuphocybe*

Detta lilla släkte, som nästan bara förekommer på södra halvklotet (4 arter i Nya Zeeland, 1 i Nya Caledonien)³, kännetecknas av frånvaron av cortina (Horak 1973, Soop 2002; se även bild i Jordstjärnan 19(1), 1998). Svamparna liknar i övrigt spindlingar inom *Phlegmacium*. Precis som i fallet *Rozites*, har man funnit att *Cuphocybe* är polyfyletiskt och utgör en del av *Cortinarius*. Dessutom visar de en stark morfologisk likhet med spindlingar inom sektionen *Xenosmatae* (Soop 2003), vilken eventuellt på sikt måste omkombineras till *Cuphocybe*, då med en infragenerisk rang (t ex undersläkte).

[Det finns dessutom ett antal sydliga *Myxadium* med starkt slemmig velum och mycket rudimentär eller obefintlig cortina, som närmar sig *Cuphocybe*.]

10. *Rapacea*

Detta monotypiska släkte innehåller den enda arten *R. maria* Horak, hittills enbart funnen i Nya Zeeland och Tasmanien (Horak 1999, se även bild i Jordstjärnan 19(1), 1998 sub *R. amænolens*). Svampen påminner mycket om en spindling inom undersläktet *Sericeocybe*, men sporpulvret är olivgult, och sporererna har en ornamentering som inte normalt återfinns inom *Cortinarius*. Den genetiska analysen har dock visat att arten är en spindling.

11. *Stephanopus*

Arterna i släktet, som hittills bara beskrivits från Patagonien (3 arter; Horak & Moser 1975), liknar en korsning mellan *Cortinarius* och *Stropharia* (kragstivlingar). Tyvärr har det inte gått att få med dem i de senaste undersökningarna (på grund av för dåligt material), men det råder ingen tvekan om att detta taxon väntas ingå i *Cortinarius*.

[Undersökningar av nytt material (opubl.) har bekräftat att typarten, *Stephanopus azureus* Mos. & Horak, är en spindling.]

12. *Leucocortinarius*

I motsats till just nämnda taxa har man bara hittat detta monotypiska släkte på norra halvklotet. Såvitt jag kunnat utröna har den enda arten⁴, *L. bulbiger* (A. & S.:Fr.) Sing. (vitsporig spindling), ännu inte undersökts fylogenetiskt. Det troliga är, som förut, att den kommer att visa sig vara en *Cortinarius*, även om det finns tecken på att släktet kan höra hemma inom *Tricholomataceae*.

[Senare undersökningar (opubl.) har dock bekräftat den senare hypotesen: *Leucocortinarius* har ingenting att göra med *Cortinarius*. — Å andra sidan antyder dessa att ett annat släkte, *Phaeolepiota*, oväntat nog står nära spindlingarna.]

13. Gruppen kring *Descolea*

Descolea är ett släkte inom *Cortinariaceae*, uteslutande funnet i Södra Stillahavs-området (9 arter — av vilka en dock har påvisats i Spanien och på Färöarna [sic!], i båda fallen med importerad *Eucalyptus*). Arterna bildar mykorrhiza med samma partner som de sydliga arterna i grupperna som nämnts ovan, och producerar brunaktiga, vårtiga sporer precis som spindlingar. De skiljer sig främst genom en cellulär hatthudsstruktur, och på förekomsten av en membranös cortina, liknande den hos *Rozites*. Undersökningarna har dock visat att (1) *Descolea* inte har något med *Cortinarius* att göra, utan bildar en helt egen grupp tillsammans med två sekvestrerade släkten, *Setchelliogaster* (sekotioid, två arter) och *Descomyces* (gastroid, två arter), och (2)

³Man har dock nyligen upptäckt en art även i Kina.

⁴Eventuellt hör *Armillaria castulifera* Romagn. 1978 hit, även om det kan verka problematiskt med en förmodad saprofyti i släktet.

denna grupp blir monofyletisk, medan *Descolea* utan de senare blir parafyletisk. Dessutom (3) har inte utvecklingen skett i samma riktning som inom *Cortinarius* (punkt 7 ovan), utan vissa *Descolea* kommer från *Setchelliogaster* i stället för tvärtom.

14. *Hebeloma*, *Naucoria* och sekvestrerade taxa

Dessa båda släkten (fränkskivlingar och alskrälingar) inom *Cortinariaceae* antas bilda mykorrhiza med liknande partner som spindlingarna, men skiljer sig från de senare genom förekomsten av väl differentierade cheilocystidier och ett mera gråbrunt sporpulver. I motsats till de tidigare grupperna är de dåligt representerade på södra halvklotet: Nya Zeeland har bara en handfull *Hebeloma* (varav två är publicerade), och ingen inhemsk *Naucoria* har beskrivits (Segedin & Pennycook 2001). Det finns dock ett nyzeeländskt, monotypiskt släkte, *Tympanella*, som anses vara en sekotioid motsvarighet till *Naucoria* (Horak 1970a). Eventuellt hör även de gastroida släktena *Kjeldsenia* och *Destuntzia* hit (5 arter, främst i Nordamerika; Bougher & Lebel 2001, Colgan & al 1995).

[Släktet *Tympanella* anses numera stå närmare *Stropharia* (Segedin & Pennycook 2001), vilket stöds bl a av dess saprofytiska levnad.]

Många har slagits av likheten mellan åtminstone de större fränkskivlingarna och spindlingar inom *Phlegmacium*. Emellertid har undersökningarna visat, precis som i fallet *Descolea*, att (1) *Hebeloma* står helt utanför *Cortinarius*; men (2) resterande arter av *Hymenogaster* (jfr punkt 7 ovan) står mycket nära *Hebeloma*; samt (3) *Hebeloma*, *Naucoria* och *Hymenogaster* p.p. bildar en egen monofyletisk grupp. En *Naucoria* kan man också stort betraktas som en *Hebeloma* som bildar mykorrhiza med al. Det är dock ännu för tidigt att avgöra namnet *Naucorias* öde. Inget av de övriga sekvestrerade släktena har, såvitt jag vet, blivit undersökt fylogenetiskt.

[Släktet *Hebelomina*, även det en del av *Cortinariaceae* ss Moser, anses numera ingå i *Hebeloma* (Vesterholt 2005).]

Sammanfattning

Molekylärbio-logiska undersökningar parade med pigmentanalys har visat sig mycket effektiva för att skapa enhetlighet inom *Cortinariaceae* och för att utreda släktskap mellan olika taxa. Arbetet har dock bara börjat. Allt tyder på att hela släktet *Cortinarius* blir monofyletiskt om samtliga närstående taxa får ingå (grupperna 1-11 ovan). Samtidigt har man hittills inte funnit någon traditionell art inom *Cortinarius* som bör utgå. Sedan är det en annan sak om man formellt vill döpa om alla de flyttade arterna. För oss i Sverige är det väl bara vår kära (och ätliga!) *Rozites caperatus* som omfattas av processen, men vi har ju, just i detta unika fall, redan det gamla namnet *Cortinarius caperatus* att falla tillbaka på. Dessutom uppstår den intressanta frågan om man ska fortsätta att äta rimskivlingen, nu när den blir en spindling ("rimspindling"). Den rekommenderas ju t o m i nybörjarböcker. Eventuellt kommer vi också på sikt att få se *Telamonia* som eget släkte, samt sektionen *Fulvi* utbruten ur *Phlegmacium*.

Processen har redan börjat. Det finns flera artiklar där omkombinationer till *Cortinarius* föreslås. När det gäller *Dermocybe* finns redan de flesta namngivna inom *Cortinarius*, och resten kombineras snart om. *Thaxterogaster* är redan omkombinerat (Peintner & al 2000), med påföljd att många av artepiteterna måste bytas då de kolliderar med tidigare epitet inom *Cortinarius* (**homonymer**). Detsamma gäller *Rozites*, *Cuphocybe* och *Rapacea*. Däremot finns ännu inget förslag hur dessa taxa eventuellt kan komma att ingå infrageneriskt i ett framtida stor-*Cortinarius*. Det blir en fascinerande fråga för framtiden.

[Flera nyare artiklar, såsom Seidl 2000, Weiß et al 2003, Garnica et al 2003, 2005, Peintner et al 2004, Frøslev et al 2005, ger en inblick i hur en infrataxonomi kan gestalta sig.]

Hebeloma, *Naucoria* och *Descolea*-komplexen står utanför det nya "stor-*Cortinarius*", och det blir också en senare fråga om de ska kvarstå inom familjen *Cortinariaceae*, förutsatt att denna överhuvudtaget kommer att ha någon mening. Familjens övriga släkten (*Inocybe*, *Galerina*, *Gymnopilus*, *Phaeocollybia*) har delvis undersökts kladistiskt, och det verkar klart att åtminstone *Galerina* och *Gymnopilus* hamnar utanför (Rees & al 2002).

Litteratur och referenser

- Bon M. & E. Ramm**, 1994: *Rozites phaleratus* (Fr.) comb. nov. — Doc. Mycol. 13(92): 45-47.
- Bougher N.**, 1997: Three sequestrate basidiomycetes from Western Australia — Mycotaxon 63: 37-48.
- Bougher N., B. Fuhrer, E. Horak**, 1994: Taxonomy and biogeography of Australian *Rozites* species mycorrhizal with *Nothofagus* and *Myrtaceae* — Austr. Syst. Bot. 7: 353-375.
- Bougher N. & T. Lebel**, 2001: Sequestrate (Truffle-like) fungi of Australia and New Zealand — Austr. Syst. Bot. 14: 439-484.
- Bougher N. & N. Malajczuk**, 1985: A new species of *Descolea* (Agaricales) from Western Australia, and aspects of its ectomycorrhizal status — Austr. J. Bot. 33: 619-627.
- Bougher N. & N. Malajczuk**, 1986: An undescribed species of hypogeous *Cortinarius* associated with *Eucalyptus* in Western Australia — Trans. Br. Mycol. 86(2): 301-304.
- Bougher, N. & Syme, K.**, 1998: Fungi of Southern Australia — University of Western Australia Press, Nedlands, Western Australia.
- Bougher N. & J. Trappe**, 2002: *Dermocybe globuliformis*: first record of a hypogeous species for the genus — Austrasian Mycologist 21(1): 439-484.
- Castellano M. & N. Bougher**, 1993: Delimitation of *Hymenogaster* sensu stricto and four new segregate genera — Mycologia 85(2): 273-293.
- Colgan W., M. Castellano, N. Bougher**, 1995: Nats truffle and truffle-like fungi 2: *Kjeldsenia aureispora* gen. et sp. nov., a truffle-like fungus in the *Cortinariaceae* — Mycotaxon 55: 175-178.
- Elfström M.**, 2001: Vad händer med *Coprinus*? — Jordstjärnan. 22(3): 28-30.
- Fogel R.**, 1992: Evolutionary processes in truffles and false-truffles: evidence from distribution of hypogeous fungi in the Great Basin, USA — Micol. e Veg. Mediterr. 7(1): 13-30.
- Gasparini B.**, 2001: A preliminary contribution to the knowledge of *Cortinarius* and allied genera of Southern Tasmania 1 — Australasian Mycologist 20(1): 49-54.
- Horak E.**, 1970: Die Agaricales von Neuseeland — Schw. Z. Pilzk. 3: 30-36.
- Horak E.**, 1970a: Contribution to the knowledge of the *Agaricales* s.l. (Fungi) of New Zealand. — New Zealand J. Bot. 9: 463-493.
- Horak E.**, 1971: Studies on the genus *Descolea* Sing. — Persoonia 6(2): 231-248.
- Horak E.**, 1973: Fungi Agaricini Novazelandiæ — V *Cuphocybe* Heim — Beiheft zur Nova Hedwigia 43: 193-200.
- Horak E.**, 1973a: Fungi Agaricini Novazelandiæ — II *Thaxterogaster* Singer — Beiheft zur Nova Hedwigia 43: 87-113.
- Horak E.**, 1980: New and remarkable Hymenomycetes from tropical forests in Indonesia (Java) and Australasia — Sydowia 33: 57-63.
- Horak E.**, 1981: Notes on taxonomy and biogeography of *Rozites* Karsten — Sydowia 34: 94-108.
- Horak E.**, 1983: Mycogeography in the Sth Pacific region — Agaricales, Boletales — Austr. J. Bot. supplement 10: 1-41.
- Horak E.**, 1987: New species of *Dermocybe* (Agaricales) from New Zealand. — Sydowia 40: 81-112.
- Horak E.**, 1999: New genera of *Agaricales* (*Basidiomycota*) — 1. *Rapacea* gen. nov. — Kew Bulletin 54: 789-794.
- Horak E. & M. Moser**, 1965: Fungi austroamerici XII — Studien zur Gattung *Thaxterogaster* — Nova Hedwigia 10(1/2): 212-249.
- Horak E. & M. Moser**, 1975: *Cortinarius* Fr. unde nahe verwandte Gattungen in Südamerika — Beiheft zur Nova Hedwigia 52, Cramer.
- Horak E. & M. Taylor**, 1981: Fungi Agaricini Novazelandiæ — XI *Rozites* Karsten — New Zealand J. Bot 19: 353-360.
- Høiland K.**, 1983: *Cortinarius*, subgen. *Dermocybe* — Opera Botanica 71, Copenhagen.
- Høiland K. & A. Holst-Jensen**, 2000: *Cortinarius* phylogeny and possible taxonomic implications of ITS rDNA sequences — Mycologia 92(4): 694-710.
- Høiland K. & R. Watling**, 1990: Some *Cortinarius* ssp. (Agaricales) of the Cooloola Sand-Mass, Queensland, Australia — Pl. Syst. Evol. 171: 135-146.

- Jacobsson S. & K. Soop**, 2000: A review of *Cortinarii* with boletoid spores — *Journal des JEC* 2: 40-60.
- Keller G., Horak E., Steglich W. & Moser M.**, 1987: Chemotaxonomic investigations of species of *Dermocybe* (Fr.) Wünsche (Agaricales) from New Zealand, Papua New Guinea, and Argentina — *Sydowia* 40: 168-187.
- Keller-Dilitz H.**, 1984: Chemotaxonomische Pigmentationsuntersuchungen in der Gattung *Cortinarius* Fr. Untergattung *Leproclybe* Mos. — Universität Innsbruck. (opubl.): 1 - 225.
- Liu Y., S.O. Rogers, J.F. Ammirati**, 1997: Phylogenetic relationships in *Dermocybe* and related *Cortinarius* taxa based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers — *Can. J. Bot.* 75: 519-532.
- McLoughlin S.**, 2001: The break-up history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism — *Austr. J. Bot.* 49: 271-300.
- Moncalvo J-M, F. Lutzoni, S. Rehner, J. Johnson, R. Vilgalys**, 2000: Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences — *Syst. Biol.* 49(2): 278-305.
- Moser M.**, 1972: Die Gattung *Dermocybe* (Fr.) Wünsche — *Schweiz. Z. Pilzk.* 50: 153-157.
- Moser M.**, 1985: The relevance of chemical characters for the taxonomy of Agaricales — *Proc. Indian Acad. Sci.* 94(2-3): 381-386.
- Moser M.**, 1986: *Cortinarius* Fr. subgen *Cortinarius* in the SW-Pacific area — *Sydowia* 39: 138-147.
- Peintner U., N. Bougher, M. Castellano, J.M. Moncalvo, M. Moser, J. Trappe, R. Vilgalys**, 2001: Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* — *American J Bot* 88(12).
- Peintner U., M. Moser, R. Vilgalys**, 2001a: *Thaxterogaster* is a synonym of *Cortinarius*: New combinations and new names — *Mycotaxon* 81: 177-184.
- Peintner U., E. Horak, M. Moser, R. Vilgalys**, 2002: Phylogeny of *Rozites*, *Cuphocybe* and *Rapacea* inferred from ITS and LSU rDNA sequences — *Mycologia* 94(4): 620-629.
- Readhead S.A., Vilgalys R., Moncalvo J.M., Johnson J. & Hopple J.S. Jr.**: 2001. *Coprinus* Pers. and the disposition of *Coprinus* species *sensu lato* — *Taxon* 50: 203-241
- Rees B., A. Marchant, G. Zuccarello, M. Heslewood, J. Bartlett**, 2002: A southern hemisphere contribution to the phylogenetic study of the Agarics — *Australasian Mycologist* 21(3): 102-110.
- Reumaux P & P. Moëgne-Loccoz**, 1994: Atlas des Cortinaires (del IV) — Éditions Fédération Mycologique Dauphiné-Savoie.
- Romagnesi H.**, 1978: Quelques espèces méconnues ou nouvelles de Macromycètes — *BSMF* 94(2): 97-100.
- Segedin B. & S. Pennycook**, 2001: A nomenclatural checklist of agarics, boletes, and related secotioid and gasteromycetous fungi recorded from New Zealand — *NZ J. Bot.* 39: 285-348.
- Soop K.**, 1998: Notes et observations sur les champignons cortinarioïdes de Nouvelle-Zélande — *Docum. Mycol.* 112: 13-26.
- Soop K.**, 1998a: *Cortinarius* på undersidan — *Jordstjärnan* 19(1): 25-37.
- Soop K.**, 2000: Images des champignons cortinarioïdes de Nouvelle-Zélande — *Journal des JEC* 2: 63-69.
- Soop K.**, 2001: Contribution à l'étude de la mycoflore cortinarioïde de Nouvelle-Zélande — *Bull. Soc. Mycol. France* 117(2): 91-132.
- Soop K.**, 2002: Cortinarioid fungi of New Zealand, second edition — Éditions Scientrix, Stockholm.
- Soop K.**, 2003: Contribution à l'étude de la mycoflore cortinarioïde de Nouvelle-Zélande, II — *Bull. Soc. Mycol. France (in prep.)*.
- Swenson U., R. Hill, S. McLoughlin**, 2001: Biogeography of *Nothofagus* supports the sequence of Gondwana break-up — *Taxon* 50: 1025-1041.
- Trappe J. & al.**, 2000: New sequestrate ascomycota and basidiomycota covered by the Northwest Forest Plan — *Mycotaxon* 75: 153-79.

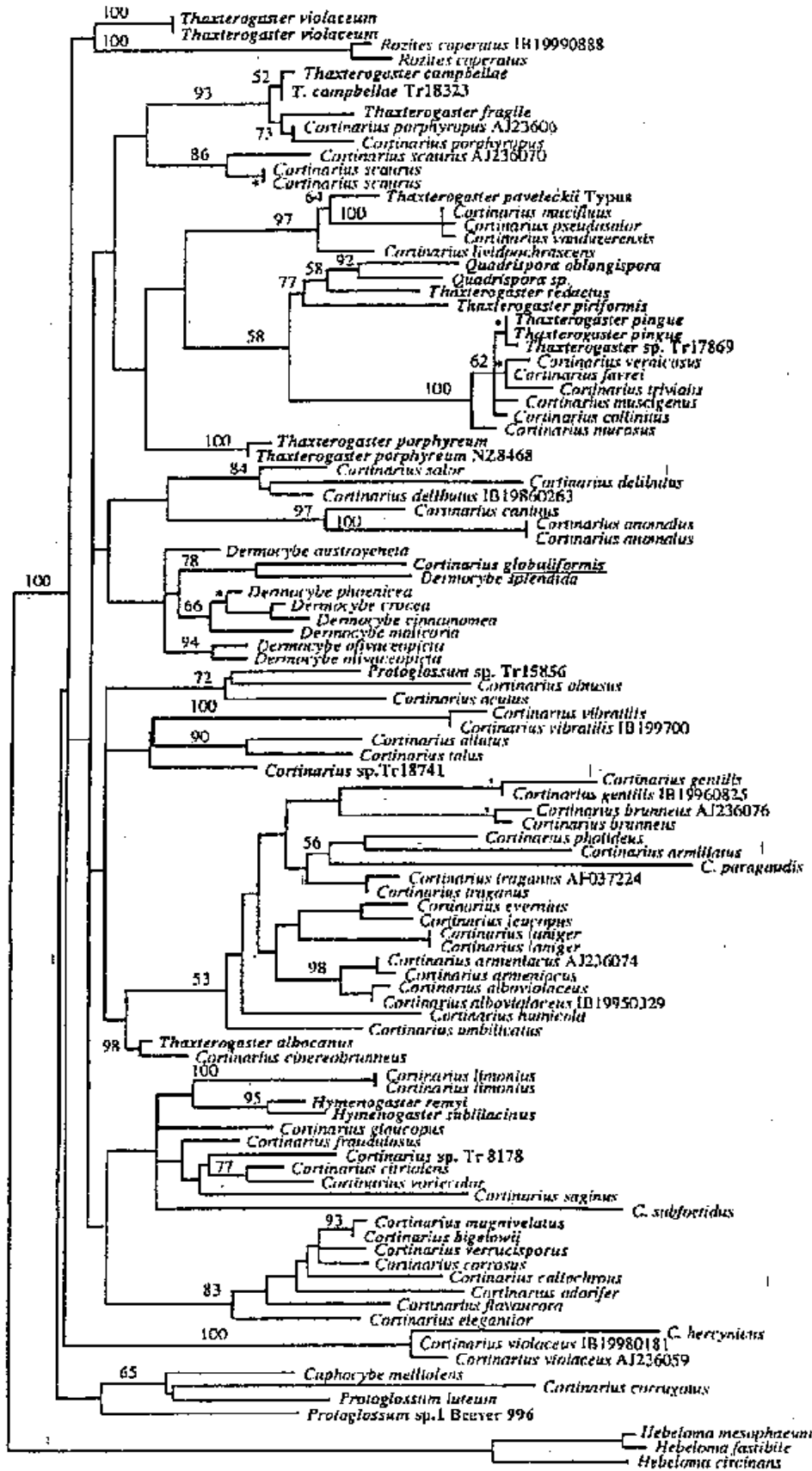


Fig 1. — Ett exempel på kladogram (Peintner & al 2001). Varje förgreningspunkt (*nod*) definierar en monofyletisk grupp vars medlemmar ligger till höger.

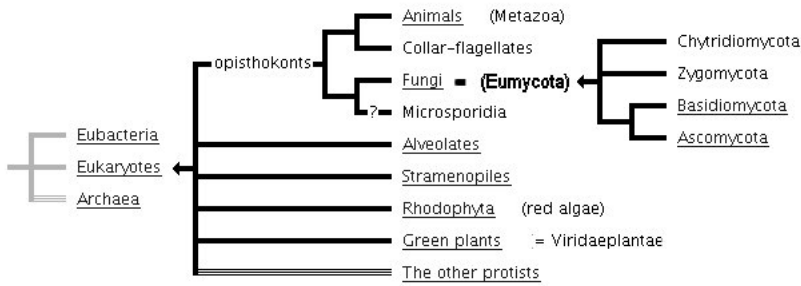


Fig. 2 — Sammanställning av Livets basträd från webbsidan Tree of Life (<http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>). Kladogrammet i fig. 1 kan pluggas in i kladen Basidiomycota, om man infogar en eller två noder av typen Cortinariales.



Fig. 3 — *Cortinarius atrolazulinus* Mos. Denna sydliga spindling är mycket lik vår violspindling (*C. violaceus*), och skiljer, förutom mikroskopiskt, egentligen bara på den cylindriska fotformen.



Fig. 4 — *Rozites meleagris* Horak & Taylor. Denna sydliga rimskivling står mycket nära vår *R. caperatus*, men skiljer sig på de mörkgrå tonerna och blå lamellerna. *R. castanella* Horak — se bild i Jordstjärnan (Soop 1998) — är starkt slemmig och står nära *Myxacium* i en annan grupp.



Fig. 5 — *Thaxterogaster ohauensis* Soop är ett exempel på en sekotioid art, nu omkombinerad till *Cortinarius* (Peintner & al 2001a).