

GENEA KLOTZSCHII, EEN NIEUWE TRUFFEL VOOR NEDERLAND, KRITISCH VERGELEKEN MET G. SPHAERICA EN G. VERRUCOSA

G.A. de Vries, Chopinlaan 1, 3741 HE Baarn

The truffle *Genea klotzschii* B. & Br. is described as new for the mycoflora of the Netherlands. This species is one of the brown to black warty species of the genus. The characters used for the identification of *G. klotzschii*, *G. sphaerica* Tul., and *G. verrucosa* Vitt. are rated at their true value. The specific spore volume appeared to be considerably less variable than other characters. Moderately useful characters are the measures of the spores and the width of the asci. The shape of the fruitbody, the thickness of the peridial layer, the size and shape of the peridial warts and the length and width of the paraphyses are of limited value.

One of the Dutch collections was overgrown with a white mycelium, which appeared to be a basidiomycete. The hyphae of this fungus penetrate the peridial cells of the truffle.

Op 13 augustus 1988 had ik het geluk kort vóór het einde van de toen in Linschoten gehouden NMV-excursie een ruim 1 cm. groot, wit beschimmeld, geploid truffeltje te vinden in de onder een beuk aanwezige humus. Na er een klein stukje van te hebben afgesneden, zag ik onder de witte schimmellaag een zwart-wrattig vruchtlichaam met een centrale holte, die voor een groot deel in beslag werd genomen door dikke, zwartwattige plooien.

Een direct na thuiskomst ingesteld onderzoek toonde aan, dat het hymenium, dat helaas nog geen asci had gevormd, bedekt was met een plectenchym (een weefsel opgebouwd uit dicht tegen elkaar liggende hyfen), dat grensde aan een verscheidene cellagen dik, aan de buitenkant bruin pseudoparenchym (een weefsel opgebouwd uit min of meer isodiametrische cellen). Deze hymeniumbedekking, in de literatuur bekend onder de naam 'epithecium', ontstaat uit doorgegroeiide paraphysen en is karakteristiek voor de Geneaceae Trappe (1979), een familie met twee geslachten, nl. *Genea* Vitt. met kleurloze sporen en *Genabea* Tul. & Tul. met grijsgele tot bruine sporen. In Nederland was van deze familie alleen *Genea hispidula* (Berk.) Tul. bekend (De Vries, 1971).

Het hier verder als 'Lin.' aangeduide truffeltje miste de voor *G. hispidula* karakteristieke lange bruine setae en wijde centrale holte en moest dus wel een voor Nederland nieuwe soort zijn. Daar determinatie ten gevolge van het ontbreken van rijpe asci niet mogelijk was, besloot ik om later nog eens te gaan kijken of er rijpe exemplaren te vinden zouden zijn. Aangezien ik echter op 20 augustus 1988 tijdens de NMV-excursie naar Middachten twee rijpe exemplaren vond, heb ik de vindplaats in Linschoten dat jaar niet meer bezocht. Toen ik er in september 1989 terugkwam, was er geen *Genea* te bekennen.

De truffels van Middachten (hieronder als 'Mid.' aangeduid) bevonden zich in de humus onder een Hazelaar en een oude Eik, aan de rand van een bospad waar ook veel *Inocybe pyriodora* voorkwam. Aangezien de sporen, zoals later bleek, kleurloos waren, behoorden deze truffels tot het geslacht *Genea*, waarvan volgens Trappe (1979) ± 24 soorten bekend zijn, voorkomend in Europa en Noord-Amerika.

Van de in Europa gevonden bruin- tot zwartwrattige soorten zijn alleen *G. klotzschii* B. & Br., *G. sphaerica* Tul. en *G. verrucosa* Vitt. op rijke en liefst ook wat kalkrijke bodems betrekkelijk algemeen; de overige, uiterst zeldzame, soms met maar één exemplaar bekende soorten zijn er misschien alleen varianten van. Volgens Knapp (1940) werden deze drie *Genea* soorten in zijn tijd nog vaak met elkaar verward, hetgeen niet verwonderlijk is gezien hun bijzonder grote variabiliteit. De determinatie van deze soorten is dan ook meestal geen eenvoudige zaak. Een uitgebreid onderzoek van de literatuur en van herbariummateriaal bleek nodig om te kunnen vaststellen of de voor de excursielijst opgegeven naam *G. klotzschii* wel juist was (zie tabel 1). Op de problemen, die zich hierbij voordeden, zal na de beschrijving van de vondst nader worden ingegaan.

***Genea klotzschii* B. & Br.**

Genea klotzschii B. & Br. in Ann. Mag. nat. Hist., Ser. I, 18: 78. 1846.

Vruchtlichaam 13 x 12 x 6 mm, zwartwrattig, enigszins afgeplat knolvormig, gelobd-geplooid, met een kleine, ronde apicale opening. Wratten van het peridium (de schorslaag) met het blote oog nauwelijks zichtbaar, plat tot kegelvormig. Tramaplooien dik, diep in het vruchtlichaam doordringend, op doorsnede grijs, in het midden van roomwit tot donkergrijs.

Peridium fijnwrattig, bruinzwart, tussen de wratten gemeten 115-165 μm dik, opgebouwd uit een vele cellagen dik, in de buitenlagen donkerbruinwandig, maar overigens kleurloos pseudoparenchym van in radiaire richting vaak iets verlengde, tot $\pm 100 \mu\text{m}$ grote cellen; deze gaan naar binnen toe vrij plotseling over in een kleurloos plectenchym, dat aan het hymenium aansluit.

Het hymenium wordt bedekt door het in structuur aan het peridium gelijke epithecium. Asci 200-250 x 35-45 μm , buisvormig, (5-7)-8-sporig, tussen de sporen enigszins ingesnoerd. Parafysen gesepteerd, 3-4(-6) μm dik. Sporen kleurloos, kort elliptisch, alleen in zeer jonge of in gedegenerende toestand rond, 29-34,4 ($\pm 1,3$) x 25,6-28,8 ($\pm 0,8$) μm (zonder ornamentatie). Gemiddeld sporevolume 11.506 μm^3 , berekend volgens de formule {lengte x (breedte)² : 2} (Groß, 1972). Sporewand tot 1,5 μm dik. Sporenornamentatie bestaand uit wratten, die meestal dicht opeen staan met tussenruimten van 0,6-3,0 μm , grote en kleine door elkaar, kegelvormig of breed cilindrisch aan de top afgerond of gerafeld, van boven gezien in omtrek rond, soms met kleine zijdelingse uitwassen, tot 6 μm breed en 5 μm hoog.

Bestudeerd materiaal in herbarium De Vries: nr 1133: Linschoten (prov. Utrecht), 13 augustus 1988, onrijp exemplaar; nr 1137: Middachten (prov. Gelderland), 20 augustus 1988.

<i>Genea klotzschii</i>	643	Revest de Bion (F)	okt. 1974
idem	1133	Linschoten (NL)	13 aug. 1988
idem	1137	Middachten (NL)	20 aug. 1988
idem	1232	Parma (I)	14 okt. 1989
idem	1273	Castelnuovo Monti (I)	okt. 1986
<i>Genea verrucosa</i>	651	Maillane (F)	20 okt. 1974
idem	1231	Abetina Reale (I)	13 okt. 1989

Tabel 1. Soort, collectienummer, herkomst en verzameldatum van onderzochte exsiccaten (alle in herbarium G.A. de Vries)

Bespreking van de kenmerken, gebruikt voor determinatie en afbakening van de soorten

1. De vorm der vruchtlichamen

Bij de bruin- tot zwartwrattige *Genea*'s komen naast ronde ook onregelmatig geplooidde vruchtlichamen voor. Vanuit de binnenzijde van het al dan niet geplooidde peridium ontspringen dikke, soms plaatselijk anastomoserende ribbels of lobben, die de ruimte binnenin, afhankelijk van de soort en het stadium van ontwikkeling, voor een groot deel in beslag kunnen nemen. De voor *Genea*'s karakteristieke apicale opening kan door deze plooiingen en woekeringen bijna onzichtbaar worden. Schwärzel (1970) zegt, dat overlangse doorsneden van *G. verrucosa* een "Höckerform" hebben en die van *G. klotzschii* een "Wulst-" of "Rosettenform". Helaas worden deze vormen niet door hem afgebeeld, hetgeen hun interpretatie bemoeilijkt. Die wordt nog meer op losse schroeven gezet door het feit, dat de auteur mij helaas niet meer de essentiële kenmerken van de drie vormen kon schetsen. Hij meende echter dat de vorm van Mid. wees in de richting van de "Wulstform" (schrift. meded.). Zelf ben ik er niet in geslaagd een constant vormverschil te vinden tussen beide soorten, noch in de literatuur, noch bij het bestuderen van herbariummateriaal. Na geconstateerd te hebben dat ook *G. klotzschii* en *G. sphaerica* in vorm precies gelijk kunnen zijn (zie bijv. Hawker, 1954: fig. 7 en 8), heb ik uit dit alles de conclusie getrokken, dat de vorm van de vruchtlichamen van de bruin- tot zwartwrattige *Genea*'s geen goed determinatiekenmerk is.

2. Het peridium

Volgens Hawker (1954) zou het peridium van *G. klotzschii* dikker zijn dan dat van *G. verrucosa*. Dit werd evenwel niet gevonden door Lange (1956), die als maten resp. 300-400 en 350-450 μm opgeeft. Ook eigen metingen lieten geen opvallend verschil zien. Bij *G. klotzschii* werd 275-525 μm gemeten en bij *G. verrucosa* 245-405 μm . Bij Mid. was de maximale dikte 365 μm en bij Lin. 485 μm .

Eigen onderzoek toonde aan, dat bij al het *G. klotzschii*-materiaal het pseudoparenchym zich veel verder binnenwaarts uitstrekte dan bij *G. verrucosa*, waar het plectenchym een veel grotere uitbreiding had (fig. 1 en 2).

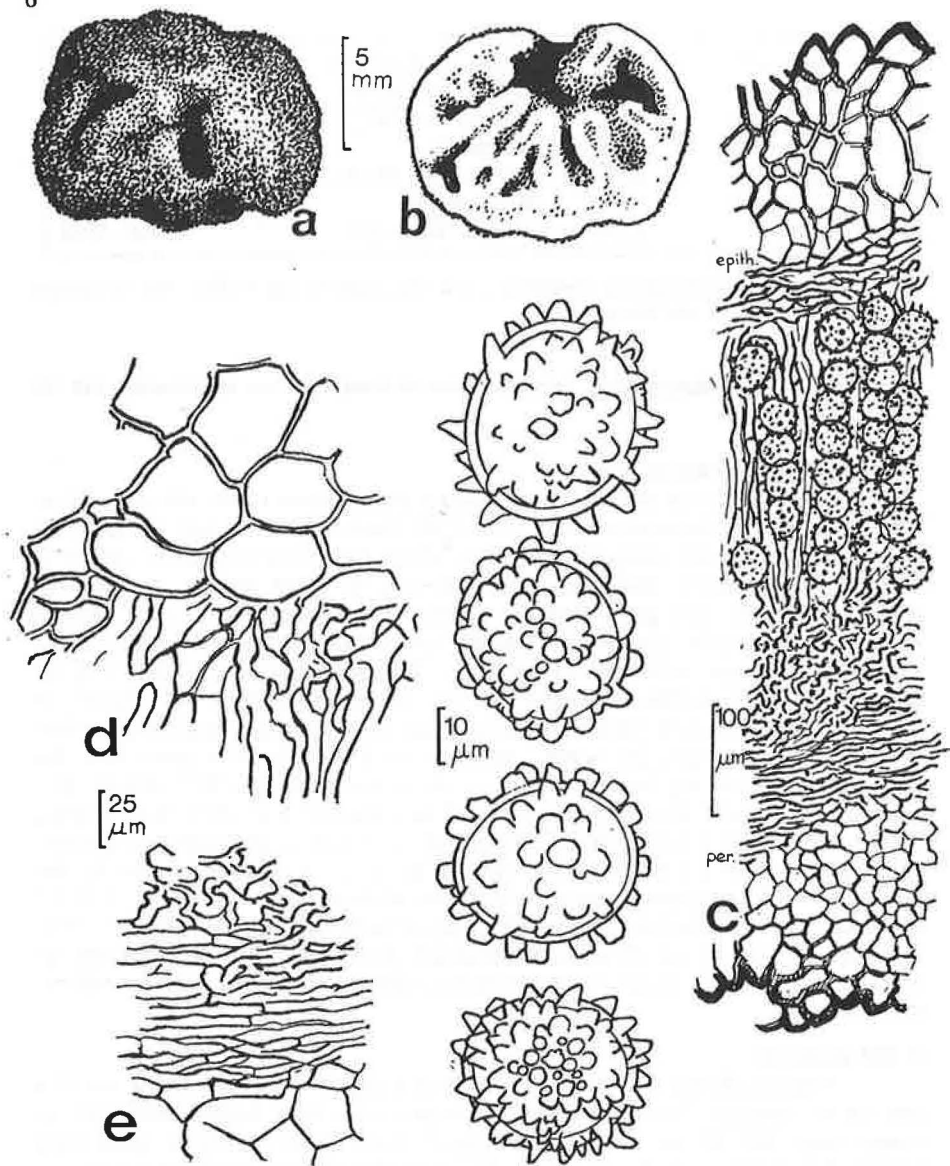


Fig. 1. *Genea klotzschii* coll. De Vries 1137: a. ascoma; b. ascoma, overlangse doorsnede; c. ascoma-segment, dwarse doorsnede; d. overgangszone van parafysen naar epithecium; e. overgangszone van pseudoparenchym naar plectenchym in het peridium.

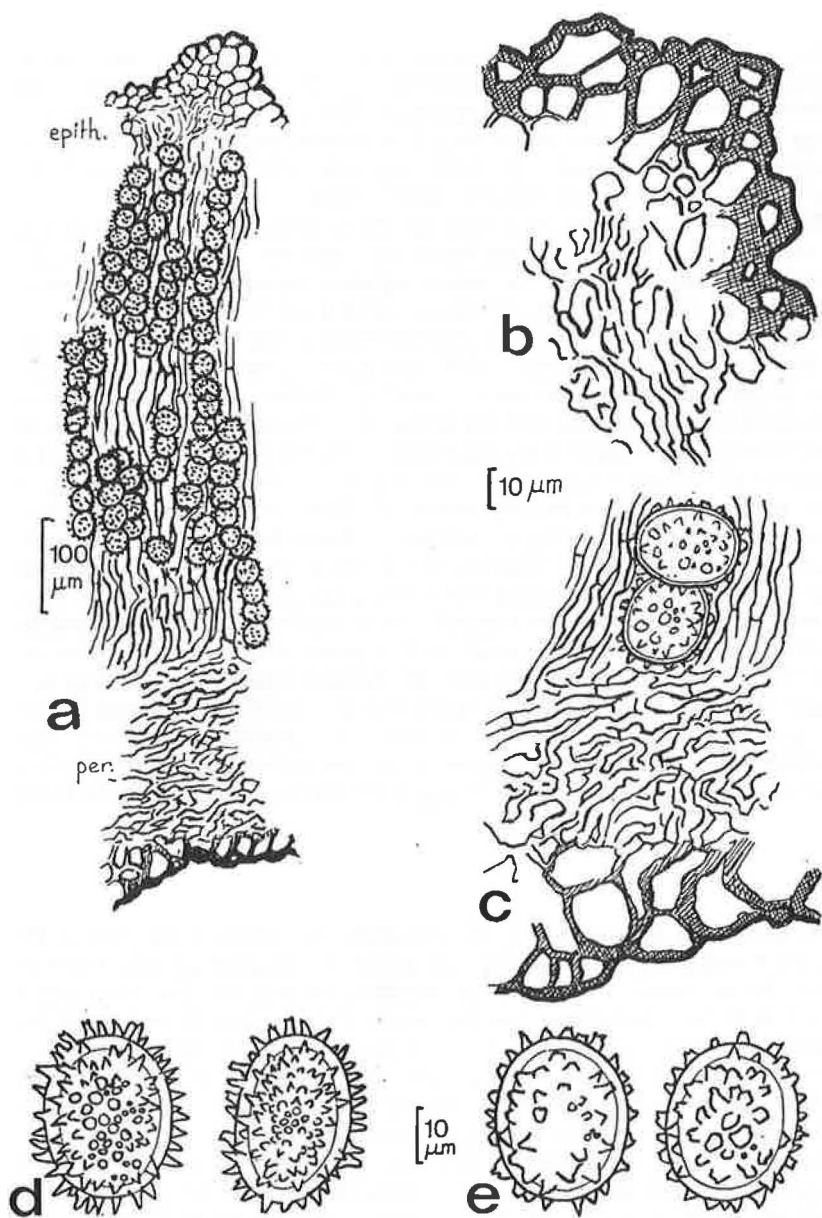


Fig. 2. *Genea verrucosa*: a. ascoma coll. 651, dwarse doorsnede; b. epithecium van coll. 651; c. peridium met gedeelte van het hymenium van coll. 651; d. ascosporen van coll. 1231; e. ascosporen van coll. 651.

Dat *G. klotzschii* zich van *G. verrucosa* zou onderscheiden door één enkele laag dikwandige cellen tussen het plectenchym en het pseudoparenchym, zoals Lange (1956) opmerkt, kon niet worden bevestigd. Vermoedelijk betrof het hier een eigenschap, die alleen voorkwam in het door hem onderzochte vruchtlichaam. Zulke eigenschappen, die kenmerkend zijn voor bepaalde vruchtlichamen, maar die ontbreken bij andere exemplaren, zijn niet ongewoon bij hypogaeën.

Bij alle *G. klotzschii*-exsiccaten werd een brede band van tangentieel en min of meer evenwijdig aan elkaar lopende hyfen waargenomen. Deze was het sterkst ontwikkeld bij collectie 1232, waar hij tevens nog extra opviel door zijn lichtbruine kleur. Ook bij Mid. was deze band lichtbruin, maar dan wel veel zwakker.

Over de grootte en vorm der peridiumwratten valt het volgende op te merken. Fischer (1950) en Schwärzel (1970) zeggen, dat ze van *G. klotzschii* kleiner en minder polygonaal zijn dan die van *G. verrucosa*. Andere auteurs noemen geen grootte- verschil, maar vermelden wel, dat ze van *G. verrucosa* meestal afgeplat zijn en van *G. klotzschii* meer kegelvormig. Bij eigen onderzoek werd waargenomen, dat de wratten van *G. verrucosa* (1232), maar ook die van *G. klotzschii* (1273) tot ± 1 mm groot waren. De wratten van de andere *G. klotzschii*-exsiccaten waren veel kleiner en soms met het blote oog nauwelijks zichtbaar. Polygonie was vooral bij grote wratten duidelijk, bij kleinere wratten echter zeker niet afwezig, maar wel veel moeilijker te zien. Bij *Genea verrucosa* (651) waren de afzonderlijke wratten door onregelmatige richeltjes en plooitjes meestal niet te onderscheiden. Op de enkele plaatsen, waar dit wel mogelijk was, waren ze niet groter dan die van *G. klotzschii*. Daar het meer of minder pyramidaal zijn der wratten volgens mijn mening o.a. samenhangt met hun grootte en hun plaats op de vruchtlichamen, heb ik de conclusie getrokken, dat ook vorm en grootte der peridiumwratten voor het onderscheiden van *G. klotzschii* en *G. verrucosa*, en vermoedelijk ook van de andere bruin- tot zwartwratte soorten, maar weinig betrouwbare determinatiekenmerken zijn.

3. De sporen

Wanneer men de sporematen wil vergelijken met gegevens hierover in de literatuur moet men goed opletten of bij deze laatste de ornamentatie wel of niet is inbegrepen. Helaas wordt dit niet altijd duidelijk aangegeven. Bij mijn eigen onderzoek heb ik de ornamentatie niet meegerekend. Om vergelijking mogelijk te maken met sporematen opgegeven door auteurs, die de ornamentatie hebben meegerekend of van wie op grond van de door hen opgegeven grote maten werd aangenomen, dat ze dit gedaan hadden, werden alle maten gecorrigeerd door er tweemaal de gemiddelde ornamentatiehoogte af te trekken.

Uit tabel 2 valt af te lezen dat Mid. wat sporematen betreft beter aansluit bij *G. klotzschii* en *Genea sphaerica* dan bij *G. verrucosa*, die smallere sporen heeft.

Knapp (1940) noemt de sporen van *Genea verrucosa* ellipsoïd, die van *G. klotzschii* breed ellipsoïd en die van *G. sphaerica* kort ellipsoïd. Wat precies het verschil is tussen breed ellipsoïd en kort ellipsoïd is mij niet duidelijk. Fischer

(1950) zag dit verschil blijkbaar evenmin, want hij noemde zowel de sporen van *G. klotzschii* als die van *G. sphaerica* kort ellipsoïd. Teneinde de vorm nader te onderzoeken werd voor iedere spore apart het quotiënt van lengte en breedte berekend. Aangezien Schwärzel de enige is, die maten van afzonderlijke sporen opgeeft, konden alleen zijn gegevens voor vergelijking worden gebruikt.

soort	literatuur/collectie sporematen		l/br	sp.vol.
<i>Genea klotzschii</i>	Fischer	31-45 x 21-32	-	13518
idem	Hawker	25-45 x 20-32	-	12393
idem	Knapp	30-42 x 27-35	-	17298
idem	Schwärzel	36-45 x 35-39 ¹⁾	1,1	11675
idem	643	34-36 x 26-30	1,23	14116
idem	1137 (Mid.)	29-34 x 26-29	1,19	11506
idem	1232	30-36 x 26-30	1,18	13028
idem	1273	30-40 x 24-30	1,23	10826
<i>Genea sphaerica</i>	Fischer	28-35 x 21-28	-	9454
idem	Hawker	21-35 x 19-28	-	8640
idem	Knapp	28-33 x 22-25	-	8422
idem	Schwärzel	23-32 x 20-27	1,13	7593
<i>Genea verrucosa</i>	Fischer	21-28 x 18-21	-	4658
idem	Hawker	21-30 x 18-23	-	5358
idem	Knapp	25-35 x 19-25	-	7260
idem	Schwärzel	27-36 x 18-25 ¹⁾	1,50	3543
idem	651	24-26 x 20-23	1,18	5513
idem	1231	28-32 x 18-21	1,51	6498

Tabel 2. Sporematen in μm , gemiddelde lengte/breedteverhouding der sporen en sporevolumina in μm^3 naar literatuurgegevens en van exsiccaten. De sporematen zijn zonder ornamentatie. (ad 1): sporematen incl. ornamentatie).

In tabel 2 (4^e kolom) zien we, dat de gemiddelde lengte/breedteverhouding van Mid. duidelijk verschilt van die van *Genea verrucosa*, met uitzondering van collectie 651, die voor zijn soort abnormaal korte sporen heeft. Met *G. klotzschii* en *G. sphaerica* is er overlap in deze maten.

Een voor determinatie goed bruikbaar kenmerk, dat voor zover mij bekend nog niet eerder voor determinatie van *Genea*'s werd gebruikt, bleek het gemiddelde sporevolume te zijn. Dit volume dient voor iedere spore apart bepaald te worden. Voor berekening van het sporevolume van de in de literatuur (Schwärzel uitgezonderd) genoemde sporematen, werd gebruik gemaakt van de gemiddelden. Hoewel laatstgenoemde berekening uiterst ruw was, waren de verkregen uitkomsten toch verrassend goed vergelijkbaar.

Zoals uit tabel 2 (5^e kolom) valt af te lezen is het gemiddelde sporevolume van *G. klotzschii* ruim twee maal zo groot als dat van *G. verrucosa*. Dat van *G. sphaerica* ligt er tussenin. Ook bij andere, niet in deze tabel opgenomen auteurs, werd in grote trekken hetzelfde gevonden.

De sporenornamentatie kan bij *Genea*-soorten zeer sterk variëren, niet alleen in één vruchtlichaam, maar ook zelfs in één ascus (Mattirolo, 1900). Jonge sporen met zich nog ontwikkelende ornamentatie vertonen halfbolvormige wratten. Later worden deze spits- tot kegelvormig of blokvormig met vaak gerafelde uiteinden. De in vorm en grootte sterk variërende ornamentatie van Mid. stemt goed overeen met die van *G. klotzschii*. Hoewel ook bij *G. sphaerica* de ornamentatie onregelmatig kan zijn, is deze in het algemeen volgens Fischer (1896) regelmatiger.

4. De asci

De afmetingen der asci worden door verscheidene auteurs, Lange (1956) uitgezonderd, van Fischer (1896) overgenomen. Er zijn echter ook auteurs, die helemaal geen maten opgeven. Nu is de lengte meestal moeilijk te bepalen, omdat het verloop van de asci vaak onregelmatig is en de basis moeilijk te vinden. De breedtebepaling levert gelukkig niet zulke problemen op. In de literatuur vindt men als ascusmaten voor *G. klotzschii* 260-340 x 35-50 μm , voor *G. sphaerica* 190-220 x 28-35 μm en voor *G. verrucosa* 180-310 x 25-35 μm . De maten bij Mid. zijn 200-250 x 35-45 μm en stemmen dus wat breedte betreft met die van *G. klotzschii* overeen, maar zijn wat lengte aangaat aan de korte kant.

5. De parafysen

Van de parafysen is de lengte niet te bepalen, omdat ze zich aan hun top geleidelijk omvormen tot het epithecium. Hun breedte wordt slechts door enkele auteurs opgegeven. Bij Fischer (1896) is deze 3-5 μm voor *G. klotzschii* en *G. verrucosa*, en 6-7 μm voor *G. sphaerica*. Hawker (1954) vermeldt voor *G. sphaerica* slechts 1,5-2,0 μm en beperkt zich verder tot de opmerking, dat die van *G. klotzschii* dikker zijn dan die van *G. verrucosa*. Eigen onderzoek van herbariummateriaal toonde aan, dat de parafysenbreedte, zowel bij *G. klotzschii*, als bij *G. verrucosa*, varieerde van 3-6 μm , waaruit geconcludeerd kan worden, dat dit kenmerk voor het onderscheiden van deze soorten niet goed bruikbaar is.

6. Het mycelium

Veel *Genea*-soorten hebben aan de basis van hun vruchtlichaam een dichte bos bruine hyfen, die soms tussen plooiën verborgen is, maar die ook totaal kan ontbreken, zoals bij sommige exemplaren van *G. verrucosa* (651) en bij *G. klotzschii* (Lin. en Mid.). De dikwandige bruine hyfen zijn meestal ruw en hebben dikke dwarswanden. Er bestaat geen enkele twijfel over, dat ze tot de truffel behoren.

Geheel anders ligt dit wat betreft het witte mycelium dat aanvankelijk alleen bij *G. klotzschii* (Berkeley en Broome, 1846; Hawker, 1954), maar later ook bij *G. verrucosa* (Kers, 1978) werd beschreven. Het feit dat Berkeley en Broome (1946) het in de soortsdiaagnose vermelden, wijst er mijns inziens op, dat ze het als het eigenlijke substraatmycelium van *G. klotzschii* beschouwen. Dit is kennelijk ook

de mening van Tulasne (1851) en Ceruti (1960). Hawker (1954), die eveneens een wit mycelium waarnam bij verscheidene *G. klotzschii*-collecties, neemt wat dit aangaat geen duidelijk standpunt in. Over de microscopische kenmerken van het witte mycelium wordt door geen der genoemde auteurs iets gezegd. Kers (1978) geeft een afbeelding van hyfen van zowel het bruine als het witte mycelium, waarin men kan zien, dat alleen de witte hyfen gespen hebben. Ook het witte mycelium, dat op en in het exemplaar Lin. groeide had gespen. Dit wijst op een basidiomycet. De hyfen bleken ook tussen en binnenin de cellen van het peridium door te dringen, waar hun gespvorming echter bijna geheel werd onderdrukt en waar ze allerlei vreemde, blazige vormen hadden aangenomen (fig. 3). Ook waren ze vaak omgeven door een kleurloze, soms gelaagde massa. Een exemplaar van *G. cf. verrucosa* (uit Korpberget, Zweden), ontvangen van Kers, vertoonde precies hetzelfde aantastingsbeeld.

Hoewel het ontbreken van vruchtlichamen de determinatie van dit witte

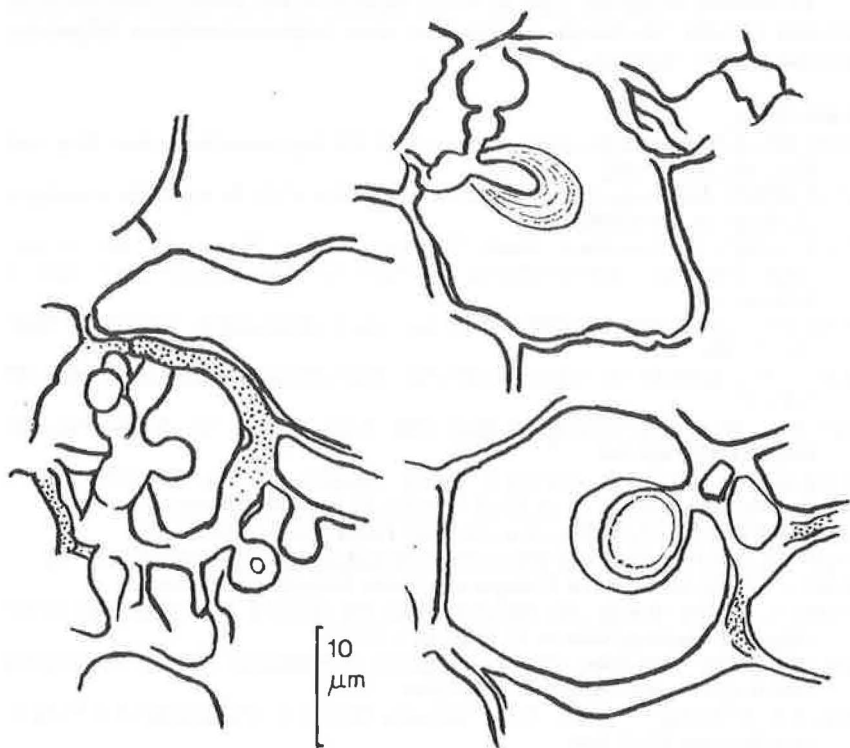


Fig. 3. Peridiumcellen van *Genea klotzschii* met parasitaire basidiomycet.

mycelium in de weg staat, ligt het voor de hand hier te denken aan de op truffels groeiende *Entoloma byssisedum* (Pers. : Fr.) Donk. Malençon (1942) heeft hier al uitvoerig over bericht. Hij noemde *G. sphaerica* als een van de gastheren. Hij beschouwde de soort als een oppervlakkige parasiet, omdat hij nergens zag, dat de hyfen het gastheerweefsel binnendrongen. Aangezien *Entoloma byssisedum* behoort tot het ondergeslacht *Claudopus*, waarin nogal wat verwarring heerst, is voortgezet onderzoek, bij voorkeur ook in reïncultuur, zeer gewenst. Bij het verzamelen dient o.a. gelet te worden op de meelgeur, die kenmerkend moet zijn voor deze kleine parasitaire *Entoloma*'s. Helaas werd indertijd bij de verzameling van Lin. vergeten hierop te letten.

De conclusie, die uit het literatuur- en herbariumonderzoek getrokken kan worden, is dat het sporevolume een goed bruikbaar kenmerk is om de drie meest voorkomende bruin- tot zwartwratige *Genea*-soorten te onderscheiden en dat de in Linschoten en Middachten verzamelde truffels *G. klotzschii* moeten heten.

Författaren tackar Dr. Lars E. Kers i Stockholm för översändning av *Genea cf verrucosa* material från Korpberget (Salem socken, Södermanland) och Hågadalén (Bondkyrka socken, Uppland).

LITERATUUR

- Berkeley, M.J. & Broome, C.E. (1846). Notices of British hypogeous fungi. Ann. Mag. nat. Hist., Ser. I, 18: 73-82.
- Ceruti, A. (1960). Elaphomycetales et Tuberales. In G. Bresadola, Iconographia mycologica 28, Suppl. II. Torino/Milano.
- Fischer, E. (1896). Die Pilze Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. V. Abt. Ascomyceten: Tuberaceen und Hemiasceen. In Rabenhorst's Kryptogamen-Flora 2. Aufl., 1, Pilze. Leipzig.
- (1950). Die europäischen Hypogaeen-Gattungen und Gattungs-typen. Schweiz. Z. Pilzk. 28: 153-179.
- Groß, G. (1972). Kernzahl und Sporenvolumen bei einigen Hymenogasterarten. Z. Pilzk. 38: 109-157.
- Hawker, L.E. (1954). British hypogeous fungi. Phil. Trans. R. Soc., Ser. B. Biol. Sc., No. 650, Vol. 237: 429-546.
- Kers, L.E. (1978). *Genea verrucosa* funnen i Sverige. Svensk bot. Tidskr. 72: 309-311.
- Knapp, A. (1940). Die Hypogaeen um Basel. Schweiz. Z. Pilzk. 18: 113-118.
- Lange, M. (1956). Danish hypogeous macromycetes. Dansk bot. Ark. 16(1): 1-84.
- Malençon, J.L.G. (1942). Études de parasitisme mycopathologique. Rev. Mycol. 7: 27-52.
- Mattiolo, O. (1900). Gli ipogei di Sardegna e di Sicilia. Malpighia 14: 39-106.
- Schwärzel, C. (1970). Beitrag zur Hypogaeenflora des Kantons Basel-Stadt und seiner näheren Umgebung. Schweiz. Z. Pilzk. 48: 117-124.
- Trappe, J.M. (1979). The orders, families and genera of hypogeous Ascomycotina (truffles and their relatives). Mycotaxon 9: 297-340.
- Tulasne, L.R. & Tulasne, C. (1851). Fungi hypogaei. Histoire et monographie des champignons hypogés. 2^e ed. Paris.
- Vries, G.A. de (1971). De fungi van Nederland III. Hypogaea. Truffels en schijntruffels. Wetensch. Meded. K.N.N.V. 88.