

ECOLOGIE VAN PADDESTOELEN EN SCHIMMELS 3. ECOLOGIE VAN TRUFFELS

Gerard de Vries

Chopinlaan 1, 3741 HE Baarn

Vries, G.A. de. 2000. The ecology of Truffles. *Coolia* 43(4): 194-200.

A review of the subject covering finds and literature of the last hundred years is presented under the headings symbiosis, geography, biological distribution, substrates, moisture, temperature and light, period of fructification, age of truffle mycelia, odours, parasites and a list of literature references.

In aansluiting op de twee artikelen over de ecologie van paddestoelen en schimmels van Kuyper & Termorshuizen (1995) en Termorshuizen & Bollen (1995) zal hier de ecologie worden behandeld van de o.a. door hun ondergrondse levenswijze gekenmerkte truffels of hypogeen. Deze als aparte ecologische groep te beschouwen fungi omvat soorten die behoren tot de Ascomycota, Basidiomycota, Zygomycota en Deuteromycota, elk met gemeenschappelijke, maar ook met eigen ecologische kenmerken. Als inleiding tot de flora der Nederlandse truffels verscheen al eerder een kort overzicht over de ecologie van deze fungi (de Vries, 1971). In het hier volgende, uitvoeriger overzicht zullen naast de klassieke ook de meer recente ontdekkingen en inzichten op dit gebied worden behandeld.

Symbiose. Truffels werden reeds in tijden die ver voor onze jaartelling liggen, door de mens als voedselbron gebruikt. De ervaring in het opsporen ervan moet dus al heel oud zijn. De truffelzoekers die in de klassieke oudheid de Griekse en Romeinse keukens van truffels voorzagen, zullen ongetwijfeld geweten hebben dat ze in de buurt van bepaalde bomen en struiken moesten zoeken. Pas in de 19^e eeuw ontdekte men dat dit gezamenlijk voorkomen berustte op een symbiose van de truffel met een hogere plant. Deze symbiose, die gekenmerkt is door de vorming van mycorriza's, werd reeds uitvoerig besproken door Kuyper (1990) en Termorshuizen & Bollen (l.c.). Tegenwoordig rekent men de truffels tot de ectomycorrizavormers. Of ze dit ook allemaal zijn, is echter nog zeer de vraag. De Olieboltruffel (*Hydnoria michaelis*) wordt bijvoorbeeld door Kers (1989) als een afbreker van naaldhoutstrooisel beschouwd. Of de Harige plooitruffel (*Stephensia bombycina*) een ectomycorrizavormer is, wordt weer betwijfeld door Fontana & Giovanetti (1980/81). Ook heerst er nog steeds enige onzekerheid over de vraag of ectomycorrizavormers zich toch ook niet onder bepaalde omstandigheden saprotroof kunnen gedragen. Er komen vooral in oudere literatuur nogal eens meldingen voor van truffels afkomstig van plaatsen waar geen enkele fanerogame gastheer was te ontdekken. Of het in die gevallen ging om saprotrofie kan natuurlijk nu niet meer met zekerheid worden vastgesteld. In aanmerking genomen dat truffels van bovengrondse paddestoelen zijn af te leiden, kan echter met redelijke zekerheid worden aangenomen, dat zij zich in biologisch opzicht min of meer gelijk gedragen als sommige bovengrondse soorten die zowel mycorriza's vormen als strooisel afbreken. Het enige verschil lijkt te liggen in het feit dat de mogelijkheid tot een langdurig saprotroof bestaan sterk is verminderd. Waar men bij het lezen van de literatuur over truffels steeds rekening mee moet houden is of het daarin gaat over vruchtlichaamvorming of over myceliumgroei. Dit zijn namelijk twee processen, die verschillend reageren op het milieu.

In de tweede helft van de vorige eeuw is men er in geslaagd om zonder gastheer truffelmycelia te kweken op synthetische voedingsbodems (Fontana & Palenzona, 1969, e.a.). Door dit mycelium daarna met steriel verkregen kiemplanten van fanerogamen in reincultuur samen te kweken werd onderzocht of er ectomycorriza kon worden gevormd. Van verscheidene soorten, waaronder de Gevlekte truffel (*Tuber maculatum*) en de Roodbruine truffel (*Tuber rufum*), werd op deze manier reeds mycorrizavorming aangetoond (Fassi & Fontana, 1967; Palenzona, Chevalier & Fontana, 1972).

Wat gastheerkeuze aangaat vertonen truffels onderling grote verschillen. Een ruime keuze

blijkt vaker voor te komen dan gebondenheid aan één soort boom of struik. Soms hangt die keuze af van de aard van de minerale ondergrond. Zo groeit de Olijfkleurige zijdetruffel (*Hymenogaster olivaceus*) in Duitsland op kalkgrond onder naaldbomen (Grosz, 1969), in Nederland op zand en zavel onder eiken (Zomereik). Dit zou misschien ook wel het geval kunnen zijn bij de Rosse doolhoftruffel (*Hydnotria tulasnei*). Deze in Nederland op zandgrond voornamelijk onder Beuk voorkomende soort, wordt in Engeland en Italië, waar meer kalkgrond voorkomt, ook onder coniferen gevonden. Uit Nederland zijn tot nu toe geen vondsten uit coniferenbossen en van kalkterreinen bekend. Daar zal dus naar moeten worden uitgekeken. Als loofhoutfytobionten van onze inlandse truffels noemen we hier in volgorde van afnemende mate van geschiktheid: Eik (meest Zomereik), Hazelaar, Haagbeuk, Beuk, Populier, Linde, Iep, Wilg en Berk. Hoewel er bij ons nooit truffels zijn gevonden onder Robinia, Es en Esdoorn, zijn er in de literatuur wel enkele vermeldingen van mycorrizavorming met truffels (Hawker, 1954; Hesse, 1891; Szemere, 1965). Uitsluitend aan naaldhout gebonden soorten zijn de Olieboltruffel, de Okerkleurige vezeltruffel (*Rhizopogon luteolus*), de Douglasvezeltruffel (*R. villosulus*) en de Vlamspoor-korreltruffel (*Endogone flammicorona*). Geschikte naaldhoutfytobionten zijn o.a. Grove den, Fijnspar, Douglasspar en Zilverspar. Op truffelgroeiplaatsen kunnen allerlei struiken en kruiden groeien die geen mycorriza hebben gevormd met de daar aanwezige truffelmycelia, maar die dit in bepaalde gevallen toch eventueel zouden kunnen doen. De Grote brandnetel is een dergelijke soort, in de buurt waarvan vaak Zijdetruffels groeien. Szemere (l.c.) vermeldt het voorkomen van truffelmycelium op de wortels van deze plant. Verder noemt hij in dit verband nog Brem, Vlier, Bosbraam en Rietgras. In de subtropen met hun geheel eigen flora treden vertegenwoordigers van de *Cistaceae*, zoals *Helianthemum* en *Cistus*, op als fyto-bionten van *Terfezia*- en *Tirmania*-soorten. Verder zijn ook de daar veel aangeplante *Eucalyptus*-soorten uit de familie van de *Myrtaceae* goede fyto-bionten.

Een bijzonder verschijnsel is de groeiremming van de kruidenvegetatie door sommige truffelmycelia in hun productieve fase. Dit is vooral bekend van de Périgord-truffel (*Tuber nigrum*), waar de kale remmingszones, die bekend staan onder namen als 'pianello' en 'cava', zeer duidelijk opvallen. In Nederland werd een dergelijke remmingszone beschreven van de Olijfbuine kratertruffel (*Pachyphloeus citrinus*) (de Vries, 1991). Op truffelgroeiplaatsen groeien dikwijls bovengrondse bekerzwammen, zoals de Gewone melkbekerzwam (*Peziza succosa*), de Zwavelmelkbekerzwam (*Peziza michelii*), het Gekartelde leemkelkje (*Tarzetta catinus*) en de Kleine bruine bekerzwam (*Humaria hemisphaerica*). Ook Kluifzwammen (*Helvella*-soorten) komen er vrij vaak voor. Lange (1956) noemt verder nog de Witte satijnvezelkop (*Inocybe geophylla*), de Gevlekte vezelkop (*I. maculata*) en de Grijsgroene melkzwam (*Lactarius blennius*). Al deze soorten stellen blijkbaar min of meer dezelfde eisen aan het milieu als truffels. Dit geldt onderling ook voor de verschillende truffelsoorten zelf, die vaak in elkaars nabijheid groeien. Dit laatste kan problemen oproepen bij het maken van collecties, omdat de macroscopisch soms niet of nauwelijks te onderscheiden soorten gemakkelijk door elkaar kunnen geraken, waardoor dan later veel extra microscopisch werk noodzakelijk wordt.

Geografie. Met uitzondering van Antarctica komen truffels voor op alle continenten en grote eilanden op aarde. Toch zijn er nog veel gebieden, waar nog nooit naar truffels is gezocht. Volgens Szemere (l.c.) vertonen Hertentruffels (*Elaphomyces*) een wereldwijde verspreiding. Aangezien daarover uit zijn soortbeschrijvingen niets blijkt, moet aangenomen worden dat de auteur waarschijnlijk alleen het geslacht heeft bedoeld. Een van nature wereldwijde soortverspreiding komt voor zover bekend niet voor. De aanplant van exoten door de mens in allerlei gebieden op aarde zou echter wel gemakkelijk kunnen leiden, of wellicht al hebben geleid, tot een kosmopolitische verspreiding. Sommige truffelsoorten zijn gekenmerkt door een grote gehardheid tegen een koud klimaat. Van de Witte zijdetruffel bijvoorbeeld zijn in Zweden vondsten bekend van 66° Nbr. (Kers, 1981). In Brits Columbia werd een nieuwe Zijdetruffel (*H. glacialis*) ontdekt in de subalpine zone vlakbij een zich terugtrekkende gletsjer op ±1900 m hoogte (Cazares & Trappe, 1990). Ook de Olieboltruffel is zo'n geharde soort. Hij komt in Zweden

voor tot boven de poolcirkel op 66°50' (Kers, l.c.) en in Colorado (USA) op een hoogte tussen 2800 en 3400 m (Fogel & Trappe, 1976). Verder zijn ook van sommige Vezeltruffels, waaronder onze bekende Okerkleurige vezeltruffel, verscheidene vondsten bekend uit gebieden ten noorden van de poolcirkel (Martín, 1996). De vruchtlichamen van deze onder extreme omstandigheden groeiende truffels zijn vaak kleiner dan normaal (Szemere, l.c.). Lage temperaturen kunnen verder ook leiden tot beschadigingen van de vruchtlichamen, bij Zijdetruffels gepaard gaande met een gele verkleuring (Grosz, 1969).

Biologische verspreiding. De ondergrondse ontwikkeling heeft met zich meegebracht dat dieren een zeer belangrijke rol zijn gaan spelen in hun verspreiding. Zo worden ze gegeten door allerlei zoogdieren, zoals wild zwijn, hert, ree, das, vos, wolf, beer, eekhoorn, rat, muis, enz. De sporen, die de passage door het darmkanaal kunnen overleven, worden zo met de excrementen naar andere plaatsen overgebracht. Gebruikmakend van de gevoelige reukzin van honden en varkens werden al van oudsher truffels gezocht in Zuid-Europese landen. Vogels hebben weinig of geen belangstelling voor de truffels zelf, maar meestal wél voor de in de vruchtlichamen aanwezige insecten. Een uitzondering hierop vormt *Picoa (Phaeangium) lefebvrei*, een zwartwratte truffel van steppe-achtige gebieden, waarvan ook gave exemplaren graag door vogels worden gegeten (Alsheikh & Trappe, 1983).

Behalve gewervelde dieren zijn er ook talloze ongewervelde die truffels als voedsel gebruiken en er soms ook hun eieren in leggen, zoals allerlei soorten vliegen, kevers, mieren, slakken, wormen, enz. Een zeer belangrijke groep van micro-organismen vormen de aaltjes, die rijpe truffels volkomen leegeten, zodat tenslotte de truffelzoeker alleen nog de lege peridiumhulsjes in de bodem terugvindt. Deze microscopisch kleine wormen zijn vooral van belang wanneer zij door water worden getransporteerd, omdat hun eigen verplaatsingen te gering van omvang zijn. Als prooi van vogels kunnen zij op hun beurt weer verder worden getransporteerd. Naast de verspreiding door dieren kan ook de wind een rol spelen door het wegblazen van met sporen beladen insecten of, zoals bij Hertentruffels, van de droge sporen uit opengescheurde of aangevreten rijpe vruchtlichamen. Verder kan ook water voor de verspreiding zorgdragen, zoals bij overstromingen, wolkbreuken enz. Met zijn bosbouwactiviteiten is tenslotte ook de mens een zeer belangrijke verspreider geworden.

Bodem. Het voorkomen van truffels hangt nauw samen met de chemische en fysische eigenschappen van de bodem. Zij bepalen ook de aanwezigheid van de beschikbare fyto-bionten. Veel truffels houden van een kalkhoudende grond. Als voorbeelden kunnen genoemd worden de Zomertruffel (*Tuber aestivum*) en de Holle truffel (*T. excavatum*). Toch zijn van deze beide soorten merkwaardig genoeg ook vondsten bekend van een totaal ander bodemtype, voor welk feit geen afdoende verklaring kon worden gevonden (Hesse, l.c.). Van een in 1899 door Ricken in Valkenburg gevonden Holle truffel, waarvan geen herbariummateriaal meer bestaat, is helaas niet bekend of deze op löss of krijt voorkwam. Dat er uit Zuid-Limburg nog zo weinig truffels zijn gemeld, komt misschien doordat daar te weinig naar is gezocht. Hierbij moet echter wél worden opgemerkt dat löss, die in Zuid-Limburg een zeer groot areaal beslaat, door sommige onderzoekers (Hollós, 1911; Szemere, l.c.) als ongeschikt voor truffels wordt beschouwd, maar tevens dat laatstgenoemde auteur daaraan is gaan twijfelen door een later vondst van Hollós van de aan de Zomertruffel verwante *T. mesentericum* op löss. De aan truffels rijke gebieden in midden-Rusland, die door Bucholtz (1908) werden onderzocht, bleken bij navraag alle op löss te liggen. Hieruit blijkt dat er voor truffels toch wel degelijk geschikte löss bestaat.

Het niveau, waarop vruchtlichamen worden gevormd, hangt in de eerste plaats af van de soort en verder van het bodemtype en de weersomstandigheden. De Okerkleurige vezeltruffel, de Welriekende sterspoortruffel (*Octavianina asterosperma*), de Inkttruffels (*Melanogaster*) en de twee nog niet in Nederland gevonden Zomertruffel en Gewone meandertruffel (*Choiromyces meandriiformis*) groeien vaak half of zelfs geheel bovengronds. Een harde, compacte bodem kan dit oppervlakkig voorkomen zelfs bij overigens strikt ondergrondse soorten, zoals de Zijdetruffels, nog in de hand werken. Is de

ondergrond los en kruimelig, dan worden de vruchtlichamen gewoonlijk op een diepte van 5 à 10 cm gevormd, hoewel soms ook grotere diepten worden opgegeven, zoals bij de zwarte *Tuber*-soorten. Is de bodem bedekt met een strooisellaag, dan vindt men de truffels meestal in de onderste (H-)laag, half verzonken in de humeuze, minerale ondergrond. Er zijn echter ook soorten als de Donzige truffel (*Tuber puberulum*) en de Inkttruffels, die hun vruchtlichamen ook hoger in de humuslaag vormen tot in de strooisel (L-)laag toe, mits daar dan wel de vereiste vochtigheid heerst. Vermeldenswaard zijn hier twee truffelvondsten onder de schors van dode bomen. De eerste betreft een Olieboltruffel, die zijn vruchtlichamen had gevormd onder de schors van gevelde sparren (*Picea sp.* en *Pseudotsuga menziesii*) (Lammers, 1990), de tweede een nog niet gepubliceerde vondst van de Gewone inkttruffel (*Melanogaster ambiguus* var. *ambiguus*) ontdekt door bovengenoemde auteur op 1 juni 1993 achter de schors van een dode eikenstam in Helmond. Of truffels vaker gebruik maken van deze bijzondere groeiplaats verdient nader onderzoek. Aangezien er in de Nederlandse bossen een toename is van de hoeveelheid dood hout, is de gelegenheid hiertoe momenteel bijzonder gunstig.

Vochtigheid, temperatuur en lichthoeveelheid. Voor de ontwikkeling van truffels is een goed uitgebalanceerde vochtigheid een eerste vereiste. In voortdurend te natte of te droge terreinen zal men daarom tevergeefs zoeken. Het kan echter zijn, dat er in die ongunstige biotopen kleine plekken voorkomen waar afwijkende en daardoor voor truffels juist geschikte milieuomstandigheden heersen. Voor het truffelzoeken is een gradiëntenonderzoek sterk aan te bevelen, in natte terreinen dus van laag naar hoog, in droge in omgekeerde richting, enz. Goede truffelplekken zijn vaak te vinden aan de rand van bospaden en met schelpen verharde fietspaden, vooral daar waar geulen met slib verrijkt regenwater afvoeren. Meestal vindt men de truffels dan alleen aan één kant van het pad, hetgeen te verklaren is door de daar betere belichting, die voor een gunstiger temperatuur en vochtigheid zorgt. Verder vindt men ze zowel in parken en bossen met verspreide hoge bomen en een lichte ondergroei van struiken, als in nog jonge, 7-15-jarige loof- en naaldhoutpercelen. Dichte donkere bossen zijn ongeschikt voor truffels. Ze groeien daar dan echter wel vaak in de lichtere met struiken begroeide randzones.

Fructificatietijd. De vorming van vruchtlichamen is in tijd sterk gebonden aan het klimaat en de weersomstandigheden. In de gematigde streken van het noordelijk halfrond verschijnen de eerste exemplaren bij gunstig weer al in april of mei. Ten gevolge van slecht weer kunnen deze al in onrijpe toestand te gronde gaan. Het hoogtepunt valt in deze streken gewoonlijk in de maanden juni tot november. In zuidelijker landen worden de truffels voornamelijk geoogst in februari en maart. De meeste truffels fructificeren slechts éénmaal per jaar (Pegler, Spooner & Young, 1993). Toch kunnen ook verscheidene soorten meerdere malen per jaar vruchtlichamen vormen (Szemere, l.c.; Hollós, l.c.; Fogel, 1976). In Nederland is aan dit verschijnsel nog weinig aandacht besteed.

Leeftijd van truffelmycelia. Laboratoriumproeven hebben aangetoond dat truffelmycelia al met jonge kiemplanten van hun gastheren mycorriza's kunnen vormen. De ontwikkeling van vruchtlichamen begint in een later stadium. In syntheseproeven met Douglasspar en Gevlekte truffel begon dit al vóór het derde groeiseizoen (Fassi & Fontana, l.c.). In de vrije natuur ligt dat tijdstip later, bij de Périgordtruffel bijv. tussen 6-10 jaar (Manozzi-Torini, 1970) en bij de Populierzijdetruffel (*H. populetorum*), de Donzige truffel en de Gevlekte truffel tussen 7-15 jaar (Daams & de Vries, 1981). De periode waarin truffelmycelia in staat zijn tot vruchtlichaamvorming over te gaan, loopt sterk uiteen. Malençon (1938) vermeldt voor de Franse truffelplantages een periode van 20-30 jaar, maar zegt tevens dat er geen vaste regel voor bestaat. In Flevoland bevindt zich in de Hollandse Hout een vindplaats van de Harige plooitruffel, die volgens F. Stokman al gedurende elf achtereenvolgende zomers vruchtlichamen heeft gevormd, maar nu schijnt te zijn uitgeput. Bij Zijdetruffels duurt de productieve fase meestal 3-5 jaar, gevolgd door een jaarlijks sterker wordende afname (Soehner, 1965). Vermeldenswaard is in dit verband

een vondst van P.J. Keizer van een Welriekende inkttruffel (*M. broomeianus*) op de Maliebaan in Utrecht in oktober 1999, waar deze soort onder de naam *M. variegatus* al in augustus 1915 was gevonden (Cool, 1917). Daar zelfs eeuwenoude mycelia bekend zijn van bijvoorbeeld de Grote trechterzwam (*Clitocybe geotropa*) en de Voorjaarspronkridder (*Calocybe gambosa*) (Ramsbottom, 1953), zou gemakkelijk kunnen worden verondersteld, dat hier sprake is van een 85-jarig mycelium. We moeten echter wél bedenken dat gegevens over vondsten uit de tussenliggende periode geheel ontbreken. Onderzoek naar de leeftijd van truffelmycelia wordt sterk bemoeilijkt door hun vaak onregelmatige fructificatie. Zo behoeft afwezigheid van vruchtlichamen lang niet altijd te betekenen, dat er ook geen mycelium en mycorriza aanwezig is. Veel van de door de schrijver zelf ontdekte truffelplekken zijn inmiddels door afgraving of ophoging van bermen, het rooien van bomen en struiken, enz. verloren gegaan zodat daar de productieve periode niet meer kan worden bepaald. Toch blijft het ook op de niet verstoorde vindplaatsen altijd moeilijk daarover exacte gegevens te verzamelen.

Geurstoffen. In de loop der evolutie hebben de truffels een grote verscheidenheid van vluchtige stoffen ontwikkeld, welke dieren, die voor hun verspreiding zorgen, moeten aanlokken. Voor mensen kunnen dat zeer aangename geuren zijn zoals de zoete lucht van de Welriekende inkttruffel (*Melanogaster broomeianus*) en de karakteristiek pittige geur van de Welriekende sterspoortruffel (*Octavianina asterosperma*), die Jasper Daams indertijd vergeleek met die van sherry. Goed te herkennen is de geur van de gewone inkttruffel (*M. ambiguus*), die precies overeenkomt met die van Aardappelbovisten (*Scleroderma*). Misschien wel de allernaangenaamste geur, althans naar het oordeel van de schrijver, ontstaat in de rijpe vruchtlichamen van de Harige plooitruffel (*Stephensia bombycina*), die toch in jonge toestand nog aangenaam nootachtig kan ruiken.

Iedere mycoloog weet uit ervaring hoe moeilijk het vaak is een geur van een zwam goed te definiëren, omdat het bijna altijd gaat om een menging van geurstoffen. Individuele verschillen in de menselijke geurperceptie maken de zaak nog weer extra moeilijk. Voor sommige geslachten, zoals de Zijdetruffels (*Hymenogaster*), kan een zekere basisgeur worden vastgesteld, die van soort tot soort in intensiteit verschilt. Deze typische, enigszins radijsachtige geur is bij soorten zoals de Witte zijdetruffel (*H. tener*) en naaste verwanten het zuiverst, en wordt in het veld gewoonlijk als Hymenogastergeur aangeduid. Bij de Gele en Olijfbroine zijdetruffels (*H. luteus* en *H. olivaceus*) wordt hij sterk vermengd met zoetige componenten.

Het hoogtepunt van de geurstofproductie valt uiteraard samen met het stadium van volkomen rijpheid. Zijn de vruchtlichamen te jong dan zijn ze reukloos of hebben, zoals al eerder vermeld bij de Harige plooitruffel, een nootachtige geur. Het aannemen van een bij alle truffels voorkomende aardachtige basisgeur, zoals Schwärzel (1979) dat doet in zijn zeer lezenswaardige artikel over de fantastische prestaties van zijn dwergpoedel, lijkt mij iets te ver gegrepen, omdat vrijwel alle organische objecten in de bodem die geur hebben. Wordt het stadium van rijpheid verder overschreden, dan ontstaan allerlei merkwaardige rottingsgeuren, die bijvoorbeeld bij de Gevlekte en Donzige truffen (*Tuber maculatum* en *T. puberulum*) zeer karakteristiek stekend-mosterdachtig kunnen zijn. Vermoedelijk spelen bepaalde bacteriën een rol bij het ontstaan hiervan.

Analytisch-chemisch onderzoek van truffelgeurstoffen is nog alleen gedaan bij de eetbare soorten. Zo is bekend dat de meeste zwarte soorten naar dimethylsulfide ($\text{CH}_3\text{-S-CH}_3$) ruiken en de Witte truffel (*T. magnatum*) naar thiobismethaan ($\text{CH}_3\text{-S-CH}_2\text{-S-CH}_3$), welke laatste stof een groep Britse en Italiaanse mycologen op truffeltoer in Italië nog dagen lang heeft achtervolgd (Walker, 1988). Deze stoffen zijn nauw verwant aan het geslachtshormoon van mannelijke varkens, hetgeen dan ook verklaart, dat al vroeg en plaatselijk misschien ook nu nog de zeugen als de beste truffelzoekers werden gebruikt in de Zuid Europese truffelgebieden.

Aantasting door parasieten. De bekendste mycoparasieten van truffels zijn de op de Stekelige

hertentruffel (*E. muricatus*) en de Korrelige hertentruffel (*E. granulatus*) groeiende Zwarte truffelknotszwam (*Cordyceps ophioglossoides*) en de in twee soorten uiteengevallen Ronde truffelknotszwam (*C. capitata* en *longisegmentis*). Samen met hun gastheren staan ze ten gevolge van de grote zeldzaamheid op de Rode Lijst. Een veel minder bekende mycoparasiet is de Schelpsatijnzwam (*Entoloma byssisedum*). Hij is niet aan een bepaalde truffelsoort gebonden en komt ook voor op bovengrondse paddestoelen. Op een kale grond verradt zijn aanwezigheid zich vaak door kleine witte myceliumplekjes, waaronder bij nader onderzoek dan een truffel blijkt te zitten. Welbekend is ook de Goudgele zwameter (*Hypomyces chrysospermus*), waarvan de aantasting van Vezeltruffels en Inkttruffels wel als argument wordt gebruikt voor het bestaan van hun verwantschap met de boleten (Hawker, l.c.). Uit het feit dat deze schimmel ook de absoluut niet verwante Sterspoortruffel kan aantasten, blijkt echter de zwakheid van dit argument. Nog veel meer kleine ascomyceten en hun conidiënstadia, die al of niet als parasiet op truffels kunnen groeien, zouden genoemd kunnen worden, maar zullen hier verder niet ter sprake komen. Een uitzondering wordt gemaakt voor een bijzonder vreemde sterk-wrattige misvorming die gepaard gaat met verlies van kleur en een bijna geheel onderdrukte sporulatie, welke enige malen werd waargenomen bij de Gevlekte truffel. Deze nog niet beschreven misvorming zou misschien het gevolg kunnen zijn van een virusinfectie, omdat van aantasting door een met het gewone lichtmicroscop zichtbaar micro-organisme geen sprake was.

Literatuur

- Alsheikh, A.M., Trappe, J.M. 1983. Taxonomy of *Phaeangium lefebvrei*, a desert truffel eaten by birds. Canadian Journal of Botany 61: 1919-1925.
- Bucholtz, F. 1907/08. Zweiter Nachtrag zur Verbreitung der Hypogaeen in Russland. Bull. des Natur. de Moscou 4: 488-489.
- Cazares, E., Trappe, J.M. 1990. Alpine and subalpine fungi of the Cascade Mountains. I. *Hymenogaster gacialis* n.sp. Mycotaxon 38: 245-249.
- Cool, C. 1917. Lijst van nieuwe en zeldzame Nederlandsche Paddenstoelen ontvangen gedurende het jaar 1916. Mededelingen N.M.V. VIII: 38.
- Daams, J., Vries, G.A. de. 1981. Truffels in de Flevopolders. Coolia 24: 1-7.
- Fassi, B., Fontana, A. 1967. Sintesi micorrizica tra *Pinus strobus* e *Tuber maculatum*. I. Micorrize e sviluppo dei semenzali nel secondo anno. Allionia 13: 177-186.
- Fogel, R., 1976. Ecological studies of hypogeous fungi. II. Sporophenology in a western Oregon Douglas Fir stand. Canadian Journal of Botany 54: 1152-1162.
- Fogel, R., Trappe, J.M. 1976. Additions to the hypogeous mycoflora of Colorado. I. Ascomycetes. Mycotaxon 4: 211-217.
- Fontana, A., Giovannetti, G. 1980/81. Osservazioni su *Stephensia bombycina* (Vitt.) Tul. & Tul. In coltura. Allionia 24: 91-98.
- Fontana, A., Palenzona, M. 1969. Sintesi micorrizica di *Tuber albidum* in coltura pura, con *Pinus strobus* e pioppo euroamericano. Allionia 15: 99-104.
- Grosz, G. 1969. Einiges über die Hypogäensuche. Zeitschrift für Pilzkunde 35: 13-20.
- Grosz, G. 1969. Über *Hymenogaster* funde mit Sporen von 25-35 µm mittlerer Länge. Zeitschrift für Pilzkunde 35: 161.
- Hawker, L.E. 1954. British Hypogeous Fungi. Phil. Tr. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sc. N° 650, 237: 429-546.
- Hesse, R. 1891. Die Hypogaeen Deutschlands. Band I. Die Hymenogastreen. Verl. Ludw. Hofstetter, Halle a.S.: 7-46.
- Hollós, L. 1911. Magyarország földalatti gombái szarvasgombaféléi. Fungi Hypogaei Hungariae, Budapest.
- Kers, L.E. 1981. Några anmärkningsvärda fynd av hypogeiska svampar i Sverige. Svensk Bot. Tidskr. 75: 129-140.
- Kers, L.E. 1989. Barrtryffel, *Hydnoria michaelis*, i Sverige. Svensk Botanisk Tidskrift 83: 315-322.
- Kuyper, Th.W. 1990. De rol van ectomycorrhiza-schimmels in de nutriëntenkringloop. Coolia 33: 32-37.
- Kuyper, Th.W., Termorshuizen, A.J. 1995. Oecologie van paddestoelen en schimmels: een inleiding. Deel 2. Coolia 38: 87-91.
- Lammers, H. 1990. Een merkwaardige groeiplaats van de Olieboltruffel, *Hydnoria michaelis*. Coolia 33: 51.
- Lange, M. 1956. Danish Hypogeous Macromycetes. Dansk Botanisk Arkiv 19: 8-9.
- Manozzi-Torini, L. 1970. Manuel di trufficoltura: 89.
- Martín, M.P. 1996. The genus *Rhizopogon* in Europe. Ed. espec. Soc. Catal. Micol. Vol. 5.
- Palenzona, M., Chevalier, G., Fontana, A. 1972. Sintesi micorrizica tra i miceli in coltura di *Tuber brumalis*, T.

- melanosporum*, *T. rufum* e semenzali di conifere e latifoglie. Allionia 18: 41-52.
- Pegler, D.N., Spooner, B.M., Young, T.W.K. 1993. British Truffles. A revision of British Hypogeous Fungi. Royal Botanic Gardens: 2-5.
- Ramsbottom, J. 1953. The New Naturalist. Mushrooms and Toadstools. Collins, London: 125.
- Schwärzel, C. 1979. In eigener Sache. Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde 57(9): 130-136.
- Soehner, E. 1962. Die Gattung *Hymenogaster* Vitt. Beihefte zur Nova Hedwigia 2: 2-4.
- Szemere, L. 1965. Die unterirdische Pilze des Karpatenbeckens. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Termorshuizen, A.J., Bollen, G.J. 1995. Oecologie van paddestoelen en schimmels 2. Inleiding tot de oecologie van de mycorrhizavormende schimmels. Coolia 38: 141-148.
- Vries, G.A. de. 1971. De fungi van Nederland. III. Hypogaea. Truffels en Schijntruffels. Wetenschappelijke Mededelingen van de KNNV, NMV 88: 3-7.
- Vries, G.A. de. 1991. Nieuws van het truffelfront: *Pachyphloeus citrinus* als mogelijke veroorzaker van een brûlé. Coolia 34: 126-127.
- Walker, D. 1988. BMS Italian Truffle Meeting. The Mycologist 2(3): 136-137.