



WAASZWAMMEN

Nico Dam

Hooischelf 13, 6581 SL Malden, ndam10@kpnmail.nl

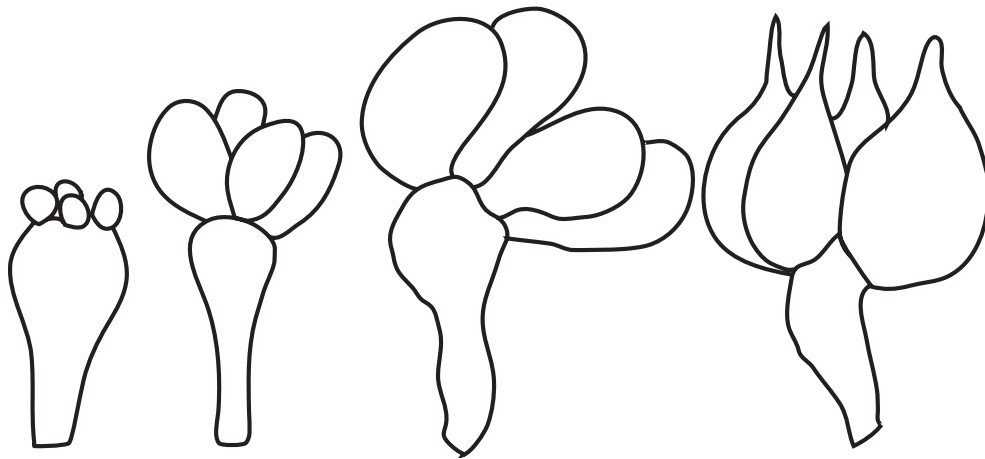
Dam, N. 2018. *Tulasnella*. Coolia 61(1): 25–32

This paper provides a concise account of *Tulasnella*, including a description of the characteristic basidia, and notes on ecology and distribution of the species. About 50 species have been described in the genus, 16 of which have been recorded in The Netherlands. Based on Roberts (1999) and more recent literature, an updated key to *Tulasnella* species likely to be found in The Netherlands is presented.

T*ulasnella* is een nogal overzichtelijk geslacht van nogal onzichtbare korstzwammen: de Waaszwammen. Op een enkele uitzondering na (met name de Lila waaszam, *T. violea*; Figuur 1) zijn Waaszwammen in het veld niet of nauwelijks waarneembaar, en dat maakt het lastig om er systematisch naar te zoeken. De ‘nauwelijks waarneembare’ soorten vormen vage veegjes op rot hout (die een beetje glanzen als je het hout wat heen en weer beweegt, zodat de lichtinval varieert), de ‘niet waarneembare’ soorten groeien in de vruchtlichamen van andere schimmels, meestal korst- of trilzwammen. Waaszwammen uit die laatste groep kom je alleen maar tegen als ‘bijvangst’, bij het microscopiseren van iets heel anders. Je moet dan natuurlijk wel kunnen herkennen dat er een tweede soort in je preparaat zwemt, maar dat is in dit geval geen probleem. Onder de microscoop zijn Waaszwammen namelijk in een oogopslag als Waaszam te herkennen, aan hun unieke basidiën.

Figuur 1. *Lila waaszam* (*Tulasnella violea*), op een dode berken(?)stam in gemengd loofbos op de Roggekamp (Hoge Veluwe). (Foto: Nico Dam)





Figuur 2. Verschillende stadia in de ontwikkeling van *Tulasnella*-basidiën. Jong (links) naar volgroeid (rechts).

Het *Tulasnella*-basidium

Waaaszwammen zijn basidiomyceten, en worden in de systematiek vaak onder de trilzwammen geschaard. Ook in onze Beknopte Standaardlijst (Arnolds & van den Berg, 2013) vallen ze in de morfologisch-taxonomische groep van de trilzwammen en verwanten: code Btr (Basidiomyceten; tremelloïd). Die indeling berust dan niet op de voor veel trilzwammen karakteristieke gecompartmenteerde ('gesepteerde') basidiën (want die komen bij Waaaszwammen niet voor), maar op het 'repeteren' van de sporen: eenmaal afgeworpen sporen kunnen zelf een sterigme vormen, met daarop een nieuwe spore die, evenals de oorspronkelijke, actief afgeschoten wordt (zie bijv. Jülich (1984)). Het *Tulasnella*-basidium is niet 'gesepteerd', maar wel op een andere wijze karakteristiek.

Algemeen gesteld is een basidium de cel waaraan, na kernversmelting en -deling, extern basidiosporen gevormd worden (Kirk et al., 2008). Bij veel basidiomyceten, waaronder de plaatjeszwammen en boleten, worden die sporen gevormd op de spitse top van koeienhoornvormige uitstulpsels aan de top van het basidium, de sterigmen. Bij *Tulasnella* gaat dat iets anders. Evenals bij andere basidiomyceten vormen *Tulasnella*-basidiën in eerste instantie kleine uitstulpingen aan de basidiumwand, bovenop de basidiën. Bij *Tulasnella* zwellen die uitstulpingen enorm op, waardoor ze er als een sjalot of misschien een teen knoflook uit komen te zien (zie Figuur 2). Vrijwel de gehele inhoud van het basidium verdeelt zich over die 'sjalotten', en wordt vervolgens daarin opgesloten doordat zich een interne celwand in ieder van de uitstulpingen vormt. Het oorspronkelijke basidium blijft leeg en verfrommeld achter. Iedere uitstulping spitst zich aan de top toe in een meer of minder spitse punt, waarop zich een spore vormt die bij rijpheid actief wordt afgeworpen: ballistosporen. Deze sporen worden in de gangbare literatuur 'basidiosporen' genoemd, en het zijn deze sporen waarmee in determinatiesleutels gewerkt wordt. De afgeworpen sporen kunnen zelf ook weer een sterigme vormen, met daarop een nieuwe spore, waarin de gehele inhoud van de oorspronkelijke spore overgaat. Ook die nieuwe spore wordt actief afgeworpen: repetitie. Dit proces schijnt zich nog (minstens?) één keer te kunnen herhalen (Roberts, 1993a). Over de precieze aard van het *Tulasnella*-basidium zijn in het verleden stevige discussies gevoerd. Volgens huidige inzichten (Bandoni, 1984; Clemençon, 2004) zijn de gezwollen uitstulpingen op de



basidiën geen sterigmen, maar de feitelijke basidiosporen (meiosporen, of primaire basidiosporen), die dus direct op het basidium gevormd worden en niet worden afgeworpen. Deze sporen kiemen vervolgens met een sterigme, waarop een spore gevormd wordt die wel actief wordt afgeworpen, zoals hierboven beschreven. In dat licht bezien zijn de *Tulasnella*-sporen die normaliter ‘basidiosporen’ worden genoemd eigenlijk ongeslachtelijke sporen (conidiën) waarmee de feitelijke basidiosporen kiemen.

Hoewel het hele proces van sporenvorming bij *Tulasnella* niet zo heel veel verschilt van dat bij de ‘typische’ trilzwammen (*Tremella* en dergelijke; hierbij worden de primaire sporen binnenin het basidium gevormd in plaats van er bovenop), zijn de Waaszwammen toch niet erg nauw met de overige trilzwammen verwant. Op basis van enkele minder eenvoudig waarneembare kenmerken (ultrastructuur van de septen (Van Driel et al., 2009); moleculaire genetica (Moncalvo et al., 2006; Matheny et al., 2007)) worden de Waaszwammen tegenwoordig in een eigen familie binnen de orde Cantharellales geplaatst (Kirk et al., 2008).

Verspreiding en ecologie van *Tulasnella*

Wereldwijd zijn er zo’n 50 soorten *Tulasnella* beschreven (Kirk et al., 2008; zie ook Mycobank en Index Fungorum voor een overzicht), en 16 daarvan zijn ook uit ons land gemeld. In Vlaanderen zijn wat meer soorten gevonden, vooral dankzij het werk van Van de Put & Antonissen (1996). Over de feitelijke verspreiding van al die soorten is maar weinig bekend. De onopvallendheid van de meeste Waaszwammen is daar ongetwijfeld debet aan, en om diezelfde reden lijkt het ook te verwachten dat het aantal beschreven soorten nog aanzienlijk toe zal nemen. Een 3-jarige studie van *Tulasnella* in het zuiden van Engeland, door Peter Roberts (Roberts, 1992, 1993b, 1994a, 1994b), heeft bijvoorbeeld al 7 nieuwe soorten opgeleverd. Recent zijn ook drie nieuwe *Tulasnella*’s geïntroduceerd op basis van uitsluitend DNA, verkregen uit door schimmelhyfen verkregen wortelmonsters (Linde et al., 2017). Van deze laatste ‘soorten’ zijn geen vruchtlichamen bekend (maar wel een behoorlijk aantal onafhankelijke DNA ‘collecties’) en ook de beschikbare cultures worden door de auteurs als bijkomstigheid gepresenteerd. Een geheel nieuwe ontwikkeling is dit niet, het introduceren (‘beschrijven’ lijkt me hier niet het goede woord) van soorten op basis van uitsluitend (een beperkte selectie van) het DNA (Hibbett et al., 2011). Maar wat moet je er mee? Aan de ene kant klinkt het als een bizar idee om een soort (schimmel of wat dan ook) te ‘beschrijven’ zonder enig idee over hoe ze er uit zou zien. Aan de andere kant: hoe compleet beschrijf je een schimmel nu eigenlijk als je je beperkt tot slechts het vruchtlichaam, terwijl je weet dat dat slechts een vergankelijk deel van het hele organisme is? Tot voor kort werden nieuwe soorten fungi (en ik beperk me hier tot de grotere soorten) beschreven op basis van voornamelijk morfologische kenmerken van de vruchtlichamen, de paddenstoelen. Pas sinds een jaar of 10 à 20 zijn daar de molecuair-genetische kenmerken bijgekomen, en die spelen een steeds prominentere rol. De slinger slaat door naar het andere uiterste op het moment dat soorten alleen nog maar op basis van DNA beschreven worden; zeker zolang het i) nog om slechts een deel van het genoom gaat, en ii) van lang niet alle soorten het genoom bekend is, lijkt me dat een brug te ver. Daarbij komt nog de vraag wat een soort nu eigenlijk is (Kuyper, 2017).

Van de 16 Nederlandse *Tulasnella*-soorten zijn er slechts drie of vier enigszins regelmatig bij de kartering gemeld; zie verspreidingsatlas.nl voor kaartjes. De meest gemelde soort, *T. violea*, is ook de meest opvallende, en waarschijnlijk de enige soort die ook al wel in het veld te benoemen is (Dam & Kuyper, 2016). Vrijwel al onze Waaszwammen staan te boek als saprotroof op dood hout levende soorten (Arnolds & van den Berg, 2013; [verspreidingsatlas](http://verspreidingsatlas.nl).



nl), maar uit de literatuur blijkt dat diverse *Tulasnella*-soorten betrokken zijn bij orchideeën-mycorrhiza (bijv. Roberts, 1999; Smith & Read, 2000; Suárez et al., 2006; Roche et al., 2010) of een symbiotische relatie met levermossen aangaan (Kottke et al., 2003). In feite zijn ze, kortom, nogal flexibel in hun leefwijze. Er zijn zelfs aanwijzingen dat sommige *Tulasnella*-soorten intermediair zouden zijn in een symbiotische relatie tussen orchidee en boom, waarbij de schimmel tegelijk mycorrhiza met beide planten vormt en deze indirect met elkaar verbindt. De orchidee zou zo parasiteren op de boom, met de schimmel als doorgeefluik (Zelmer & Currah, 1995; McKendrick et al., 2000; Smith & Read, 2000). Vergelijkbare aanwijzingen zijn er ook voor een mogelijke driehoeksverhouding tussen sommige levermossen, *Tulasnella* en bomen (Bidartondo & Duckett, 2010). Aan de andere kant worden sommige *Tulasnella*-soorten uitsluitend aangetroffen in het weefsel van andere paddenstoelen. Wat ze daar doen is onduidelijk, en ook of die soorten misschien onafhankelijk kunnen groeien (maar simpelweg nog nooit zo gevonden zijn) is onbekend.

Determinatie van *Tulasnella*-soorten

Binnen *Tulasnella* worden de soorten voornamelijk onderscheiden op basis van vorm en grootte van de (ballisto)sporen en de aan- of afwezigheid van gespen aan de hyfensepten. De sporen (waarmee in de rest van dit artikel en ook in de bijbehorende sleutel ballistosporen worden bedoeld) van alle soorten zijn kleurloos, dunwandig en niet-amyloïd. Op de spreekwoordelijke uitzondering na zijn cystiden afwezig, de basidiën 4-sporig, en de sporen glad. Bij het zoeken naar gespen moet je er, zeker bij de in andere paddenstoelen groeiende soorten, op letten dat de betreffende hyfen daadwerkelijk bij de *Tulasnella* behoren, en niet bij een andere schimmel. Het is het veiligst als je de aan- of afwezigheid van gespen beoordeelt door naar de bases van jonge basidiën te kijken.

Op basis van sporenvorm en gespen kunnen de *Tulasnella*-soorten in acht groepen worden verdeeld; zie Tabel 1. Voor ieder van die groepen volgt hieronder een sleutel. In deze sleutels zijn alle tot nog toe uit Nederland bekende soorten opgenomen, evenals de soorten die, op basis van de verspreidingsgegevens in de literatuur, redelijkerwijs hier verwacht kunnen worden. De sleutels zijn gebaseerd op de sleutel van Peter Roberts (1999), aangevuld met gegevens uit Index Fungorum (www.indexfungorum.org) en Mycobank (www.mycobank.org). Uiteraard zijn de alleen op basis van DNA 'beschreven' soorten niet opgenomen. In totaal staan er bijna 40 soorten in de sleutels, ruim 2× zo veel als er tot nog toe uit Nederland bekend zijn: er is nog wat te ontdekken!

Tabel 1. Groepenindeling van *Tulasnella*-soorten. Met 'sporen' worden de ballistosporen bedoeld; *Q* staat voor de gemiddelde lengte/breedte-verhouding van de sporen.

Sporenvorm	Gespen		Sporentekeningen
	Aanwezig	Afwezig	
Bolvormig tot ellipsoïd; korter dan 15 µm, $Q < 1,6$	Sleutel A1	Sleutel B1	
Slank ellipsoïd tot cilindrisch; korter dan 15 µm, $Q = 1,5-4,5$	Sleutel A2	Sleutel B2	
Boon- of niervormig (allantoïd); korter dan 15 µm	Sleutel A3	Sleutel B3	
Spiraalvormig of langer dan 15 µm	Sleutel A4	Sleutel B4	





Sleutels

Zie Tabel 1 voor de groepenindeling. Bij alle soorten zijn in onderstaande sleutels referenties naar beschrijvingen opgenomen. Van veel soorten zijn beschrijvingen te vinden in de “*Tulasnella* from Devon”-reeks van Peter Roberts (1992–1994) en in de recente revisie door Cruz et al. (2016).

- A1 Sleutel A1: Met gespen; sporen bolvormig tot ellipsoïd, korter dan 15 µm, $Q < 1,6$**
- 1a.** Cystiden aanwezig, opvallend 2
- 1b.** Cystiden afwezig 3
- 2a.** Cystiden tot 120 µm lang; sp. breed ellipsoïd, $4-6 \times 3-5$ µm . **traumatica** [Roberts, 1994b]
- 2b.** Cystiden tot 60 µm lang; sp. bolrond, $5,5-7,5$ µm **hyalina** [Roberts, 1994b]
- 3a.** Hyfen 3–6 µm breed; sp. $6-8 \times 5,5-7$ µm **subglobospora** [Hjortstam, 1983]
- 3b.** Hyfen dunner; sp. $4-6 \times 3,5-5,5$ µm **bourdotii** [Roberts, 1994b]
- A2 Sleutel A2: Met gespen; sporen slank ellipsoïd tot cilindrisch, $Q = 1,5-4,5$**
- 1a.** Sp. $11,5-14 \times 6-7,5$ µm **griseorubella** [Hjortstam, 1983]
- 1b.** Sp. korter dan 11 µm 2
- 2a.** Sp. cilindrisch, soms iets gebogen, $4,5-6,5 \times 2-2,5$ µm, $Q = 2,3-3$. **bifrons** [Roberts, 1994a]
- 2b.** Sp. breder, $4,5-10 \times 3-5,5$ µm, $Q = 1,3-2$ **thelephorea** [Roberts, 1994b]
- A3 Sleutel A3: Met gespen; sporen allantoïd, korter dan 15 µm**
- 1a.** Hyfen slechts 0,5–1,5 µm breed; sp. $5-8 \times 2-2,5$ µm, opvallend geknikt **permacra** [Roberts, 1993b]
- 1b.** Hyfen breder; sp. vaak wel gebogen maar niet geknikt. 2
- 2a.** Sp. $4,5-6,5 \times 2-2,5$ µm, cilindrisch tot iets gebogen **bifrons** [Roberts, 1994a]
- 2b.** Sp. $7-10 \times 2,5-3$ µm, duidelijk gebogen **allantospora** [Roberts, 1993b]
- A4 Sleutel A4: Met gespen; sporen spiraalvormig en/of langer dan 15 µm**
- 1a.** Sporen gevormd als een vraagteken of een varkensstaartje. **interrogans** [Roberts, 1992]
- 1b.** Sporen weliswaar gedraaid, maar anders van vorm. **anguifera** [Roberts, 1992]
- B1 Sleutel B1: Zonder gespen; sporen bolvormig tot ellipsoïd, korter dan 15 µm, $Q < 1,6$**
- 1a.** Sp. (althans een deel ervan) gestekeld **echinospora** [Roberts, 2004]
- 1b.** Sp. glad 2
- 2a.** Cystiden aanwezig, opvallend, lokaal opgezwollen, tot 90 µm lang **cystidiophora** [Roberts, 1994b]
- 2b.** Cystiden afwezig 3
- 3a.** Sp. klein, overwegend $2,5-4,5 \times 2,5-3,5$ µm. **eichleriana** [Roberts, 1994b]
- 3b.** Sp. groter 4



- 4a. Sp. aan de uiteinden toespitsend of zelfs iets papilvormig uitgetrokken, vaak langer dan 10 μm 5
- 4b. Sp. aan de uiteinden afgerond, korter dan 10 μm 6
- 5a. Sp. toegespitst aan de uiteinden, maar niet papilvormig uitgetrokken **pallida** [Roberts, 1994b]
- 5b. Sp. aan beide uiteinden papilvormig uitgetrokken **violacea** ss. Van de Put & Antonissen (1996)
(volgens Roberts (2004) is dit als synoniem van *T. pallida* op te vatten)
- 6a. Sp. overwegend 5,5–9 $\times$ 5,5–7,5 μm ; hyfen 2,5–6 μm breed; vruchtlichaam vaak opvallend, lila **violacea** [Roberts, 1994b]
- 6b. Sp. overwegend 5–6,5 $\times$ 3–5 μm ; hyfen 1,5–3 μm breed; vruchtlichaam onopvallend **albida** [Roberts, 1994b]

B2 Sleutel B2: Zonder gespen; sporen slank ellipsoïd tot cilindrisch, Q = 1,5–4,5

- 1a. Sp. (althans een deel ervan) gestekeld **echinospora** [Roberts, 2004]
- 1b. Sp. glad 2
- 2a. Sp. aan de uiteinden toespitsend of zelfs wat papilvormig uitgetrokken, 4–6 μm breed . . . 3
- 2b. Sp. aan de uiteinden afgerond, overwegend smaller dan 4 μm 4
- 3a. Sp. toegespitst aan de uiteinden, maar niet papilvormig uitgetrokken **pallida** [Roberts, 1994b]
- 3b. Sp. aan beide uiteinden papilvormig uitgetrokken **violacea** ss. Van de Put & Antonissen (1996)
(volgens Roberts (2004) is dit als synoniem van *T. pallida* op te vatten)
- 4a. Sp. 6–7,5 $\times$ 3–3,5 μm **pruinosa** [Roberts, 1994b]
- 4b. Sp. langer, soms ook breder 5
- 5a. Sp. 6,5–10 $\times$ 3,5–4,5 μm ; basidiën geclusterd groeiend **pinicola** [Roberts, 1994b]
- 5b. Sp. althans ten dele langer dan 10 μm ; basidiën in een aaneengesloten laag groeiend 6
- 6a. Sp. 8,5–12 $\times$ 4–4,5 μm , met stompe top 7
- 6b. Sp. 10–12,5 $\times$ 2,5–3 μm , met conische top **pallidocrenea** [Roberts, 1994b]
- 7a. Primaire basidiosporen ('sterigmen') met secundaire septen; sp. vaak ietwat boonvormig, 3–4 μm breed aff. **cruciata** [Cruz et al., 2016]
- 7b. Primaire sporen zonder secundaire septen; sp. 4–5 μm breed **fuscoviolacea** [Roberts, 1994b]

B3 Sleutel B3: Zonder gespen; sporen allantoïd, korter dan 15 μm

- 1a. Sp. 10–15 $\times$ 3–4,5 μm , vaak hoekig geknikt; basidiën vaak 2-sporig **danica** [Roberts, 1993b]
- 1b. Sp. korter; basidiën 4-sporig 2
- 2a. Sp. 6,5–12 $\times$ 2,5–3,5 μm , duidelijk gebogen 3
- 2b. Sp. 5–7,5 $\times$ 2,5–3 μm , slechts zwak gebogen 4



- 3a. Basidiën in clusters, vaak opvallend knotsvormig **saveloides** [Roberts, 1993b]
3b. Basidiën vormen een gesloten laag, niet opvallend knotsvormig.
. **rubropallens** [Roberts, 1994a; Cruz et al., 2016]

4a. Hyfen 2,5–3,5 µm breed; basidiën knotsvormig **tomaculum** [Roberts, 1993b]
4b. Hyfen 1,5–2 µm breed; basidiën gesteeld-bolvormig, met opvallend ver uiteen staande
‘sterigmata’ **dissitisporea** [Roberts, 1994a]

B4 Sleutel B4: Zonder gespen; sporen spiraalvormig en/of langer dan 15 µm

- 1a. Sp. spiraal- tot bijna cirkelvormig gebogen. 2
1b. Sp. min of meer recht of wat golvend. 4

2a. Cystiden aanwezig, golvend **falcifera** [Roberts, 1992]
2b. Cystiden afwezig 3

3a. Sp. gevormd als een vraagteken of een varkensstaartje, spiraalvormig aan de top. . .
. **helicospora** [Roberts, 1992]
3b. Sp. half tot bijna volledig cirkelvormig gebogen **bucina** [Duhem & Schultheis, 2014]

4a. Basidiën smal en slank; hyfen smaller dan 2 µm **quasiflorens** [Roberts, 1994a]
4b. Basidiën niet opvallend slank, knotsvormig; hyfen breder dan 2 µm. 5

5a. Sp. 25–50 × 2–3 µm, Q = 8–17, recht of wat golvend **deliquescens** [Roberts, 1994a]
5b. Sp. korter en/of breder 6

6a. Sp. 15–25 × 2–3 µm, spoelvormig, apicaal niet uitgerekt **kongoensis** [Roberts, 1997]
6b. Sp. smaller en/of apicaal papilvormig uitgerekt (mucronaat). 7

7a. Sp. overwegend 15–30 × 3,5–5 µm, vaak opvallend mucronaat . **calospora** [Roberts, 1994a]
7b. Sp. niet mucronaat en/of kleiner 8

8a. Sp. slank spoelvormig of cilindrisch, recht, 10–20 × 3–4,5 µm, Q = 2,5–4,5
. **brinkmannii** [Roberts, 1994a]
8b. Sp. cilindrisch, vaak golvend of ingedeukt aan de kant van de apiculus, Q = 3–9 9

9a. Sp. met afgeronde uiteinden, 10–20 × 2,5–3 µm **balearica** [Roberts, 1996]
9b. Sp. met toegespitste uiteinden, 10–20 × 2,5–5 µm **convivalis** [Trichiès, 2006]

Literatuur

- Arnolds, E. & van den Berg, A. 2013. Beknopte standaardlijst van Nederlandse paddenstoelen 2013. Uitgave NMV.
Bandoni, R.J. 1984. The Tremellales and Auriculariales: an alternative classification. Trans. Mycol. Soc. Japan 25: 489–530.
Bidartondo, M.I. & Duckett, J.G. 2010. Conservative ecological and evolutionary patterns in liverwort-fungal symbioses. Proc. R. Soc. B 277: 485–492.
Clemençon, H. 2004. Cytology and plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica, vol. 199. J. Cramer Verlag, Berlijn.
Cruz, D., Suárez, J.P. & Piepenbring, M. 2016. Morphological revision of Tulasnellaceae, with two



- new species of *Tulasnella* and new records of *Tulasnella* spp. from Ecuador. *Nova Hedwigia* 102: 279–338.
- Dam, N. & Kuyper, Th.W. 2016. Veldgids Paddenstoelen II. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Duhem, B. & Schultheis, B. 2014. *Tulasnella bucina* sp. nov. *Bull. Soc. Mycol. France* 128:261–265.
- Hibbett, D.S. et al. 2011. Progress in molecular and morphological taxon discovery in Fungi and options for formal classification of environmental sequences. *Fungal Biology Reviews* 25: 38–47.
- Hjortstam, K. 1983. Notes on some species of *Tulasnella*. *Windahlia* 12/13: 19–28.
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, D.W. & Stalpers, J.A. (eds.) 2008. *Dictionary of the Fungi*, 10th ed. CABI International, Wallingford, UK.
- Kottke, I. et al. 2003. Heterobasidiomycetes form symbiotic associations with hepatics: *Jungermanniales* have sebacinoid mycobionts while *Aneura pinguis* (Metzgeriales) is associated with a *Tulasnella* species. *Mycol. Res.* 107: 957–968.
- Kuyper, Th.W. 2017. Het soortbegrip in de mycologie. *Coolia* 60(2): 68–76.
- Linde, C. et al. 2017. New species of *Tulasnella* associated with terrestrial orchids in Australia. *IMA Fungus* 8(1): 27–47.
- Matheny, P.B. et al. 2007. Contributions of *rpb2* and *tefl* to the phylogeny of mushrooms and allies (Basidiomycota, Fungi). *Mol. Phylogenet. Evol.* 43: 430–451.
- McKendrick, S.L., Leake, J.R. & Read, D.J. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytol.* 145: 539–548.
- Moncalvo, J.M. et al. 2006. The cantharelloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. *Mycologia* 98: 937–948.
- Roberts, P. 1992. Spiral-spored *Tulasnella*-species from Devon and the New Forest. *Mycol. Res.* 96: 233–236.
- Roberts, P. 1993a. The genus *Tulasnella* in Norway. *Windahlia* 20: 67–74.
- Roberts, P. 1993b. Allantoid-spored *Tulasnella* species from Devon. *Mycol. Res.* 97: 213–220.
- Roberts, P. 1994a. Long-spored *Tulasnella* species from Devon, with additional notes on allantoid-spored species. *Mycol. Res.* 98: 1235–1244.
- Roberts, P. 1994b. Globose- and ellipsoid-spored *Tulasnella* species from Devon and Surrey, with a key to the genus in Europe. *Mycol. Res.* 98: 1431–1452.
- Roberts, P. 1996. Heterobasidiomycetes from Majorca and Cabrera (Balearic islands). *Mycotaxon* 60: 111–123.
- Roberts, P. 1997. New and unusual Scandinavian heterobasidiomycetes. *Windahlia* 22: 15–22.
- Roberts, P. 1999. Rhizoctonia-forming fungi; a taxonomic guide. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Roberts, P. 2004. *Tulasnella echinospora*: an unusual new species from Great Britain and Sweden. *Crypt. Mycol.* 25: 23–27.
- Roche, S.A. et al. 2010. A narrow group of monophyletic *Tulasnella* (Tulasnellaceae) symbiont lineages are associated with multiple species of *Chiloglottis* (Orchidaceae): implications for orchid diversity. *Am. J. Bot.* 97: 1313–1327.
- Smith, S.E. & Read, D.J. 2000. *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd ed. Academic Press.
- Suárez, J.P. et al. 2006. Diverse tulasnelloid fungi form mycorrhizas with epiphytic orchids in an Andean cloud forest. *Mycol. Res.* 110: 1257–1270.
- Trichiès, G. 2006. Hétérobasidiomycètes inusuels ou nouveaux découverts en France. *Bull. Soc. Mycol. France* 122: 29–60.
- Van de Put, K. & Antonissen, I. 1996. *Tulasnella*'s uit Vlaanderen. *Sterbeeckia* 17: 44–69.
- Van Driel, K.G.A. et al. 2009. Septal pore complex morphology in the Agaricomycotina (Basidiomycota) with emphasis on the Cantharellales and Hymenochaetales. *Mycol. Res.* 113: 559–576.
- Zelmer, C.D. & Currah, R.S. 1995. Evidence for a fungal liaison between *Corallorhiza trifida* (Orchidaceae) and *Pinus contorta* (Pinaceae). *Can. J. Botany* 73: 862–866.

