



HOE SCHERP IS HET ONDERSCHIED TUSSEN SAPROTROFE EN ECTOMYCORRHIZAVORMENDE PADDENSTOELEN?

Thomas W. Kuyper

leerstoelgroep Bodembioogie, Wageningen Universiteit,
Postbus 47, 6700 AA Wageningen

Kuyper, T.W. 2019. How sharp is the delimitation between saprotrophic and ectomycorrhizal fungi? *Coolia* 62(2): 89–96.

It has been often debated whether certain fungal species could exhibit a combination of a saprotrophic and an ectomycorrhizal life style. A saprotrophic life style is defined as a life style where the fungus derives both carbon and energy from the degradation of organic materials. Under that definition there is no evidence that ectomycorrhizal fungi can live as facultative saprotrophs. However, ectomycorrhizal fungi possess several enzymes that allow them to modify soil organic matter and through that modification acquire nitrogen and phosphorus from organic sources.

Als mycologen een paddenstoel determineren, willen ze scherpe grenzen tussen soorten. Scherpe grenzen maken het mogelijk om een vondst ondubbelzinnig op naam te brengen en dat schept meer genoegen dan wanneer we moeten zeggen dat een vondst de kenmerken van meer dan één soort combineert. Maar we kunnen dezelfde vraag ook stellen als het gaat om onze classificatie van paddenstoelen op basis van hun levenswijze. Is daar sprake van scherpe grenzen? Of zijn paddenstoelen mixotroof, dat wil zeggen dat ze meer dan één levenswijze kunnen combineren? De term mixotroof kan zowel gebruikt worden voor paddenstoelen als ook voor planten; een plant is mixotroof wanneer zij een deel van de koolstof zelf verwerft via fotosynthese, maar een deel verwerft ('steelt') via mycorrhizaschimmels, die dat op hun beurt weer verwerven van naburige planten. Soms is onze classificatie absoluut, bijvoorbeeld als het gaat om het onderscheid tussen witrotschimmels (die cellulose en lignine afbreken) en bruinrotschimmels (die cellulose wel, maar lignine niet afbreken). Natuurlijk zijn er gevallen die niet eenvoudig in te delen zijn, maar er zijn geen soorten bekend die, afhankelijk van hun substraat, dan weer als bruinrot-, dan weer als witrotschimmel leven. Om die reden kan dit kenmerk taxonomisch gebruikt worden, want het kenmerk is op soort- en genusniveau constant. Maar hoe zit het met andere levensstijlen, bijvoorbeeld een combinatie van een saprotrofe (levend van dood organisch materiaal) en een ectomycorrhizavormende (samen met levende bomen) levensstijl?

Vroeger werd voor een aantal soorten aangenomen dat ze een combinatie van levensstijlen konden vertonen. Die informatie is in het Overzicht van de Paddenstoelen in Nederland (Arnolds et al., 1995) opgenomen. Zo staat er bij *Amphinema byssoides* (Harige vlieszwam) dat de soort saprotroof en ectomycorrhizavormend is. Bij het geslacht *Tomentella* (Rouwkorstje) staat te lezen: "Het geslacht *Tomentella* wordt beschouwd als saprotroof, maar zeker enkele, en waarschijnlijk vrij veel soorten kunnen mycorrhiza vormen". Niet alleen in Nederland maar ook elders hanteerden mycologen eenzelfde opvatting dat sommige soorten beide levensstijlen konden combineren. Zo bestudeerde Lindeberg (1948) verschillende stammen van *Xerocomus subtomentosus* (Fluweelboleet). Vrijwel alle stammen, op één na, konden geen cellulose en lignine afbreken; bij de ene stam die dat wel kon, bleek het vermogen om ectomycorrhiza te vormen afwezig te zijn. Op basis van dat onderzoek werd de hypothese





Figuur 1. *Amphinema byssoides* (*Harige vlieszwam*),
(Foto: Marinus Wassink)

geopperd dat hier mogelijk sprake was van een soortencomplex, met zowel ectomycorrhizavormende als saprotrofe soorten. (Later werd dit probleem opgelost – er bleek geen sprake van een soortencomplex, maar die ene stam bleek, na moleculair onderzoek, geen boleet te zijn maar een korstzwam.)

In deze bijdrage, gebaseerd op mijn voordracht tijdens de Floradag 2018 en op een artikel over dit onderwerp (Kuyper, 2017; zie ook Lindahl & Tunlid, 2015) wil ik de nieuwste inzichten rond dit vraagstuk bespreken.

Ik begin met een definitie te geven van wat we wel en niet onder een saprotrofe levenswijze dienen te verstaan. Daarna zal ik ingaan op de geschiedenis van de gedachte van een gecombineerde levenswijze. Ik bespreek enkele paddenstoelgeslachten waarin zowel saprotrofe als ectomycorrhizavormende soorten voorkomen, omdat dat een basis vormt voor de stelling dat ook soorten beide levenswijzen kunnen combineren. Ik ga in op de vraag naar de evolutionaire weg van saprotrofie naar ectomycorrhiza. Daarbij gaat het om de vraag of er voorbeelden zijn van saprotrofe schimmels die op weg zijn ectomycorrhiza te vormen. Maar het gaat ook om de vraag of de evolutie omkeerbaar is; met andere woorden, zijn er soorten waarvan de vooroudersoort ectomycorrhiza vormde, maar die weer teruggekeerd zijn naar een saprotrofe levenswijze? Als de weg onomkeerbaar is, is dan de weg naar ectomycorrhiza een doodlopende weg? Tot slot ga ik in op de vraag of ectomycorrhizaschimmels wel een rol kunnen spelen in de koolstofkringloop. Daarover schreef ik al eerder in *Coolia* (Kuyper, 1990), maar een deel van wat ik toen schreef kan als achterhaald worden beschouwd, vooral doordat er toen nog geen heldere definitie van saprotrofie werd gehanteerd.

De eerste vraag is dus: wat verstaan we onder een saprotrofe levenswijze? Ik gebruik de term wanneer schimmels koolstof als bouw materiaal en als bron van energie verwerven uit de omzetting (afbraak) van dood organisch materiaal. Die definitie betekent dat een ectomycorrhizavormende soort die organische stof (humus) weliswaar verandert, maar die koolstof niet gebruikt als energiebron en bouwstof, en uitsluitend profijt heeft van de stikstof en fosfor die via die weg worden vrijgemaakt, niet als saprotroof kan worden beschouwd. Daarbij moeten we die vraag naar het verwerven van koolstof als energiebron en bouwstof wel onder ecologisch realistische omstandigheden bestuderen. Het gegeven dat een groot aantal ectomycorrhizaschimmels in een Petrischaaltje in het lab gekweekt kunnen worden in afwezigheid van een boomsoort, in afwezigheid van mogelijke concurrenten en na rijkelijk toevoegen van suiker, vormt geen bewijs. Want we weten niet of die soorten ook in het veld toegang hebben tot eenvoudige suikers in dood organisch materiaal. Bovendien blijken die cultures in het lab nooit vruchtlichamen te vormen. Het feit dat in een seizoensklimaat ec-





tomycorrhizaschimmels de winter overleven door gebruik te maken van koolstof die eerder via de boom aangeleverd werd, kan onder deze definitie evenmin als bewijs voor saprotrofie gelden.

De suggestie dat ectomycorrhizaschimmels strooisel of hout kunnen afbreken is al oud en gaat terug op Frank (1894; zie ook Read, 1987). Hij stelde dat het geen toeval is dat het grootste aantal worteltopjes met ectomycorrhiza in de strooisel- en humuslaag in bossen gevonden wordt, aangezien daar aanvullende koolstofbronnen aanwezig zijn, naast bronnen van voedingsstoffen in organische vorm. De opvatting van Frank is in de vergetelheid geraakt maar weer opgepikt door Read (1987). De opvatting is met name aanwezig in de zogenaamde plan-B hypothese (Talbot et al., 2008), die stelt dat onder omstandigheden van beperkte koolstofbeschikbaarheid ectomycorrhizaschimmels kunnen ‘terugkeren’ naar een saprotrofe levenswijze. Dit model voorspelt dat ectomycorrhizaschimmels de afbraak van strooisel en humus kunnen vertragen of versnellen, afhankelijk van de manier en het succes waarmee ze met saprotrofe schimmels concurreren (Orwin et al., 2011; Moore et al., 2015). Het optreden van het zogenaamde Gadgil-effect, waarbij het doorsnijden van wortels leidt tot afname van ectomycorrhizaschimmels en tot een versnelde strooiselafbraak zou dan bewijs voor deze hypothese zijn (Fernandez & Kennedy, 2016.) Aan het eind van mijn verhaal kom ik op dit Gadgil-effect terug.

Welke bewijzen kunnen we vinden voor de stelling van een gecombineerde levenswijze? Ik ga op drie soorten ‘bewijzen’ in: (1) het gebruik van moleculaire stambomen, (2) het onderzoek aan enzymen en (3) het gebruik van stabiele isotopen van koolstof.

Van verschillende genera is bekend dat er zowel soorten in voorkomen met een saprotrofe als met een ectomycorrhizavormende levenswijze. Voorbeelden zijn *Amanita* (Amaniet), *Entoloma* (Satijnzwam), *Laccaria* (Fopzwam) en *Ramaria* (Koraalzwam). Bij *Amanita* is inmiddels aangetoond dat aan de basis van de amanietenstamboom inderdaad saprotrofe soorten staan en dat er één keer een overgang naar ectomycorrhiza heeft plaatsgevonden (Wolfe et al., 2012). Van die saprotrofe vertegenwoordigers is *A. inopinata* (Zwarte amaniet) de meest bekende. Die overgang met verdereerschikking van het genetische materiaal gepaard. Bepaalde genen, die betrokken zijn bij de omzetting van bepaalde koolstofbronnen (esters), blijken in het geheel niet te

Figuur 2. *Xerocomus subtomentosus* (Fluweelboleet). (Foto: Henk Huijser)





lijken op de enzymen van hun saprotrofe voorouders. Nader onderzoek leerde dat die genen afkomstig zijn van bacteriën en via de bacteriën in het erfelijk materiaal van de amaniet zijn ingebouwd (Chaib de Mares et al., 2014). Het feit dat de saprotrofe amanieten aan de basis van de amanietenstamboom staan, heeft er recent toe geleid dat er zelfs een apart geslacht is voorgesteld, *Saproamanita*, voor de saprotroof levende soorten (Redhead et al., 2016). Er zijn echter verschillende argumenten waarom dit voorstel op zijn minst voorbarig en hoogstwaarschijnlijk zelfs onjuist is. Om die reden hebben verschillende mycologen aangegeven dat er geen enkele reden is om het genus *Amanita* te splitsen (Tulloss et al., 2016).

Bij *Laccaria* is recent een saprotrofe soort beschreven (*L. ambigua*, de dubbelzinnige fopzwam dus) en hier is sprake van de vooroudersoort die in een zustergroeprelatie staat tot de overige fopzwammen (Wilson et al., 2017). Zulke combinaties zijn voor moleculaire biologen natuurlijk erg interessant, want ze bieden de gelegenheid om te onderzoeken hoe de overgang op moleculair niveau zijn sporen heeft nagelaten.

Bij *Entoloma* blijkt dat alle soorten *Entoloma* die ectomycorrhiza vormen (zoals *E. polium*, Elzensatijnzwam; of *E. sordidulum*, Groezelige satijnzwam) zeer nauw verwant zijn en dat er eveneens sprake is van een eenmalige overgang van een saprotrofe levenswijze naar ectomycorrhiza. Binnen *Entoloma* vinden we ook soorten die als wortelparasieten van roosachtigen en iepen bekend staan (*E. clypeatum*, Harde voorjaarssatijnzwam), maar het is nog niet bekend of beide groepen een unieke gemeenschappelijke voorouder delen (Co-David et al., 2009).

Ramaria blijkt heterogeen te zijn en zou om die reden opgesplitst moeten worden in minstens twee geslachten (Giachini et al., 2010). Daarbij vertegenwoordigen de saprotrofe koraalzwammen de oorspronkelijke kenmerktoestand en is ectomycorrhiza afgeleid. Van de saprotrofe soorten is *R. abietina* (Groenwordende koraalzwam) een voorbeeld. Op grond van die nieuwe inzichten zal de soort in de toekomst in het geslacht *Phaeoclavulina* terecht komen (Giachini et al., 2010). De ectomycorrhizavormende soorten, zoals *R. botrytis* (Bloemkoolzwam), blijven als *Ramaria* sensu stricto voortleven. De toekomstige plaats van de saprotrofe *R. stricta* (Rechte koraalzwam) is op dit moment nog niet bekend. Blijkbaar is zelfs een zo opvallende vruchtlichaamsvorm als taxonomisch kenmerk onbetrouwbaar. Hier doet zich een vergelijkbare situatie voor als bij het ectomycorrhizavormende geslacht *Paxillus* en het saprotrofe (en niet eens heel nauw-verwante) geslacht *Tapinella*. Met de kennis van nu is het lastig voor te stellen dat generaties mycologen beide groepen als één geslacht hebben beschouwd.

Hoewel er dus voorbeelden zijn van genera waarin beide levenswijzen voorkomen, volgt daaruit geen bewijs dat er ook soorten zijn met een combinatie van beide levenswijzen.

Wanneer we naar enzymen kijken, moeten we allereerst bedenken dat het vermogen om ectomycorrhiza te vormen in de evolutie meer dan 80 keer ontstaan is. Het valt dan ook te verwachten dat sommige enzymen van saprotrofe voorouders ook te vinden zijn bij ectomycorrhizavormers, maar dat dat voorkomen per groep aanmerkelijk verschilt. Ectomycorrhizaschimmels blijken hun voorouders te hebben in bruinrotschimmels (boleten), witrotschimmels op hout (melkzwammen en russula's) en witrotschimmels op strooisel (amanieten, gordijnzwammen). Toch zijn er opvallende patronen als we naar enzymen van ectomycorrhizaschimmels kijken. Zo zijn enzymen betrokken bij de afbraak van cellulose uiterst schaars en vaak volledig afwezig bij ectomycorrhizaschimmels. Enzymen die betrokken zijn bij de transformatie van lignine en lignine-achtige verbindingen zoals we die in humus aantreffen, vinden we wel



bij ectomycorrhizaschimmels die een voorouder hebben die witrot produceert, maar niet bij soorten waarvan de voorouder bruinrot veroorzaakt (Kohler et al., 2015).

Tot slot kunnen we ook stabiele isotopen van koolstof en stikstof gebruiken om soorten te classificeren

naar hun levenswijze. Het blijkt dat het onderscheid tussen beide levenswijzen scherp is, en dat we in vrijwel alle gevallen op basis van die isotopen kunnen vaststellen welke levenswijze een soort heeft (Henn & Chapela, 2001). Bij *Ramaria* is er volledige overeenstemming tussen dat isotoopsignaal en hun levenswijze (Agerer et al., 2012). Er zijn geen voorbeelden bekend van soorten die een zodanige variatie in hun isotoopsamenstelling hebben, met name koolstofisotopen, dat we kunnen aannemen dat ze er een alternatieve levensstijl op na houden.

Is ectomycorrhiza dus een onomkeerbare weg, waarvan geen terugkeer naar een saprotrofe levenswijze mogelijk is doordat die overgang in levenswijze veranderingen meebrengt (zoals het verlies van het vermogen om cellulose af te breken), die een terugkeer naar een saprotrofe levenswijze uitsluiten? Als we naar stambomen kijken, lijkt die conclusie onontkoombaar. Hoewel soms wordt gesteld dat er een aantal keren een terugkeer naar een saprotrofe levenswijze heeft plaatsgevonden, is er maar één mogelijk geval bekend (Kohler et al., 2015). De soort *Hydnomerulius pinastri* is een saprotrofe soort, maar de zustersoort en de vooroudersoort vormen ectomycorrhiza. We moeten dus hier kiezen voor parallel ontstaan van ectomycorrhiza bij verwante taxa, of voor een mogelijke terugkeer. Op dit moment acht ik het waarschijnlijker dat hier sprake is van parallele evolutie; dat betekent dat we geen goed bewijs hebben voor terugkeer naar een saprotrofe levenswijze. Is ectomycorrhiza daarmee een doodlopende weg? Bij de meeste groepen is dat inderdaad het geval. Alleen bij de boleten blijkt er nog een alternatief voorhanden. Binnen de Boletales is er drie keer evolutie opgetreden van ectomycorrhiza naar mycoparasitisme (soms in combinatie met het vermogen om ectomycorrhiza te vormen). Dit betreft de Gomphidiaceae (de spijkerzwammenfamilie; parasiet op ectomycorrhizavormers van de geslachten *Suillus* (Boleet) en *Rhizopogon* (Vezeltruffel)); *Pseudoboletus parasiticus* (Kostgangerboleet; parasiteert op *Scleroderma citrinum* (Gele aardappelbovist)); en de zeer nauw-verwante geslachten *Chalciporus* (Peperboleet, Robijnboleet) en *Buchwaldoboletus* (Houtboleet). Deze soorten parasiteren respectievelijk op *Amanita muscaria* (Vliegenschwam), een nog onbekende soort, en de niet-ectomycorrhiza-



Figuur 3. *Ramaria abietina* (Groenwordende koraalzwam). (Foto: Henk Huijser)



Figuur 4. *Entoloma clypeatum* (Harde voorjaarssatijnzwam). (Foto: Henk Huijser)

den en Fijnspar. Daarvan bleken er 32 soorten na 6 maanden dennenwortels oppervlakkig te koloniseren, terwijl vijf soorten dat bij fijnspar deden. Maar oppervlakkige kolonisatie is nog lang geen vorming van ectomycorrhiza. Als we striktere criteria hanteren, wordt het duidelijk dat die overgang nog niet zo makkelijk is. Slechts twee soorten lieten een soort mantelstructuur op dennenwortels zien, namelijk *Coniophora crebella* en *Hypholoma capnoides* (Dennenzwavelkop). De vorming van een Hartig-net werd slechts eenmaal gezien, bij een fijnspar die gekoloniseerd werd door *Phellinus igniarius* (Echte vuurzwam): niet de eerste kandidaat om als ectomycorrhizasymbiont in naaldbossen te gelden.

Het moge duidelijk zijn dat er geen bewijs is dat ectomycorrhizaschimmels strooisel of hout kunnen afbreken en er een alternatieve saprotrofe levensstijl op na kunnen houden. Maar het is ook duidelijker geworden dat we de rol van ectomycorrhizaschimmels in de koolstofkringloop in bossen niet mogen onderschatten. Dat zou kunnen blijken uit het Gadgil-effect, de versnelde afbraak van strooisel en humus na doorsnijden van wortels waardoor ectomycorrhizaschimmels verdwijnen. Weliswaar is dit effect herhaaldelijk gerapporteerd, maar onderzoekers die kritisch staan tegenover de theorie, hebben er op gewezen dat na doorsnijden van de wortels ook de vochtbalans verandert en dat dat ook kan bijdragen tot een toename van de afbraaksnelheid. Bovendien zijn de dode wortels en hyfen van ectomycorrhizaschimmels een goede energiebron, die daarmee de afbraak van slecht afbreekbare verbindingen kunnen bevorderen. Ook de combinatie van achteruitgang van ectomycorrhizaschimmels en het dikker worden van de strooisellaag in bossen kan niet als direct bewijs gelden dat deze soorten bij de afbraak van organisch materiaal betrokken zijn. Er zijn daarvoor andere verklaringen te vinden, zoals de gevoeligheid voor hoge beschikbaarheid aan stikstof van enzymen van saprotrofe soorten die bij de afbraak van lignine betrokken zijn (Lilleskov et al., 2019).

Het verdwijnen van een flinke hoeveelheid humus op grotere diepte in de paramó, een typische vegetatie uit het bergland van Zuid-Amerika, wijst op de belangrijke rol van ectomycorrhizaschimmels in de koolstofkringloop. Op die paramó zijn dennen geplant die gekoloniseerd zijn door *Suillus luteus* (Bruine ringboleet). Daar bleek een aanzienlijke hoeveelheid koolstof verdwenen op plaatsen waar dennen waren aangeplant (Chapela et al., 2001). Maar

zavormende *Phaeolus schweinitzii* (Dennenvoetzham) (Nuhn et al., 2013)).

Waar terugkeer naar een saprotrofe levenswijze (vrijwel) onmogelijk is, is het denkbaar dat er nog steeds evolutie plaatsvindt in de richting van het vermogen om ectomycorrhiza te vormen. Smith et al. (2017) onderzochten 291 soorten saprotrofe schimmels (bruinrotschimmels, witrotschimmels van hout en strooisel) en lieten die samengroeien met zaailingen van Grove



van die koolstof eindigde vrijwel niets in de vruchtlichamen van de boleten. De koolstof van die paddenstoelen was hoogstens enkele jaren oud, terwijl die oude koolstof die door de ringboleet werd omgezet vele honderden of zelfs duizenden jaren oud was. Blijkbaar kon die koolstof dus niet gelden als bouwmate-



Figuur 5. *Ramaria pallida* (Bleke koraalzwam). (Foto: Henk Huijser)

riaal voor schimmelweefsel, maar werd de humus afgebroken om daarmee toegang te krijgen tot de organische stikstof die in die humuslaag aanwezig was. Ook van gordijnzwammen (*Cortinarius*) is aannemelijk gemaakt dat ze organische stof kunnen omzetten om stikstof te verwerven (Bödeker et al., 2014). Ik schreef daar al over in een vorige Coolia (Kuyper, 2018).

Met boleten (en verwanten zoals krulzomen) en gordijnzwammen zijn ook de twee belangrijkste groepen genoemd van ectomycorrhizaschimmels die het vermogen hebben om organische stof om te zetten en daaruit voedingsstoffen in organische vorm te verwerven. De koppeling aan omzetting van humus (oude organische stof; relatief vers strooisel wordt door deze schimmels nauwelijks veranderd) aan verwerving van voedingsstoffen blijkt uit het feit dat de activiteit van enzymen om humus af te breken gelijktijdig omhooggaan met enzymen om stikstof en fosfor uit dat materiaal te verwerven. Van melkzwammen en russula's, die vaker in de strooisellaag worden gevonden, zijn er geen aanwijzingen dat deze soorten betrokken zijn bij omzettingen van organische stof. Ook van andere groepen, zoals fopzwammen, cantharellen, stekelzwammen en vezelkoppen weten we nog niet of ze in staat zijn om organische stof om te zetten en daaruit stikstof en fosfor te verwerven.

Op basis van onze huidige kennis constateer ik dat het onderscheid tussen saprotrofe en ectomycorrhizavormende schimmels dus zeer scherp is en dat er geen aanwijzingen zijn dat afzonderlijke soorten beide levensstijlen combineren. Er zijn evenmin aanwijzingen dat ectomycorrhizavormende soorten weer zijn 'teruggekeerd' naar een saprotrofe levenswijze. Maar het is tegelijk duidelijk dat, zonder dat ectomycorrhizaschimmels saprotroof kunnen leven, ze een belangrijke bijdrage leveren aan de koolstofkringloop.

Literatuur

- Agerer, R., J. Christian, C. Mayr & E. Hobbie (2012). Isotopic signatures and trophic status of *Ramaria*. *Mycological Progress* 11: 47–59.
- Arnolds, E., T.W. Kuyper & M.E. Noordeloos (1995). Overzicht van de Paddestoelen in Nederland. Wijster, Nederlandse Mycologische Vereniging.
- Bödeker, I.T.M., K.E. Clemmensen, W. de Boer, F. Martin, Å. Olson & B.D. Lindahl (2014). Ectomycorrhizal



- Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist* 203: 245–256.
- Chaib de Mares M., J. Hess, D. Floudas, A. Lipzen, C. Choi, M. Kennedy, I.V. Grigoriev, A. Pringle (2014). Horizontal transfer of carbohydrate metabolism genes into ectomycorrhizal *Amanita*. *New Phytologist* 205: 1552–64.
- Chapela, I.H., L.J. Osher, T.R. Horton & M.R. Henn (2001). Ectomycorrhizal fungi introduced with exotic pine plantations induce soil carbon depletion. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1733–1740.
- Co-David, D., D. Langeveld & M.E. Noordeloos (2009). Molecular phylogeny and spore evolution of Entolomataceae. *Persoonia* 23: 147–176.
- Fernandez, C.W. & P.G. Kennedy (2016). Revisiting the ‘Gadgil effect’: do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist* 209: 1382–1394.
- Frank, A. (1894). Die Bedeutung der Mykorrhiza-pilze für die gemeine Kiefer. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 16: 185–190.
- Giachini, A.J., K. Hosaka, E. Nouhra, J. Spatafora & J.M. Trappe (2010). Phylogenetic relationships of the Gomphales based on nuc-25S-rDNA, mt-12S-cDNA, and mit-atp6-DNA combined sequences. *Fungal Biology* 114: 224–234.
- Henn, M.R. & I.H. Chapela (2001). Ecophysiology of ^{13}C and ^{15}N isotope fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhizal divide. *Oecologia* 128: 480–487.
- Kohler, A., A. Kuo, L.G. Nagy, E. Morin, K.W. Barry, F. Buscot, B. Cambäck, C. Choi, A. Clum, J. Colpaert et al. (2015). Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics* 47: 410–415.
- Kuyper, T.W. (1990). De rol van ectomycorrhiza-schimmels in de nutriëntenkringloop. *Coolia* 33: 32–37.
- Kuyper, T.W. (2017). Carbon and energy sources of mycorrhizal fungi: obligate symbionts or latent saprotrophs? In: N.C. Johnson, C. Gehring & J. Jansa (eds), *Mycorrhizal mediation of soil – Fertility, structure, and carbon storage*, p. 357–374. Elsevier, Amsterdam.
- Kuyper, T.W. (2018). De donkere kant van de gordijnzwam. *Coolia* 61: 200–204.
- Lilleskov, E.A., T.W. Kuyper, M.I. Bidartondo & E.A. Hobbie 2019. Atmospheric nitrogen deposition impacts on the structure and function of forest mycorrhizal communities: a review. *Environmental Pollution* 248: 148–162.
- Lindahl, B.D. & A. Tunlid (2015). Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* 205: 1443–1447.
- Lindahl, B.D., K. Ihrmark, J. Boberg, S.E. Trumbore, P. Högberg, J. Stenlid & R.D. Finlay (2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173: 611–620.
- Lindeberg, G. (1948). On the occurrence of polyphenol oxidases in soil inhabiting Basidiomycetes. *Physiologia Plantarum* 1: 196–205.
- Moore, J.A.M., J. Jiang, W.M. Post & A.T. Classen (2015). Decomposition by ectomycorrhizal fungi alters soil carbon storage in a simulation model. *Ecosphere* 6(3): article 29.
- Nuhn, M.E., M. Binder, A.F.S. Taylor, R.S. Halling & D.S. Hobbie (2013). Phylogenetic overview of the Boletineae. *Fungal Biology* 117: 479–511.
- Orwin, K.H., M.U.F. Kirschbaum, M.G. StJohn & I.A. Dickie (2011). Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment. *Ecology Letters* 14: 493–502.
- Read, D.J. (1987). In support of Frank’s organic nitrogen theory. *Angewandte Botanik* 61: 25–37.
- Redhead, S.A., A. Vizzini, D.C. Drehmel and M. Contu (2016). *Saproamanita*, a new name for both *Lepidella* E.-J. Gilbert and *Aspidella* E.-J. Gilbert (*Amaniteae*, *Amanitaceae*). *IMA Fungus* 7: 119–129. doi:10.5598/ima fungus.2016.07.01.07
- Smith, G.R., R.D. Finlay, J. Stenlid, R. Vesaitis & A. Menkis (2017). Growing evidence for facultative biotrophy in saprotrophic fungi: data from microcosm tests with 201 species of wood-decay basidiomycetes. *New Phytologist* 215: 747–755.
- Talbot, J.M., S.D. Allison & K.K. Treseder (2008). Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology* 22: 955–963.
- Tulloss, R.E., T.W. Kuyper, E.C. Vellinga, Z.L. Yang, R.E. Halling, J. Geml, S. Sánchez-Ramírez, S.C. Gonçalves, J. Hess & A. Pringle (2016). The genus *Amanita* should not be split. *Amanitaceae* 1(3): 1–16.
- Wilson, A.W., K. Hosaka & G.M. Mueller (2017). Evolution of ectomycorrhizas as a driver of diversification and biogeographic patterns in the model mycorrhizal mushroom genus *Laccaria*. *New Phytologist* 213: 1862–1873.
- Wolfe, B.E., R.E. Tulloss & A. Pringle (2012). The irreversible loss of a decomposition pathway marks the single origin of an ectomycorrhizal symbiosis. *PLoS One* 7: e39597.