

SCLEROGASTER COMPACTUS (TUL. & TUL.) SACC., EEN NIEUWE TRUFFEL VOOR NEDERLAND EN METEEN OOK EEN NIEUW TRUFFELGESLACHT VOOR ONS LAND

Gert Immerzeel, Vrijheidslaan 64, 3621 HJ, Breukelen (gertimmerzeel@hotmail.com)

Jaap Wisman, Naturalis Biodiversity Center, Darwinweg 2, 2333 CR Leiden

Immerzeel, G. & J. Wisman (2022): *Sclerogaster compactus*, a new species and a new genus for The Netherlands. *Coolia* 65(4): 174-183.

We describe and illustrate the first find of the truffle *Sclerogaster compactus* in The Netherlands (estate Nijenrode, Breukelen, province of Utrecht). The features of this collection (and a second one, found in 2021 in the coastal dunes near Noordwijk) are compared to literature, and the relation between *Sclerogaster* and *Gastrum* is discussed.

Het wonen en werken op een mycologisch kroonjuweel als het kasteelpark Nijenrode zorgt altijd wel voor leuke verrassingen. De echtgenote van de eerste auteur wandelt graag en heeft oog voor de natuur en zo komt ze op 26 oktober 2010 thuis met: “Is dit ook nog wat?” terwijl ze een aantal kleine witte knolletjes in de hand heeft. De reactie was in eerste instantie: “Ha, eindelijk weer eens wat zijdetruffeltjes”. De truffels groeiden half bovengronds, op een verrommelde plek, tussen houtsnippers, samen met veel Kleine stinkzwammen (*Mutinus caninus*) en Roze stinkzwammen (*M. ravenelii*), waardoor de aandacht van de vindster naar deze plek werd getrokken. Het jaar ervoor was in deze bosrand het nodige gezaagd, gerooid en gesnipperd ten behoeve van de aanleg van een nieuw pad van het landgoed naar een aangrenzend parkeerterrein.

De Witte zijdetruffel (*Hymenogaster tener*) is vanaf 1972 zo nu en dan op het terrein gevonden (16×), maar het jaar 2003 was al weer de laatste keer; zie NMV-Verspreidingsatlas: <https://www.verspreidingsatlas.nl/0213060> Al snel bleken het echter geen zijdetruffels te zijn en de daaropvolgende speurtocht leidde uiteindelijk naar het geslacht *Sclerogaster*.

Figuur 1. Verse exemplaren van *Sclerogaster compactus* op landgoed Nijenrode. Ze groeiden op een wat verrommelde plek met veel loofhoutspaanders in loofbos op rivierklei. (Foto's: Gert Immerzeel)



Beschrijving van *Sclerogaster compactus* uit Breukelen

Habitat: loofbos op rivierklei met beuk, haagbeuk en veldesdoorn, op verrommelde plek half bovengronds tussen snippers (Figuur 1).

Vruchtlichamen (n=40): subgloboos – globoos, 0,7–1,7 cm diameter, stevig en compact, hard maar ook soms elastisch, glad, kalkwit, later wat meer okerkleurig (tot Methuen 7E6); aan de basis met rhizomorfen (Figuren 1a, 2, 3b) waarvan de wanden in Melzer's reagens rood tot bruinrood verkleuren (dextrinoid).

Peridium: niet pelbaar, vers 300–430 μm dik, droog 280–310 μm , 2-lagig, dunne buitenlaag (cortex) met hyfen en binnenlaag bestaande uit een pseudoparenchym met globose tot subglobose cellen van 10–20 μm diameter.

Gleba: jong eerst wittig, later gelig en uiteindelijk abrikoos-okergeel kleurend (Methuen 6C7) (Figuur 3). De radiaal gerangschikte sporenkamers zijn met de loop zichtbaar en soms leeg. De gleba is omgeven door een binnenste laag (endoperidium) van waaruit zich dunne wanden ontwikkelen die de gleba ingroeien en op doorsnede de boomvormige vertakkingen vormen. Het vruchtlichaam vormt met het peridium en de gleba een stevig verankerd compact geheel en is hard na het drogen. Centraal is de columella zichtbaar (Figuur 3a), 3 mm lang en 0,8 mm dik, die eindigt in een klein wit steriel 1,5 mm breed centrum. Opvallend is dat de zuil naar beneden dwars door het parenchym gaat en dan doorloopt tot in de epidermis. Hoewel de basis van de zuil niet goed te zien is, lijkt het alsof de columella een gedegenereerde steel is.

Sporen: subgloboos, 5,5 – 7,8 μm diameter, ornamentatie ca. 1 μm hoog met dikke, forse wratten met verbindingen en een onregelmatig oppervlak, onder de lichtmicroscopie puntig lijkend (Figuur 6a), maar met Scanning Electron Microscopy (SEM) duidelijk stomper, zelfs afgevlakt (Figuren 6b,c). De apiculus (pedicel) is 1,3 – 2 μm lang. Aangezien de truffels (net als bijv. stuifzwammen) hun sporen niet afschieten zoals o.a. bij plaatjeszwammen, heeft de apiculus hier verder geen functie en de sporen breken gewoon af (Figuur 6c).

Basidiën: niet bestudeerd

Geur: fris, zepig, later zurig en meer aardachtig, naar bieten. Smaak: gering, uiteindelijk licht bitter-zurig.

KOH: negatief.



Al snel bleek de literatuur over het geslacht *Sclerogaster* zeer beperkt, zodat de determinatie nogal wat voeten in de aarde had. Verschillende soorten kwamen in beeld, waaronder *Sclerogaster gastrosporoides* Pilát & Svrček en *S. lanatus* R. Hesse (1891).

Figuur 2. Verse exemplaren van *Sclerogaster compactus* uit Nijenrode, met opvallende rhizomorfen. (Foto: Gert Immerzeel)



Figuur 3. Dwarsdoorsneden van vruchtlichamen van *Sclerogaster compactus*. a: rijpe exemplaren (Foto: Gert Immerzeel); b: exemplaren van diverse leeftijd. (Foto: Jaap Wisman)

Binnen de kleiboswerkgroep stelde de tweede auteur voor om externe expertise te vragen, maar ook dat bleek lastiger dan gedacht. Na een brievenronde langs Japan (Kentaro), Italië (Montecchi), Polen (Lawrynowicz) en Zwitserland (Senn-Irlet), kwamen we uiteindelijk, via Else Vellinga, bij enkele truffelspecialisten in de VS uit. De specialist Jim Trappe bleek graag bereid het materiaal te bestuderen. Zijn conclusie was uiteindelijk: “close to *S. lanatus*”. De type-beschrijving van deze soort heeft kenmerken die ook voor *S. compactus* gelden. Diverse auteurs beschouwen *S. lanatus* en *S. compactus* als synoniemen, zoals Montecchi (2000) en Hintz (1982). Jülich (1984), daarentegen, neigt weer naar synoniemie met *S. hysteroangoides*. Ook *S. broomeianus* wordt wel als synoniem genoemd. Uiteindelijk heeft moleculair onderzoek de doorslag gegeven en hebben we gekozen voor de naam *S. compactus* (Tul. & C. Tul.) Sacc. in Syll. fung. (Abellini) 11: 170 (1895).

Internationaal gezien is *S. compactus* een zeer zeldzame soort die maar enkele keren gevonden is (stand 2010): Duitsland 10×, Spanje 8×, Engeland 6×, Frankrijk 3×, en in diverse andere landen slechts één keer: Noorwegen, Zweden, Finland, Zwitserland, Italië, Hongarije, Slowakije, Griekenland, Israël, Marokko en Tunesië, en mogelijk in Japan. Het Nationaal Herbarium Naturalis (NHN) te Leiden bezit vier collecties: twee uit Duitsland en twee van Montecchi uit Italië.

Het heeft 10 jaar geduurd voordat er in Nederland, in maart 2021, uit Boswachterij Noordwijk een tweede vondst van deze truffel wordt gemeld (Figuur 4), die met hulp van een getrainde hond gevonden werd (Leo Jalink, Martijn Burgers, Eddy van der Voorn en Casper Zuyderduyn).

Hoe herken je *Sclerogaster compactus*?

In Tabel 1 staan de belangrijkste kenmerken van de twee Nederlandse vondsten van *S. compactus* naast hetgeen diverse bronnen uit de literatuur daarvan vinden. Uit de tabel blijkt dat de verschillende auteurs die over *S. compactus* gepubliceerd hebben nogal van mening verschillen over de kenmerken en ook de afbeeldingen zijn soms erg verwarrend. Het Duitse en Spaanse materiaal wordt vaak met grauwe, olijf-blauwgroene gleba afgebeeld; mogelijk betreft dit ontwikkelingsstadia.

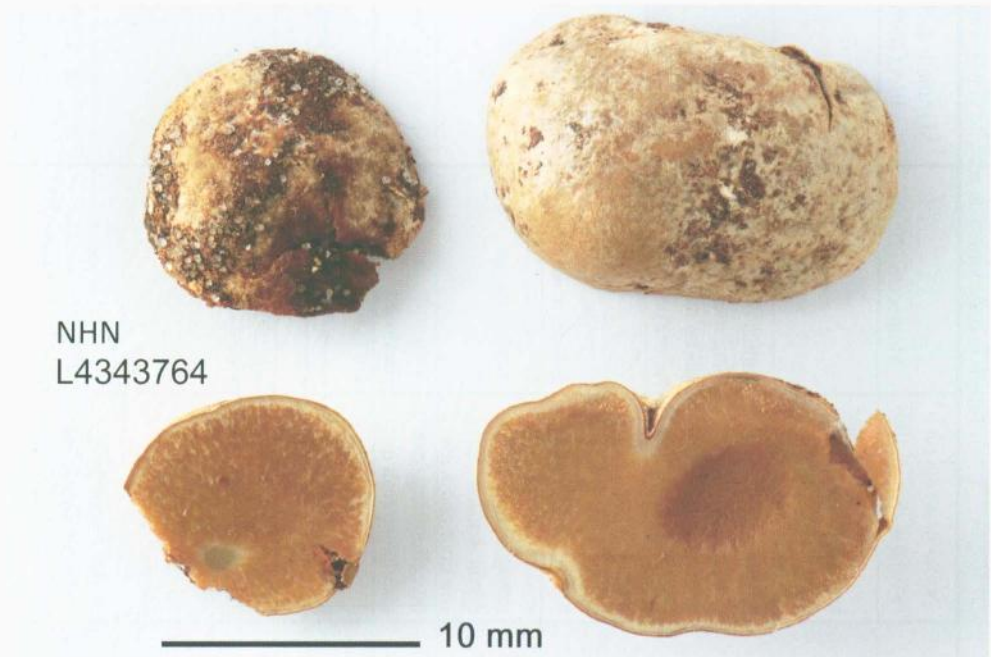
Wat betreft het verzamelde materiaal uit Noordwijk van 3 maart en 14 april 2021: er was in het veld bij de laatste vondst twijfel of deze *Sclerogaster* dezelfde was als die uit maart. De kleur van de gleba van het rijpe exemplaar uit april was bruin, maar bij het onrijpe exemplaar van maart kwam de kleur meer overeen met *S. hysterangioides* “with faint hue of blue green” (Montecchi 2000), schrijft Leo Jalink. Hij heeft er uitgebreid microscopisch naar gekeken en kon totaal geen verschillen vinden tussen het onrijpe exemplaar met bijna witte gleba en de rijpe exemplaren met bruine gleba, behalve dan dat bij het onrijpe exemplaar de basidiën goed zichtbaar waren en de sporen nog helemaal kleurloos. Die vage blauwzweem van het onrijpe exemplaar was ook bij daglicht niet heel erg opvallend. Zijn voorlopige conclusie is dat beide *S. compactus* betreffen en dat *S. hysterangioides* uit (onder andere) Montecchi (2000) waarschijnlijk niets anders is dan onrijpe *S. compactus*. DNA onderzoek moet nog plaats vinden.

Overeenkomsten en verschillen in bouw tussen *Geastrum* en *Sclerogaster*

Truffels vormen een systematisch heterogene groep paddenstoelen (de Vries, 1971; Gams, 1979). Binnen de basidiomyceten, maar vooral ook binnen de ascomyceten is zulke heterogeniteit van zo op het oog best veel op elkaar lijkende soorten een bekend verschijnsel. Deze truffel-diversiteit vind je bij de basidiomyceten bijv. in de families Agaricaceae, Russulaceae (met zowel *Russula* als *Lactarius*), en Cortinariaceae.

Van het geslacht *Sclerogaster* vermoedde men op morfologische gronden al een relatie met de Aardsterren (*Geastrum*). Moleculair-phylogenetisch onderzoek door Hosaka et al. (2006, 2008) toont die relatie duidelijk aan.

Figuur 4. Buitenoppervlak en dwarsdoorsnede van vruchtlichamen van *Sclerogaster compactus*, gevonden op 3 maart 2021 in Boswachterij Noordwijk. (Foto: Gerrit Maarten Jansen)



Tabel 1. Overzicht van de kenmerken van *Sclerogaster compactus* van landgoed Nijenrode vergeleken met de hoofdzakken uit de gebruikte literatuur. Tevens is opgenomen de recente vondst van de soort in Boswachterij Noordwijk beschreven door Leo Jalink.

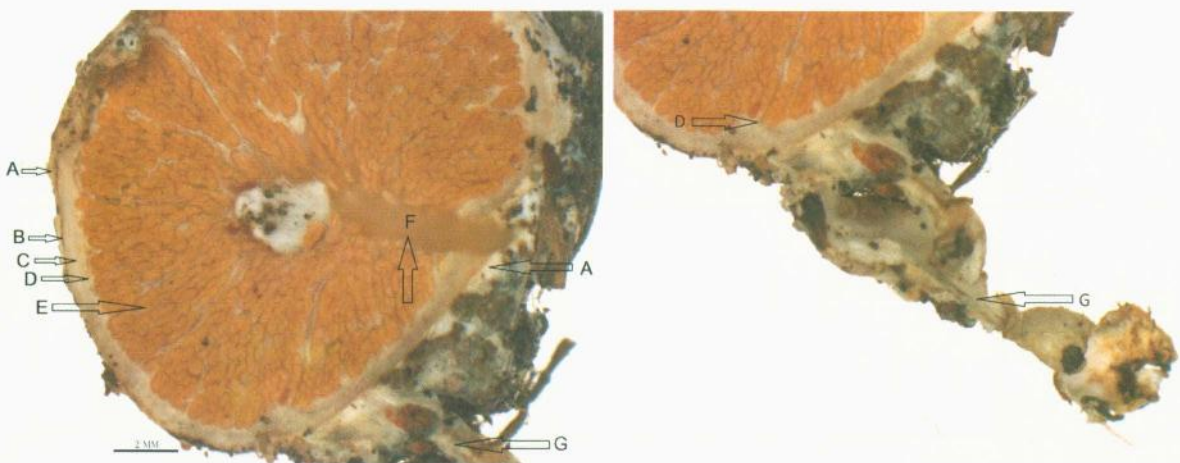
Kenmerk	Collectie Nijenrode	Montecchi (2000)	Martinelli & Senn-Irlet (2008)	Jülich (1984)	Hintz (1982)	Funga Nordica (2012)	Collectie Noordwijk
Habitat	kalkhoudende rivierklei met <i>Mutinus caninus</i> en <i>ravenelii</i> , bovengronds in strooisel laag met houtsnippers, blijkbaar saprotroof	humus ontbindend blad, met grond deeltjes en mos, blijkbaar saprotroof	humus gemengd bos	gemengd bos	—	in kruidenrijke bossen dicht bij de oppervlakte	in ontkalkte humeuze top laag onder Esdoorn, Spaanse Aak, Eik en Witte abeel
Diameter	7-17 mm, globoos	5-10 mm, subgloboos	10-25 mm	5-10 mm	10-15 mm	5-10 mm, globoos	ingedrukt globoos tot ovaal, 9-11 (16) mm
Textuur	stevig, elastisch, droog, hard, omgeven door een witte myceliumlaag, met standplaatsresten	elastisch	zacht	—	zacht-vast-taai-hard, door vlokkelig, wit hyfendek omgeven	zeer hard indien droog, omgeven door overvloedig wit mycelium	compact, oppervlakt mat en omgeven met een wat wollige myceliumlaag, met aangebechte grond
Geur	sterk, zepig, zurig	—	fruitig met knoflook	—	zwammig	onopvallend	zeer sterk, onaange-naam zuur
Buitenlaag (cortex)	op doorsnede gelig bruin, de dunne laag bestaat uit doorvlochten hyfen	wit tot geel	wit	wit tot lichtgeel	wit, oker, lichtbruin geelgroen tot bruinig	wit, dun, geel verkleurend	in doorsnede gelig bruin, oppervlakt jong, geelwit gevlekt, bleekgelig grijs tot gelig bruin, 0.05 mm dik zeer compact, bestaande uit dikwandige vertakte hyfen van 4,5-6,5 µm
Peridium	niet pelbaar	niet pelbaar	niet pelbaar	niet pelbaar	—	niet pelbaar	compact

Peridopellis (in Funga Nordica!)	2-lagig, binnenste laag met nerfachtige tramale voortzettingen in de gleba	2-lagig	ongeveer 2-lagig	2-lagig	2-lagig (hyfen buitenste laag 3-4 µm, binnenste laag 10-20 µm)	binnenlaag 0,6-0,7 mm dik, wit, licht glanzend, enigszins gegelatineerd
Rhizomorfen	overvloedig, dextrinoid.	basaal, en wisselend van dikte	aanwezig, dextrinoid	—	—	—
Columella	steriele zuil vanaf de cortex en los-vast eindigend in het centrum van de gleba, rudimentaire steel	afwezig of slecht ontwikkeld	rudimentair	—	onopvallend en later verdwijnend	—
Sporenmassa	—	—	—	—	geel	gelig bruin (mic)
Sporenmaat & -vorm	5,5-7,8 µm, vrij rond	4-6 (7) µm, praktisch bolvormig, maar ook eivormig.	8-9 × 7,5-8 µm	5 tot 7 µm	5-7 µm, subglobose	4,4-5,2-5,8 x 3,9-4,3-5,0 µm; Q = 1,08-1,20-1,43, subglobose
Ornament	dikke wratten met onregelmatige toppen, stomp, vlak en ook puntig, hoogte 0,5-0,8 µm	niet erg dichte gedrongen stompe wratten ± 0,5 µm, cyanofiel.	stomp (afgekap) 0,5 µm	laag 0,4-0,7 x 0,3-0,5 µm	glad tot licht wrattig	dicht met lage wratten 0,3 µm, sterk cyanofiel, niet congo-fiel, niet amyloid
Apiculus	duidelijk, 1,3-2 µm, met opvallende litten van het breekpunt (SEM-foto)	duidelijk (hier sterigma overblijfsel genoemd)	duidelijk	kort 0,5-0,7 µm	—	coll 9779: 0,5-0,9 x 0,7 µm & coll 9875: hol 0,7-1,1 x 0,8 µm
Gleba	ontelbare jong wittige daarna lichtgele tot oranjegele ovale sporenkamers	homogeen geel tot oker	radiaal kamerig, geel tot oker	geel tot oranjegeel	witachtig dan bleek oranje, met groenige tint, kraakbeenachtig-stevig	rijpe collectie: geelbruin, met smalle nerven van wit weefsel; onrijpe collectie: grijsachtig wit met een vage tint blauwgroen
	<i>S. lamatus?</i>	<i>S. lamatus</i> , <i>S. broom-</i>			<i>S. hysteringioides</i> , <i>S. broomeanus</i> , <i>S.</i>	

Bij het beschrijven van de overeenkomsten en verschillen tussen *Geastrum* en *Sclerogaster* hebben we gebruik gemaakt van het overzicht van de aardsterren van Nederland (Jalink 1995). De sporen zijn wat kleur, ornamentatie en grootte betreft vergelijkbaar. De opvallendste macroscopische overeenkomsten zijn tijdens de ontwikkeling, waarbij de jonge exemplaren van een aardster zich in de bovenlaag van de grond bevinden, met de vorm van een tulpenbol. *Geastrum* en *Sclerogaster* bestaan in deze groeifase van buiten naar binnen achtereenvolgens uit (zie Figuur 5): een zwamvloklaag, gevormd vanuit de rhizomorfen, een vezellaag, een vlezige laag en de gleba, waarin de sporen gevormd worden, met centraal een steriele zuil (columella). De basis van de steriele zuil bij *Geastrum* zit in de vezellaag. Daar waar het de vlezige laag kruist noemt Jalink het steel, maar het vervolg naar het centrum van de gleba noemt hij ook columella. Onderzoek naar de bouw van rhizomorfen door Cl  men  on et al. (2007) toont de gelijkenis aan van de structuur van rhizomorfen van *Sclerogaster* en *Geastrum*, beide behorende tot de orde van Geastrales. Van aardsterren is bekend dat ze saprotroof groeien, met als uitzondering het Weerhuisje (*Astraeus hygrometricus*), die vormt ectomycorrhiza. Hosaka & Castellano (2008) zeggen over *Sclerogaster* het volgende: "Het is belangrijk om te vermelden dat het geslacht *Sclerogaster* vermoedelijk saprotroof is. Hoewel direct bewijs ontbreekt, wijst hun habitat op verrot hout en takken of in dikke humuslagen erop, dat het geen ectomycorrhiza-vormende schimmels zijn".

Zodra exemplaren uit de geslachten *Scleroderma* en *Geastrum* volwassen worden, zijn er opmerkelijke verschillen en dat heeft alles te maken met de sporenverspreiding. De aardsterren hebben een bijzonder laagje tussen de vlezige laag (exodermis) en de dunne laag rond gleba (endodermis) die degenerereert, waardoor de vlezige laag los komt en tenslotte in de

Figuur 5. De bouw van *Sclerogaster compactus*. A: myceliumlaag, B: cortex, de buitenste donkere laag van het peridium, C: exoperidium, de vlezige buitenste laag van het peridium, D: endoperidium, de dunne binnenste laag direct rond de sporenmassa, E: gleba, met sporen binnenin de sporenkamers, F: columella, een steriele smalle zuil eindigend in het centrum van de gleba, G: rhizomorf, verbonden met de myceliumlaag rond het vruchtlichaam die blijkbaar na verloop van tijd gemakkelijk loslaat, gezien het feit dat bij sommige vruchtlichamen de rhizomorfen los lagen. (Foto's: Jaap Wisman & Bertie Joan van Heuven)

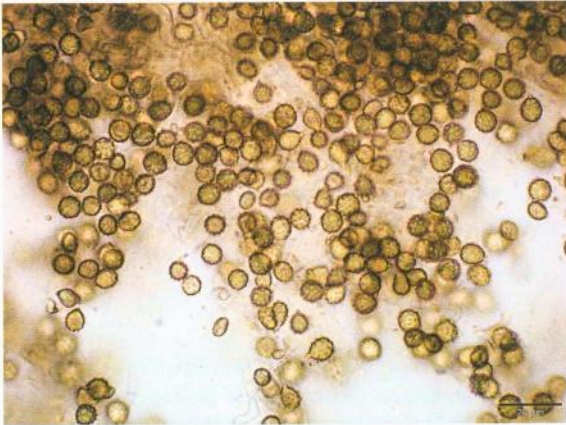


vorm van slippy naar buiten buigen waardoor de stervorm ontstaat. Dan komt het bolletje vrij en wordt opgetild door de slippy om de sporen door de wind te laten verspreiden. Tijdens dit optillen wordt de verbinding met de rhizomorfen verbroken en krijgen vindsters van aardsterren die meestal niet te zien. Bij *Sclerogaster* zitten de vezellaag, de vlezige laag en de wand van de gleba vast aan elkaar en, zoals eerder beschreven, groeit de wand (endodermis) in de gleba en ontstaat een compact en zeer stevig geheel wachtend op “beestjes” om de sporen te verspreiden. Dit verschil is de oorzaak dat soorten bij aardsterren macroscopisch makkelijker herkenbaar zijn, zoals bijvoorbeeld de Gekraagde aardster, de Baret aardster, de Ruwe aardster, de Gewimperde aardster enz. Bij *Sclerogaster* is deze differentiatie moeilijk herkenbaar en de soorten zijn lastig te determineren.

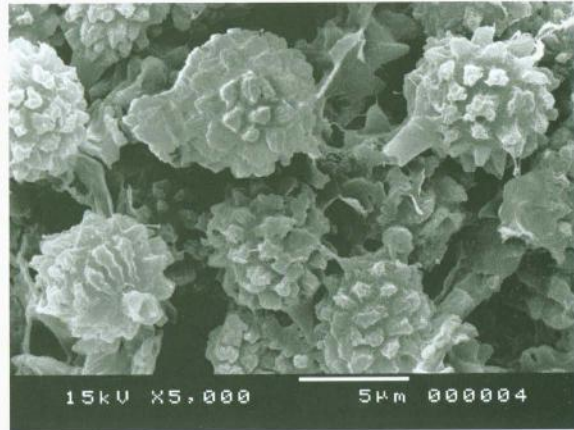
Synoniemen

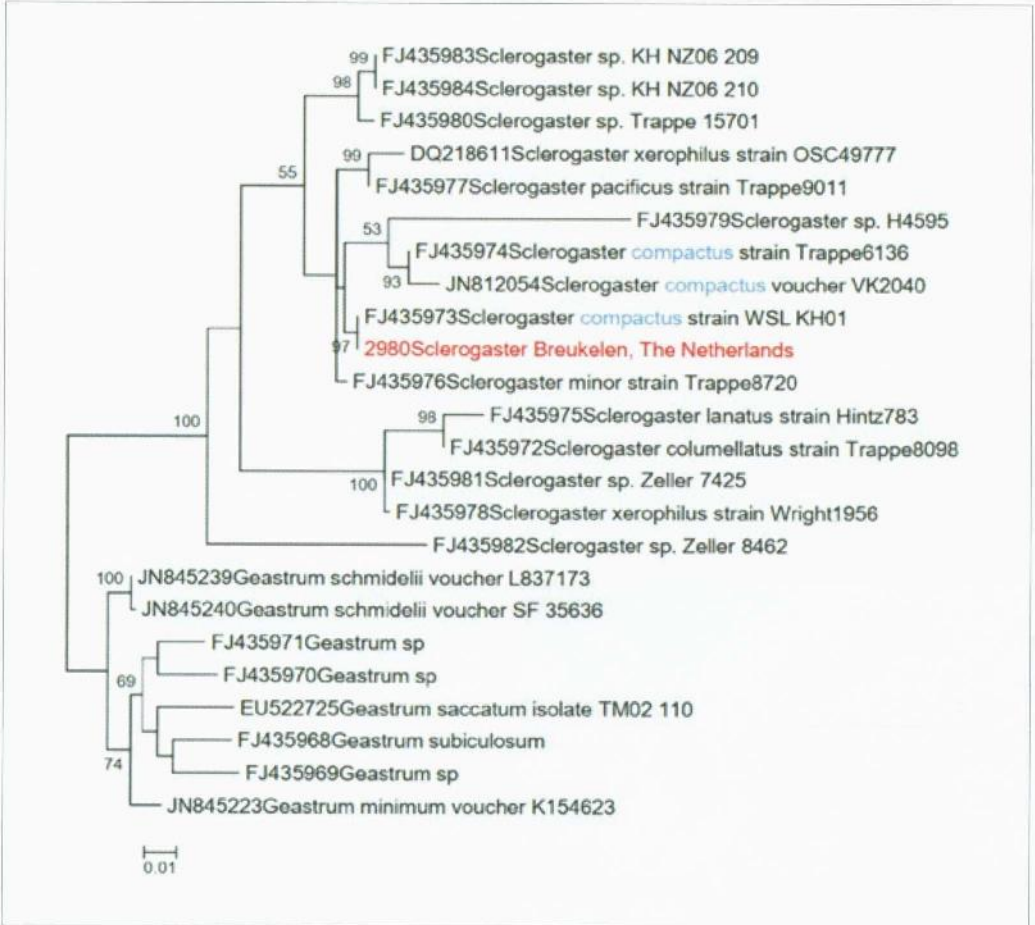
Jim Trappe schrijft in mei 2012 na bestudering van de hem toegezonden vruchtlichamen het volgende: “Ik ben het eens met uw beoordeling van de verschillende soorten en de verschillende manieren waarop ze zijn geïnterpreteerd. Een probleem is dat maar weinig auteurs aangeven of ze wel of niet typen hebben bestudeerd. In sommige gevallen bestaan typen mogelijk niet of worden ze niet uitgeleend”.

Eén van de problemen lijkt de interpretatie van de witte kleur van de vruchtlichamen te zijn. Sommige auteurs beschrijven de buitenste laag van het peridium als wit terwijl niet duidelijk wordt of ze het myceliumomhulsel bedoelen. Soms betreft het typemateriaal dat vroeger maar van één



Figuur 6. Sporen van *Sclerogaster compactus*. Vanaf linksboven, tegen de klok in: a: onder lichtmicroscop (foto Jaap Wisman), b, c: onder Scanning Electron Microscope (SEM), verschillende vergrotingen. (Foto's: Bertie Joan van Heuven)





Figuur 7. Maximum Likelihood stamboom van representatieve *Geastrum* en *Sclerogaster* soorten. Het in rood aangegeven exemplaar is de *Sclerogaster*-collectie uit Nijenrode. Alle andere *Sclerogaster compactus* sequenties zijn aangegeven in blauw; ze lijken in twee verschillende clades te vallen. Van FJ435973 *Sclerogaster compactus* stam WSL KH01, die met de Nederlandse vondst overeenkomt, is geen verdere informatie beschikbaar. (Technische details: Uittlijning gebeurde in MAFFT, de boom werd geproduceerd in RAXML met 1000 snelle bootstrapping replica's. Boom gemaakt door Jorinde Nuytinck.)

vindplaats en één datum bekend was. Het ligt voor de hand dat het witte uiterlijk opvalt door het myceliumomhulsel. Op de foto van de vondst in Noordwijk wijkt de kleur van het uiterlijk af, de cortex is hier bruin doordat het witte myceliumomhulsel vrijwel is opgelost (Figuur 4). De gleba is hier ook bruin, in tegenstelling tot de doorsneden op de foto's (Figuren 1, 3a) van de Nijenrode-collectie, terwijl van dezelfde collectie één dwarsdoorsnede in plaats van

een oranjegele een bruine gleba laat zien (Figuur 3b). De eindconclusie lijkt te zijn dat de verschillende ontwikkelingsstadia vergissingen kunnen veroorzaken en er in de literatuur (zie tabel) verschillende interpretaties van *S. compactus* bestaan.

Fylogenie

Van de Nijenrode vondst werd door de tweede auteur een DNA monster gemaakt, waarvan de barcode werd bepaald door Dieter Slos van de Universiteit Gent. Jorinde Nuytinck heeft de DNA boom in Figuur 7 al samengesteld in 2012. Helaas is het door omstandigheden niet mogelijk geweest de boom aan te passen aan de huidige stand van zaken met betrekking tot de geslachten *Sclerogaster* en *Geastrum*.

Met dank aan Else Vellinga en Chiel Noordeloos bij de zoektocht naar deskundigen; Dieter Slos voor de gegenereerde Barcode/LSU sequentie tijdens een Master Science (MSc) project in het lab van Prof. Mieke Verbeke aan de Universiteit Gent; Jorinde Nuytinck, Naturalis Biodiversity Center Leiden, voor het samenstellen van de DNA boom met *Geastrum* en *Sclerogaster*; Jim Trappe voor zijn commentaar n.a.v. het materiaal dat we hem stuurden; Leo Jalink voor het gebruiken van de informatie over de vondst van *S. compactus* in de Boswachterij Noordwijk; Bertie Joan van Heuven voor het maken van de SEM foto's in het Laboratorium van Naturalis; Gerrit Maarten Jansen voor het gebruik van de foto van Figuur 4 van de vondst uit Noordwijk.

Literatuur

- Clémenton, H., K. Hosaka & A. Taylor (2007). Rhizomorph anatomy confirms the taxonomic position of *Sclerogaster* (Phallomycetidae, Basidiomycota). *Mycotaxon* 100: 85–95.
- Gams, W. (1979). Het systeem van de fungi. Wetensch. Meded. KNNV nr. 136.
- Hesse, R. (1891). Die Hymenogastreen. Band I. Hypog. Deutschl. 1: 84 (*Sclerogaster lanatus* op pl. 5 en fig. 11).
- Hintz, R.A. (1985). Über neue, seltene, kritische Makromyzeten in der Bundesrepublik Deutschland (Mitteleuropa) o.a. - *Sclerogaster compactus*. *Z. Mykol.* 51(2): 181–276.
- Hosaka, K. et al. (2006). Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. *Mycologia* 98(6): 949–959.
- Hosaka, K. & M.A. Castellano (2008). Molecular phylogenetics of Geastrales with special emphasis on the position of *Sclerogaster*. *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. B.* 34(4): 161–173.
- Jalink, L.M. (1995). De aardsterren van Nederland. *Coolia* 38 Supplement.
- Jülich, W. (1984). Kleine Kryptogamenflora Band IIb/1, Die Blätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart – New York.
- Knudsen, H. & J. Vesterholt (2012). *Funga Nordica* I. 2nd ed., p. 101. Nordsvamp, Kopenhagen.
- Maas Geesteranus R.A. (1971). Gasteromyceten van Nederland (exclusief truffels). *Coolia* 15(3).
- Martinelli, G. & B. Senn-Irlet (2008). *Sclerogaster compactus*, ein weißer trüffelartiger Pilz, dessen Fund zu neuen wissenschaftlichen Erkenntnissen führte. *Schw. Z. Pilzk.* 86: 8–10.
- Montecchi, A. & Mario Sarasini (2000). Funghi ipogei d'Europa. Fondazione Centro Studi Micologici dell' A.M.B.
- de Vries, G.A. (1971). De fungi van Nederland III -- Hypogaea, truffels en schijntruffels. Wetensch. Meded. KNNV nr. 88.