

HYGROFAAN

Nico Dam

Hooischelf 13, 6581 SL Malden

Dam, N. 2005. Hygrophanous. *Coolia* 48(1): 3-10.

The physical mechanism behind hygrophanicity is discussed, and explained in terms of diffuse scattering of light off individual hyphae. When water-soaked, all interfaces a light ray encounters are between water and hyphal walls. Because of their similar refractive indices, the reflection coefficient of such interfaces is small. Correspondingly, the penetration depth of a light ray into a wet mushroom is relatively large. When dry, on the other hand, most interfaces are air/hyphae interfaces, for which the reflection coefficient is much larger. As a result the penetration depth decreases on drying, which implies that the mushroom pigment becomes less effective in imposing colour on the scattered light.

Winter is 't, maar nog niet zo erg lang. Met wat geluk (of pech, natuurlijk, afhankelijk van hoe u er tegen aan kijkt) zijn er buiten nog steeds wel wat paddestoelen te vinden. De kans is groot dat het dan Donsvoetjes (*Tubaria furfuracea*) zijn, of kleine Trechterzwammen zoals de Gestreepte trechterzwam (*Clitocybe vibecina*). Die twee soorten lijken nauwelijks op elkaar, maar ze hebben niettemin één opvallend gemeenschappelijk kenmerk: hun hoed is *hygrofaan*. Ik zal later een wat exactere definitie van die term geven, maar kortweg komt het er op neer dat de hoed bij opdrogen sterk verbleekt en van kleur verandert. De foto van het Gewone donsvoetje in Gerhardts Grosse Pilzführer (Gerhardt, 1997) geeft een goede indruk van wat in het algemeen onder een hygrofane hoed verstaan wordt: de hoeden van de rechtse twee exemplaren zijn in het centrum al opgedroogd en vrijwel wit, terwijl ze aan de rand nog vochtig zijn en oranje-bruin. Er zijn nog veel meer voorbeelden van hygrofane paddestoelen te verzinnen, en ik denk dat iedereen die met enige regelmaat buiten naar paddestoelen kijkt wel van het verschijnsel op de hoogte is. Maar waarnemen is nog niet hetzelfde als begrijpen, en je kunt je nog wel het nodige afvragen over het hoe en waarom van hygrofaniteit. Waarom zou een paddestoel überhaupt van kleur veranderen als hij opdroogt? En waarom verbleken ze dan altijd, maar worden ze nooit donkerder? Maar waarom worden ze dan wel weer donkerder als je ze nog verder droogt voor in het herbarium? Waarom zijn doorschijnend gestreepte hoeden meestal ook hygrofaan, en waarom verdwijnt de streping bij opdrogen? En, natuurlijk, waarom zijn sommige soorten wel hygrofaan maar andere niet?

Hygrofaniteit heeft alles te maken met de manier waarop voorwerpen licht verstrooien, en met de manier waarop wit licht kleur krijgt. In de rest van dit verhaal wil ik proberen met wat huis-, tuin- en keuken-optica uit te leggen wat volgens mij het principe achter hygrofaniteit is, en proberen om daarmee een antwoord op bovenstaande vragen te geven.

Wat is en waar zit hygrofaniteit?

Of een paddestoel al-dan-niet hygrofaan is, is niet altijd zo duidelijk uit te maken als in de hierboven genoemde voorbeelden. De Vliegenzwam (*Amanita muscaria*) is duidelijk niet hygrofaan, het Gewone donsvoetje duidelijk wel. Maar wat te denken van bijvoorbeeld de Paarse schijnridder (*Lepista nuda*)? Volgens mij is die wel degelijk hygrofaan (en onze

Hygrofaan voor doe-het-zelvers

Het principe van hygrofaniteit is heel eenvoudig zelf na te bootsen. Neem een wit vel keukenrol en gooi er een druppel water op: de vlek wordt grijs. Leg een droog stuk van datzelfde vel op een stuk rood papier: je ziet de rode kleur er vaag doorheen schemeren. Gooi er weer een druppel water op, en de rode kleur wordt intens, zeker waar beide vellen contact met elkaar maken. Laat de vlekken opdrogen, en de oude situatie herstelt zich weer. De conclusie is duidelijk: keukenrol is hygrofaan!

Flora (Noordeloos & Kuyper, 1995) denkt er ook zo over), maar de mening dat hij alleen maar verbleekt bij opdrogen, maar niet echt van kleur verandert, is ook te verdedigen.

Je ziet die onduidelijkheid ook terug in de definities van hygrofaniteit die er zoal voorhanden zijn. De Kleine Kryptogamenflora (Moser, 1983) en de Flore Analytique (Kühner & Romagnesi, 1953) leggen de nadruk op de verkleuring bij opdrogen, en geven daarnaast ook aan dat dit in typische gevallen leidt tot een patroon van ‘droge en natte kleuren’ op de hoed, in de vorm van concentrische zones of een radiaire streping. De Scandinavische flora (Hansen & Knudsen, 1992) vindt een duidelijke kleurverandering voldoende. Tot m’n verbazing gaan noch Singer (1986), noch Clemençon (1997), noch Kühner (1980) nader op het verschijnsel in. De meest technische is de definitie van Harmaja (1969), die als één van de weinigen specifiek over het mechanisme achter hygrofaniteit gepubliceerd heeft. Zijn definitie luidt (vertaald) als volgt: “Paddestoelenweefsel is hygrofaan als het donkerder wordt door absorptie van capillair water in de ruimte tussen de hyfen, en weer verbleekt als dat water verdampt en de intercellulaire ruimte met lucht gevuld raakt.” Deze definitie sluit dus ook de oorzaak van de kleurverandering in. De kortste definitie, ten slotte, is die van de ‘Dictionary of Fungi’ (Hawksworth *et al.*, 1995): “Having a water-soaked appearance when wet.” Hoewel die op het eerste gezicht wat kort door de bocht lijkt, is er bij nader inzien toch wel veel voor te zeggen. Ook uit deze definitie volgt namelijk dat hygrofaan weefsel in staat moet zijn water op te nemen, en hij sluit als enige niet uit dat ook witte paddestoelen hygrofaan kunnen zijn (want hij vereist geen kleurverandering).

Hygrofaniteit is niet beperkt tot de hoed, al komt het meestal wel daarbij ter sprake. Ook het vlees van een paddestoel kan hygrofaan zijn (zelfs als de hoed dat niet is), en je kunt het soms ook aan de steel en de lamellen zien, al is dat steeds een stuk minder duidelijk dan aan de hoed.

Hygrofaniteit is ook niet beperkt tot de plaatjeszwammen, al denk ik dat het daar wel het meeste voor komt. Ruim 30% van de in Nederland voorkomende geslachten van plaatjeszwammen bevat hygrofane soorten. Sommige bekerzwammen, zoals de Vroege bekerzwam (*Peziza vesiculosa*), zijn ook hygrofaan, en zelfs een enkele korstzwam, zoals bijvoorbeeld de Schorsbreker (*Vuilleminia comedens*). Russula’s en boleten zijn daarentegen zelden of nooit hygrofaan (er schiet me zo tenminste geen voorbeeld te binnen), en dat geldt ook voor buik- en kernzwammen.

Alles bij elkaar genomen is hygrofaniteit een bij paddestoelen wijd verbreid verschijnsel. Het is bovendien per soort constant, en daardoor een goed kenmerk bij determinatie.

Reflectie voor doe-het-zelvers

Ook de reflectie van licht aan kleurloos glas (geen absorptie!), en het effect van het omringende medium daarop, leent zich goed voor wat proefjes thuis. Steek een objectglaasje voor een deel in een glas water, en het ondergedompelde deel blijkt slechter zichtbaar dan het droge, nog in de lucht stekende deel. Dit effect wordt nog duidelijker als u slaolie gebruikt in plaats van water. En een massief glazen staafje in een potje immersie-olie is vrijwel onzichtbaar. (Daar is immersie-olie natuurlijk op gemaakt, maar dit terzijde.) In deze voorbeelden neemt het verschil in brekingsindex tussen glas en vloeistof steeds verder af, waardoor de reflectie aan het glas ook afneemt.

Het mechanisme: absorptie en reflectie van licht

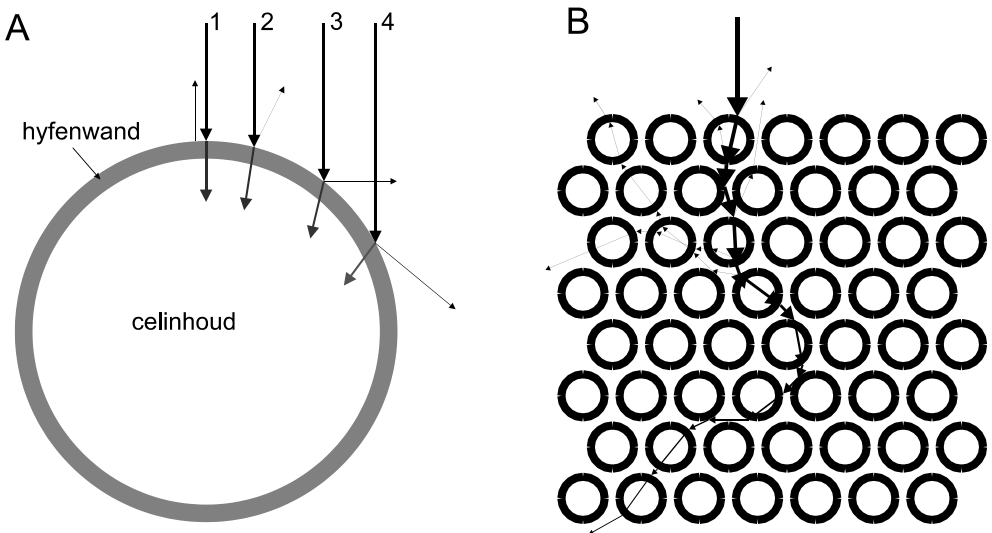
Paddestoelen geven geen licht (enkele bizarre uitzonderingen daargelaten). We kunnen ze zien doordat ze omgevingslicht reflecteren. Dat omgevingslicht is normaal gesproken wit, dat wil zeggen dat het alle kleuren in ongeveer gelijke proporties bevat. Een voorwerp krijgt kleur als het niet alle kleuren uit dat witte licht even goed reflecteert, en voor paddestoelen is dat niet anders. Een Vliegenzwam heeft een rode hoed omdat die hoed alleen rood licht goed reflecteert, maar alle andere kleuren absorbeert. De stippen op die hoed, en ook de steel en de lamellen, zijn wit omdat ze alle kleuren in het witte licht goed reflecteren. Die selectieve reflectie van verschillende kleuren licht is normaal gesproken een gevolg van pigmenten, kleurstoffen, die in de paddestoel aanwezig zijn. Maar er ligt nog een wat dieper probleem, namelijk de vraag hoe die reflectie überhaupt in z'n werk gaat; een paddestoel is uiteindelijk geen spiegel.

Kort samengevat komt het er op neer dat licht dat op een paddestoel valt, niet direct gereflecteerd wordt, maar grotendeels meer of minder diep in het weefsel doordringt. Aan iedere hyfe die het licht tegenkomt wordt echter een heel klein beetje teruggekaatst naar buiten. En aangezien een paddestoel heel veel hyfen heeft, komt er netto toch nog een hoop licht terug, en kunnen wij die paddestoel zien. Hoeveel licht een hyfe precies weerkaatst hangt af van de vochtigheidsgraad van de paddestoel. Als de hyfen omgeven zijn door lucht (bij de opgedroogde paddestoel) dan kaatst iedere hyfe ongeveer zes maal meer licht terug dan wanneer de hyfen omgeven zijn door water (bij de vochtige paddestoel). Een droge paddestoel reflecteert opvallend licht dus veel efficiënter dan een vochtige paddestoel. Dat betekent ook dat eventueel aanwezig pigment in een paddestoel aanzienlijk efficiënter is als die paddestoel vochtig is dan wanneer hij droog is. In dat laatste geval is het licht namelijk al weer terug gereflecteerd voor het serieus door pigment geabsorbeerd kan worden. In vochtige toestand is een hygrofane paddestoel daardoor sterker gekleurd dan in droge toestand: het licht komt bij de vochtige paddestoel gewoon meer pigment tegen dan bij diezelfde droge paddestoel.

Hieronder wil ik kort op een paar details van dit proces ingaan. Daarmee wordt dit verhaal wel wat technisch; reflectie van licht is in veel gevallen een verbazend gecompliceerd proces. Wie dat wat te zwaar vindt kan altijd bij het volgende kopje, Antwoorden, verder gaan!

Details

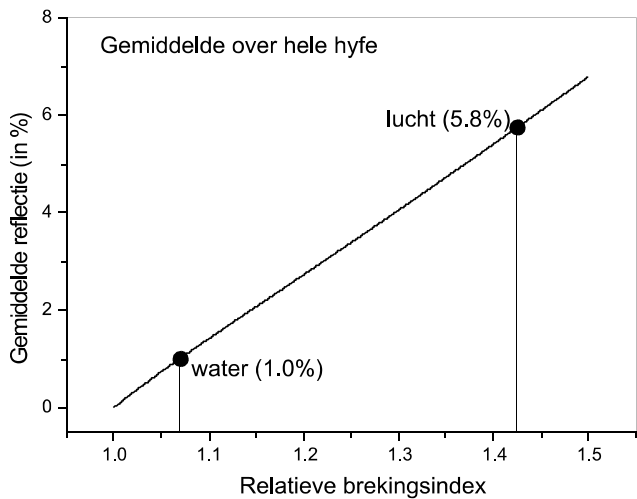
Paddestoelen zijn opgebouwd uit hyfen: dunne celdraden van typisch zo'n 10 μm dik, met een relatief stevige celwand en gevuld met een waterig celsap. Het zijn deze hyfen die het pigment van een paddestoel bevatten (in het celsap, of in of op de celwand), en samen zijn ze ook verantwoordelijk voor de reflectie van omgevingslicht. Laten we eerst eens kijken naar wat er gebeurt als een heel dunne lichtstraal op één enkele hyfe valt. We gaan er in eerste instantie van uit dat wand en inhoud van die hyfe volledig transparant zijn, dus pigmentloos, en geen enkel licht, van wat voor kleur ook, wordt er door geabsorbeerd. Zelfs in die situatie gaat niet al het licht door de hyfe heen: een kleine fractie wordt gereflecteerd aan alle grensvlakken die de lichtstraal tegen komt (zie de vier voorbeelden in figuur 1a). Wat doorgelaten wordt, wordt meer-of-minder afgebogen (breking), omdat de hyfenwand krom is, en de meeste stralen er dus onder een hoek opvallen: iedere hyfe werkt als een soort lensje. Als de lichtstraal door een heleboel lagen met dergelijke hyfen heen moet, zoals in de praktijk het geval zal zijn, dan ontstaat een gecompliceerde situatie (figuur 1b). Aan ieder grensvlak treedt zowel reflectie als breking op, waardoor de oorspronkelijke lichtstraal al heel snel in vele afzonderlijke straaltjes uiteenvalt. Zelfs als er geen enkele absorptie van licht plaats vindt is ieder van die afzonderlijke straaltjes een stuk minder intens dan de oorspronkelijk invallende lichtstraal. Als er geen absorptie is komt al het invallende licht uiteindelijk weer naar buiten toe, maar verdeeld over heel erg



Figuur 1: Reflectie en breking van lichtstralen (lijnen met pijlen) aan hyfen. De rondjes stellen doorsnedes van hyfen voor. De dikte van de stralen is een maat voor hun intensiteit. A: Voorbeelden van reflectie en breking aan één enkele hyfe. B: Voorbeeld van het pad van één invallende lichtstraal in een aantal hyfenlagen; de gereflecteerde stralen zijn alleen aan de eerste hyfen getekend. De onderaan uittreedende straal heeft nog maar 10% van de intensiteit van de invallende straal.

veel verschillende richtingen. Dit proces wordt *diffuse verstrooiing* genoemd. Een paddestoel die zich zo gedraagt zou u ‘wit’ noemen. Een cruciaal punt hierbij is dat alle reflectie aan het *oppervlak* van de hyfen plaats vindt. Eventueel aanwezig pigment *in* de hyfen heeft op de reflectie geen invloed, en alleen de doorgelaten stralen zullen er mee te maken krijgen.

Hoeveel licht precies gereflecteerd wordt hangt af van de eigenschappen van de hyfen en van het omringende medium, en van de hoek die de invallende lichtstraal met de hyfenwand maakt. De belangrijkste materiaaleigenschap is in dit verband de zogenaamde *brekingsindex*, die we aanduiden met een letter n . Als een lichtstraal op een grensvlak tussen twee media valt (bijv. lucht en glas), dan wordt er meer licht gereflecteerd en is de breking van de doorgelaten straal groter naarmate de verhouding tussen de brekingsindices van de twee media groter wordt. Die verhouding tussen de brekingsindices, de grootste gedeeld door de kleinste, wordt de *relatieve brekingsindex* genoemd. Van veel materialen is de brekingsindex goed bekend: $n = 1$ voor lucht, $n = 1,33$ voor water en $n = 1,5$ voor veel soorten glas. De brekingsindex van de celwand van hyfen is voor zover ik weet nooit bepaald. Er liggen wel getallen voor de brekingsindex van de wand van plantencellen (Gausman *et al.*, 1974). Het resultaat daarvan, $n = 1,425$, zal ik ook voor hyfen aannemen. Met die getallen kun je dan wat rekenen. De formules waarmee je uit kunt rekenen hoeveel licht aan een grensvlak tussen twee media gereflecteerd wordt zijn goed bekend (zie bijv. Hecht (2002), een prachtig boek). Ik heb ze gebruikt om de grafiek in figuur 2 te maken: het gemiddelde percentage van het invallende licht dat door een hyfe gereflecteerd wordt, als functie van de relatieve brekingsindex. Dit gereflecteerde licht is licht dat de hyfen helemaal niet ingaat; eventueel in die hyfen aanwezig pigment heeft er dus ook geen enkele invloed op. De twee dikke punten geven de situatie aan voor het grensvlak tussen de hyfenwand en lucht resp. water. U ziet het er misschien niet aan af, maar volgens mij bevat deze grafiek de kern van de verklaring van hygrofaniteit.



Figuur 2: Gemiddelde reflectiecoëfficiënt van een hyfe als functie van de relatieve brekingsindex.

Als weefsel van een paddestoel verzadigd is met water, dan zijn alle grensvlakken die een lichtstraal tegenkomt grensvlakken tussen water en de hyfenwand (relatieve brekingsindex $1,425/1,33 = 1,07$). Daaraan wordt volgens de grafiek in figuur 2 vrijwel geen licht gereflecteerd (ongeveer 1% per grensvlak). Zo'n lichtstraal gaat dan ook vrijwel ongehinderd rechtdoor en kan diep in het weefsel doordringen. Als er verder helemaal geen absorptie optreedt zou na ongeveer 100 hyfenlagen nog 10% van het oorspronkelijke licht over zijn. De overige 90% is dan al minstens één keer gereflecteerd, en al weer op weg naar buiten.

Na opdrogen van de paddestoel is al het intercellulaire water verdampt, en zijn er alleen nog maar lucht/hyfe grensvlakken (relatieve brekingsindex $1,425/1 = 1,425$). Deze reflecteren veel sterker (5,8%), waardoor de indringdiepte in het weefsel een stuk kleiner is: na slechts 18 hyfenlagen is er nog 10% over.

In beide bovenstaande gevallen heb ik aangenomen dat er helemaal geen pigment in de paddestoel aanwezig zou zijn. In de praktijk bevatten paddestoelen meestal wel pigment (de meeste paddestoelen zijn niet wit). Dan geldt dat, als er dus wel pigment in de paddestoel aanwezig is, de indringdiepte kleiner wordt, in ieder geval voor die kleuren licht die door het pigment geabsorbeerd worden. Dit licht raak je dan ook echt kwijt; het wordt geabsorbeerd, en gaat niet weer terug naar buiten.

Pigment zit bij paddestoelen in of op de hyfenwanden, of in het celsap. Naarmate een lichtstraal dieper in het weefsel door kan dringen komt het meer pigment tegen, en zal er meer kleur uit geabsorbeerd worden voordat het via-via weer naar buiten gereflecteerd wordt. Licht dat op een vochtige paddestoel valt dringt veel dieper in het weefsel door, en komt dus veel meer pigment tegen, dan licht dat op een droge paddestoel valt. Volgens de grafiek in figuur 2 is de droge paddestoel ongeveer $6\times$ zo efficiënt in het terug reflecteren van licht als diezelfde paddestoel in vochtige toestand. Een beetje kort door de bocht zou je dus kunnen zeggen dat het pigment in een droge paddestoel $6\times$ minder effectief is dan in diezelfde vochtige paddestoel. Droog is deze paddestoel dus aanzienlijk minder gekleurd (witter) dan vochtig: hij is hygrofaan!

Antwoorden

Met het hierboven beschreven model zijn we nu in een positie om te proberen antwoord te geven op de aan het begin van dit verhaal gestelde vragen. Waarom hygrofane paddestoelen bleker worden bij opdrogen, en nooit donkerder, is hierboven uitgelegd: bij opdrogen dringt licht minder diep in een paddestoel door, en daardoor neemt het effect van het pigment in die paddestoel af. Dat herbariummateriaal van diezelfde paddestoelen dan toch weer donkerder is, komt omdat ze dan zo sterk ingedroogd zijn dat het hele weefsel is ingeklonken. De tussenruimten tussen de hyfen zijn verdwenen, en daarmee ook de grensvlakken lucht/hyfe. Aan grensvlakken tussen twee hyfen treedt nauwelijks reflectie op, omdat de relatieve brekingsindex één is. Daarnaast is natuurlijk ook het celsap helemaal ingedroogd, en dat heeft waarschijnlijk wel gevolgen voor de effectiviteit van intracellulair pigment.

Ook het verschijnsel dat de vochtige hoed bij veel hygrofane paddestoelen doorschijnend gestreept is, is hierboven eigenlijk al verklaard. De indringdiepte van licht kan bij een vochtige hoed zo groot zijn, dat licht er voor een groot deel dwars doorheen gaat. De streping wordt dan veroorzaakt doordat je als het ware de schaduw van de rug

van de lamellen door de hoed heen ziet. Na opdrogen is de indringdiepte daarvoor simpelweg te klein geworden. Als de hoed zo dun is dat de indringdiepte van licht ook in droge toestand al vergelijkbaar met de dikte van het vlees is, dan kan ook een niet-hygrofaan hoed doorschijnend gestreept zijn. Bij indrogen verdwijnt de streping dan (natuurlijk) ook niet. Veel komt deze situatie echter niet voor; je kunt het zien bij een aantal dunvlezige *Mycena*'s, zoals de Kleine breedplaatmycena (*Mycena speirea*).

Interessant blijft de vraag waarom sommige soorten wel, maar andere niet hygrofaan zijn. Harmaja (1969) heeft dit aspect bestudeerd aan de hand van het vruchtvlees van de Scandinavische trechterzwammen (*Clitocybe*). Zijn conclusie is dat er geen correlatie lijkt te zijn tussen structuur en pigmentatie van het vlees, en het al-dan-niet hygrofaan zijn ervan. Hij veronderstelt dat de verschillen te maken zullen hebben met de chemische samenstelling van stoffen op de buitenwand van de hyfen, die die wand bijvoorbeeld waterafstotend kunnen maken, of die de oppervlaktespanning van water kunnen verlagen. Voor zover ik weet is daar in dit verband nooit nader onderzoek naar gedaan, maar vooral de hypothese van het waterafstotende laagje spreekt me wel aan. Veel soorten paddestoelen scheiden inderdaad waterafstotende stoffen uit, zogenaamde hydrofobinen (zie bijv. Wessels, 2000). Zo'n laagje zou het optreden van capillair water verhinderen (het principe van GoreTex kleding), waardoor de paddestoel eigenlijk permanent in 'droge' toestand zou verkeren.

Ten slotte

Na de bovenstaande verhandeling gelezen te hebben zult u er wel van overtuigd zijn dat alles aan paddestoelen moeilijk is, zelfs zoiets opvallends als kleur. In de praktijk, en dit klinkt misschien niet zo geruststellend, is het allemaal nog veel ingewikkelder. De brekingsindex kan van de kleur afhangen (zeker als er pigment in de hyfen zit), ik heb de overgangen tussen hyfenwand en celsap verwaarloosd en alleen loodrecht invallend licht bekeken, de microscopische structuur van het weefsel zal ook nog wel van invloed zijn, en er is vast nog wel meer te bedenken. Voor het globale beeld is dat allemaal niet zo belangrijk. Ik hoop in ieder geval duidelijk te hebben gemaakt hoe belangrijk de rol van water is bij de kleur van een hygrofaan paddestoel, en waarom dat zo is.

Een eigen definitie van hygrofaniteit ben ik u overigens nog verschuldigd. Toen ik aan het schrijven van dit verhaal begon was ik voorstander van Harmaja's (1969) definitie, maar ik moet toegeven dat ik van gedachten veranderde naarmate er meer grafiekjes op papier kwamen. Ik ben nu voorstander van een heel eenvoudige definitie, in de trant van die uit de 'Dictionary of the Fungi' (Hawksworth *et al.*, 1995), maar met vermijden van het (moeilijk te vertalen en subjectieve) begrip "water-soaked". Die definitie luidt dan als volgt: *Paddestoelenweefsel is hygrofaan als het makkelijk capillair water op kan nemen en bij indrogen weer af kan staan*. Als de paddestoel gepigmenteerd is, dan krijg je de kleurverandering er met deze definitie gratis bij. Net als Harmaja's definitie heeft ook die van mij echter het nadeel dat je er in de praktijk helemaal niets mee kunt. Hoe herken je immers *capillair water*? De praktijk zal dus blijven zoals het nu in feite al is: een paddestoel is hygrofaan als er bij opdrogen een duidelijke verandering in tint optreedt, of, bij witte paddestoelen, als de hoed bij opdrogen aanzienlijk minder glazig wordt. Ook de grens tussen niet of wel hygrofaan paddestoelen zal wat arbitrair blijven, net afhankelijk van hoe gemakkelijk water opgenomen en weer afgestaan wordt.

Op grond van het hierboven beschreven model zou ik de volgende twee stellingen willen poneren, om eens over na te denken:

1. Paddestoelen met een hygrofane hoed zijn sterker hygrofaan naarmate het pigment dieper in het weefsel zit.
2. Witte paddestoelen zijn, als ze hygrofaan zijn, ook doorschijnend gestreept.

Naar mijn weten is naar deze zaken nog nooit systematisch gekeken (en voor de eerste stelling zal dat ook wel niet meevallen). Maar misschien dat iemand onder u zich geroepen voelt?

Literatuur

- Clemençon, H. 1997. Anatomie der Hymenomyceten. Flück-Wirth, Teufen, CH.
- Gausman, H.W., Allen, W.A. & Escobar, D.E. 1974. Refractive index of plant cell walls. Appl. Opt. 13: 109-111.
- Gerhardt, E. 1997. Der grosse BLV Pilzfürer für unterwegs. BLV Verlag, München, D.
- Hansen, L. & Knudsen, H. (eds.) 1992. Nordic macromycetes, vol. 2. Nordsvamp, Copenhagen, DK.
- Harmaja, H. 1969. On hygrophany in the genus *Clitocybe* Kummer. Karstenia 9: 51-53.
- Hawksworth, D.L., Kirk, P.M., Sutton, B.C. & Pegler, D.N. 1995. Dictionary of the Fungi. CABI, Wallingford, UK.
- Hecht, E. 2002. Optics. Addison-Wesley, San Francisco etc., USA.
- Kühner, R. 1980. Les hyménomycètes agaricoïdes. Num. spécial du Bull. Soc. Linn. Lyon.
- Kühner, R. & Romagnesi, H. 1953. Flore analytique des champignons supérieurs. Masson, Paris, F.
- Moser, M. 1983. Die Röhrlinge und Blätterpilze. (Kleine Kryptogamenflora, Band IIb/2.) G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Noordeloos, M.E. & Kuyper, Th.W. 1995. *Lepista*. In: Bas, C., (eds.), Flora Agaricina Neerlandica, Vol. 3. Balkema, Rotterdam, NL.
- Singer, R. 1986. The Agaricales in modern taxonomy, 4th ed. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, D.
- Wessels, J.G.H. 2000. Hydrophobins, unique fungal proteins. Mycologist 14: 153-159.
-