



OVER VEZELKOPPEN, ZOUTZUUR EN KLADPAPIER

Nico Dam

Hooischelf 13, 6581 SL Malden

Dam, N. 2012. On the lignin test for *Inocybe* species. *Coolia* 55(3): 127–138.

The lignin test (also known as Meixner test, Wieland test, or newspaper test) consists of crushing (the juice of) a piece of mushroom tissue onto a piece of wood-containing paper, and observing the colour change upon addition of a drop of concentrated hydrochloric acid (HCl/water). Typically, the test is used as an indication for the presence of amanitins, the most toxic compounds of *Amanita phalloides* and relatives, which produce a blue discoloration. Many *Inocybe* species produce a bright orange-reddish colour when subjected to the lignin test. This paper describes the results of lignin testing on more than 250 collections spanning 84 *Inocybe* taxa (species and infraspecific taxa). Responses are collected in Table 1; they range from strongly positive (++) and Figure 1) to none (0). Positive reactions were found only in species of subgenus *Inocybe*, one of the phylogenetically most recent branches in the genus (Figure 3). The responses show considerable variation, also within individual species, and there are no obvious correlations with morphological features (including spore shape), ectomycorrhizal host tree preference, or preferred soil acidity.

Paddenstoelen vertonen soms spectaculaire kleurreacties op specifieke chemicaliën. Bekende voorbeelden daarvan zijn bijvoorbeeld de Kussenvormige houtzwam (*Hapalopilus rutilans*), die prachtig paars verkleurt als je er loog op druppelt, en Russula's, waarvan de steel bij veel soorten zalmroze verkleurt waar je hem bekrast met 'toversteentjes', FeSO₄-kristallen. Deze twee chemische tests zijn gemakkelijk uit te voeren, ook in het veld, met nogal onschuldige chemicaliën. Voor sommige andere reacties (zie Meixner (1975) voor een overzicht) zijn boosaardiger chemicaliën nodig, en die lenen zich dan ook niet zo goed voor veldtesten. De 'ligninetest', waar dit verhaal over gaat, hoort bij die laatste groep.

Een jaar of twintig geleden leerde ik van Heinz Clemençon dat sommige soorten vezelkopen (*Inocybe* spp.) in combinatie met geconcentreerd zoutzuur en houthoudend papier (krantenpapier, bijvoorbeeld) een oranje- of roodachtige verkleuring vertonen, zoals in Figuur 1. Sindsdien heb ik die reactie tamelijk systematisch getest bij vezelkopen die voor determinatie mee naar huis moesten. Inmiddels zijn zo ruim 250 collecties getest; tijd voor een evaluatie.

Korte historie

In 1949 publiceerde T. Wieland een artikel over de isolatie van α - en β -amanitine uit de Groene knolamaniet (*Amanita phalloides*). Hij beschrijft daarin, nogal terloops, een relatief eenvoudige en snelle methode om amanitines, de meest krachtige gifstoffen uit de Groene knolamaniet en verwanten, aan te tonen. De methode was gebaseerd op afstudeerwerk van een student uit Mainz, W. Dilger (1949). Het recept is als volgt:

'Pers een stukje paddenstoel uit, en druppel het sap op een stukje onbedrukt krantenpapier. (Het moet houthoudend papier zijn.) Laat het indrogen, en bevochtigt het dan met geconcentreerd zoutzuur. Bij aanwezigheid van amanitines in het paddenstoelsap kleurt de vlek lichtblauw tot inktblauw.'





Toentertijd lijkt niemand zich gerealiseerd te hebben dat hier potentieel een krachtige, want praktische, test lag voor het aantonen van een van de belangrijkste paddenstoelvergiftigen. Het artikel raakte in vergetelheid. Dertig jaar later vestigde Meixner opnieuw de aandacht op deze ‘Fichtenspanreaktion’, nu nadrukkelijk als zijnde een gevoelige en specifieke test voor de aanwezigheid van amanitines (Meixner, 1979). Dat wordt hem niet helemaal in dank afgenomen door Wieland, die alsnog prioriteit claimt (Wieland, 1979). Van Dilger wordt nooit meer iets vernomen.



Figuur 1. Exemplaren van de Vale knolvezelkop (*Inocybe mixtiloides*), met een voorbeeld van een sterk positieve ligninereactie.

Hoe dat ook zij, Meixner's publikatie wordt wel opgepikt, en de test staat sindsdien onder verschillende namen bekend: ‘Meixner test’, ‘Wieland test’, ‘ligninetest’ en ‘krantenpapier-test’. Het zijn geen van alle bijzonder geslaagde namen, maar om niet nog een nieuwe naam te introduceren zal ik in de rest van dit verhaal over ‘ligninetest’ of ‘ligninereactie’ spreken.

Al snel blijkt dat er wat haken en ogen aan de ligninetest kleven. In 1980 schrijven Beutler & Vergeer over vals positieve resultaten bij diverse soorten paddenstoelen, d.w.z. een positieve ligninetest hoewel de geteste paddenstoel geen amanitine bevat. Drie jaar later verschijnt in “Svampe”, het blad van de Deense mycologische vereniging, een uitgebreid verhaal van Erik Rald over dit onderwerp. Ik kom zometeen nog terug op enkele details daarvan. Hij concludeert eveneens dat er te vaak vals positieve reacties bij de ligninetest optreden, ook bij eetbare soorten, en dat de test niet als standaardmethode bij potentiële vergiftigingen gebruikt zou moeten worden (Rald, 1983). Ook dit artikel, geschreven in het Deens, lijkt weinig bekendheid te hebben gekregen. Ruim 10 jaar later volgt nog een publikatie, die op basis van een veel beperktere set gegevens tot dezelfde conclusie komt (Beuhler et al., 2004). In moderne handboeken over paddenstoelvergiftigingen (Flammer & Horak, 2003; Bresinsky & Besl, 1990) wordt de ligninetest wel genoemd, maar niet als doorslaggevend beschouwd. Overigens is het voor de blauwverkleuring verantwoordelijke reactiemechanisme voor zover mij bekend nog niet opgehelderd. Wel is duidelijk dat er een sterk zuur en lignine bij betrokken zijn.

Maar hoe zit het nu met de Vezelkoppen uit de titel van dit verhaal? De meeste van de hierboven geciteerde auteurs constateerden al dat er bij de ligninetest ook andere verkleuringen kunnen optreden dan blauwverkleuring. Rald's onderzoek (Rald, 1983) is in dit verband het meest interessant. Hij testte 535 soorten paddenstoelen, en vond blauwe tot blauwgroene





verkleuringen (119 soorten), soms voorafgegaan door een roodachtige tint (11 soorten, waaronder alle 9 geteste Vlekplaten), rode, oranje of bruinige verkleuringen (22 soorten) of geen verkleuring (de rest). Van de 10 door hem geteste soorten Vezelkoppen verkleurden er drie oranje; de overige reageerden niet.

Mijn eigen onderzoek heb ik grotendeels tot *Inocybe* (Vezelkoppen) beperkt. Hieronder schets ik eerst kort de werkwijze, en geef dan de resultaten en een discussie daarvan.

Methode

De ligninetest wordt uitgevoerd met geconcentreerd zoutzuur (30% HCl in water) en kladpapier, van dat gelige papier vol met kleine bruine spikkeltjes (houtsnippen). Het is belangrijk om houthoudend papier te gebruiken, omdat lignine, een van de hoofdbestanddelen van hout, een belangrijke rol bij de reactie speelt. Van de te testen paddenstoel wordt een dunne wig uit de hoed gesneden, met nog één of enkele lamellen eronder en vaak ook nog een stukje steel eraan. Dat fragment wordt op een stukje kladpapier gelegd, en vervolgens met een in het zoutzuur gedompeld glazen staafje tot moes geprakt. Dat leidt tot een vochtige vlek op het papier, met wat paddenstoelmoes middenin. Na een minuut of vijf wordt de verkleuring beoordeeld. Een voorbeeld van wat ik een sterke reactie noem staat in Figuur 1; de kleur doet dan denken aan die van een geslaagde zonsondergang. Bij zwakke reacties liet ik het papier vaak wat langer liggen; een eventuele kleurzweem is dan ook beter te beoordelen door het papier vanaf de onderkant te bekijken (daar zit geen paddenstoelmoes).

Vezelkoppen werden met de standaardliteratuur gedetermineerd (Kuyper, 1986; Stangl, 1989; Kuyper, 2006 en een officieuze voorloper daarvan). Foute determinaties kan ik helaas niet uitsluiten. Alleen van bijzondere vondsten heb ik herbariummateriaal bewaard.

Alternatieve houtbronnen

Voor lignine ben je natuurlijk niet beperkt tot kladpapier. De reactie van de Vlokkige vezelkop (*Inocybe flocculosa*) heb ik ook geprobeerd op hout van vers gekliefde takken van Den en Beuk (ieder één). Controles: standaard test op kladpapier (sterk +), en HCl op hout zonder vezelkopfragment. Beide takken reageren +, maar een stuk trager dan de controle op papier. Den reageert matig + (zij het spikkelig, niet erg uniform), Beuk reageert niet of nauwelijks (vlek iets intenser dan de controle) na een minuut of vijf. Na 15 min. is de reactie op Den duidelijk +, en al meer uniform, de reactie op Beuk is nu zwak + (de controle-vlek wordt ook duidelijk donkerder dan het kale hout, maar de test-vlek (met vezelkopfragment) wordt nog iets donkerder en meer rossig). Na ca. 3 uur is de reactie op Den sterk +, en net zo sterk als op het papier; op Beuk is de reactie aanzienlijk zwakker, maar nu matig +.

Overigens is de reactie op papier na 2 min. al sterk + en rozerood. De reactie na ca. 15 minuten op Den is fel oranje, die op Beuk is rossig (te zwak om gedetailleerder te beoordelen). Na 3 uur is de kleur op Den, Beuk en papier ongeveer hetzelfde, oranje-rood (maar de intensiteit op Beuk is dus aanzienlijk zwakker).

De lignine in kladpapier is ongetwijfeld veel sterker gefragmenteerd dan die in vers hout.

Op wit, houtvrij papier is de reactie negatief.



Resultaten

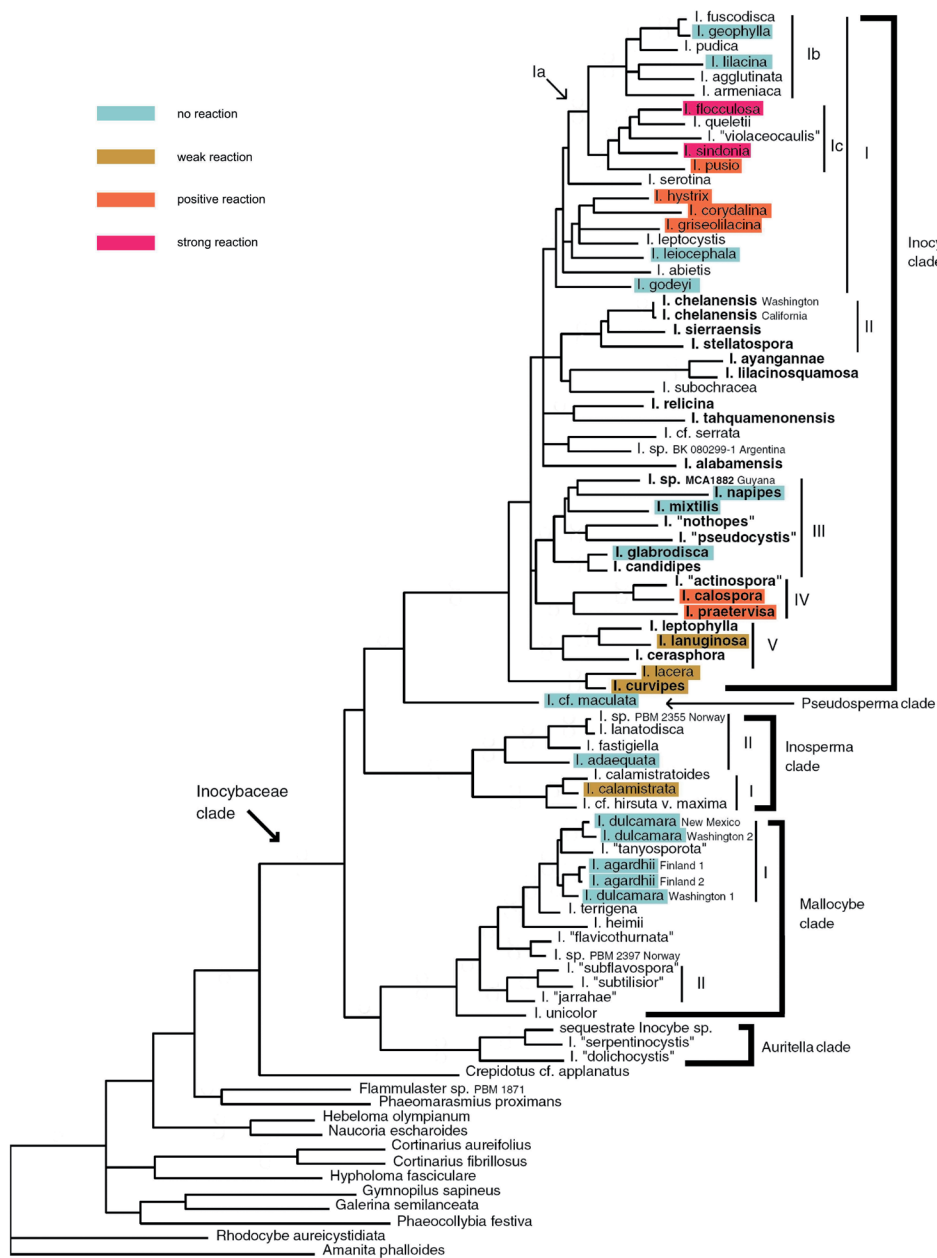
In de afgelopen jaren heb ik op ruim 250 collecties de ligninetest uitgevoerd. Het betreft collecties van 84 taxa (soorten, variëteiten en vormen), ongeveer 50% van de 'klassieke' Europese soorten (de alpiene niet meegerekend; Stangl (1989) bevat 138 soorten, Funga Nordica 154 (Jacobsson, 2008)). De resultaten staan in Tabel 1. Hierin staan de soorten geordend op taxonomische groep (ondergeslacht, sectie) en daarbinnen op sporenvorm (glad of knobbelig). Ik heb geprobeerd een deel van de ecologie in de tabel op te nemen door per soort de voorkeur voor bodemtype (kalkrijk of zuur) en mycorrhizapartner (loof- of naaldbomen) aan te geven; die gegevens komen in principe uit het Overzicht (Kuyper, 1995).

Correlatie met taxonomie

Er zijn de afgelopen paar jaar enkele gedetailleerde DNA analyses van (onderdelen van) het geslacht *Inocybe* verschenen (Matheny, 2005; Larsson et al., 2009; Ryberg et al., 2010). Dat maakt het verleidelijk om na te gaan hoe de ligninereactie zich verhoudt tot evolutionaire verwantschappen.

Het lijkt er op dat een positieve ligninereactie eigenlijk alleen maar voorkomt bij Vezelkoppen uit het ondergeslacht *Inocybe*, dat wil zeggen bij soorten met pleurocystiden. Die cystiden zijn bovendien vaak 'gekroond' met een toefje kristallen, die uit calciumoxalaat bestaan (Kostyra, 1993). Alle geteste soorten uit ondergeslacht *Inosperma*, de groepen van *I. bongardii* (Geurende vezelkop), *I. rimosa* (Geelbruine spleetvezelkop) en *I. dulcamara* (Gewone viltkop), scoren negatief, met de slechts zwakjes positief reagerende *I. calamistrata* (Groenvoetvezelkop) als spreekwoordelijke uitzondering. Dat zou er op kunnen duiden dat de metaboliëten (stofwisselingsprodukten) die bij een positieve ligninereactie betrokken zijn pas relatief laat in de evolutie van de Vezelkoppen zijn opgetreden. Aan de vezelkopstamboom die door Matheny (2005) is gepubliceerd, zitten de soorten uit het ondergeslacht *Inocybe*





Figuur 3. Stamboom van *Inocybe* volgens Matheny (2005; figure 5). Vetgedrukt zijn de namen van taxa met knobbelige sporen. Van de soorten in deze boom waaraan ik de ligninetest heb kunnen uitvoeren staat het resultaat aangegeven met een kleurcodering volgens de legenda bovenin. Bij soorten met een variabele reactie heb ik het gemiddelde in deze figuur aangegeven. (Stamboom overgenomen met permissie uit Matheny (2005), licht gewijzigd.)



Figuur 4. *Inocybe lacera* (Zandpadvezelkop) var. *helobia*, een soort zonder reactie bij de ligninetest.

allemaal in een recent afgesplitste tak (die in dat artikel de “*Inocybe* clade” genoemd wordt). Die stamboom, gebaseerd op een combinatie van drie genen, is gereproduceerd in Figuur 3. Er staan heel wat niet-Europese soorten in, maar ook 23 soorten die ik aan de ligninetest heb kunnen onderwerpen. De resultaten daarvan staan met een kleurcodering in de figuur.

Met het trekken van verdere conclusies uit Figuur 3 wil ik voorzichtig zijn. De stamboom zelf is gebaseerd op slechts 84 taxa, van de naar schatting 500–700 die er wereldwijd zijn (Matheny et al., 2009). Van slechts 23 daarvan heb ik de ligninereactie kunnen testen. Uit Figuur 3 zou je kunnen afleiden dat positieve ligninereacties ook binnen de ‘*Inocybe* clade’ nogal gelokaliseerd voorkomen, nl. in subclades IV (knobbelsporig) en in subclade Ic en de groep van *I. hystrix* (gladsporig). Dat beeld zou echter makkelijk kunnen veranderen als meer soorten op de ligninereactie getest zouden worden. Aan de andere kant blijkt ook uit een recenter onderzoek, met meer en vooral meer Europese soorten (Ryberg et al., 2010), waarvan ik er 46 aan de ligninetest heb onderworpen, hetzelfde beeld. Positieve ligninereacties komen niet voor bij de evolutionair gezien eerder afgesplitste groepen, en binnen de meer recent afgesplitste groepen zijn ze tamelijk (maar niet volledig) gelokaliseerd (clades VIII (knobbelsporig) en een subclade van clade XIII (gladsporig) in Ryberg et al. (2010)).

Mogelijk is er dus een zekere correlatie tussen het optreden van een positieve ligninereactie en de taxonomie van individuele soorten, maar op basis van de huidige dataset kan ik dat alleen als mogelijkheid opperen.

Variabiliteit

Binnen ondergeslacht *Inocybe* valt op dat er nogal wat variatie in de reactiesterkte zit, zelfs binnen individuele soorten. Aan de ene kant heb je soorten zoals *I. mixtiloides* (de kleinsporige variant van de Vale knolvezelkop (*I. xanthomelas*); zie Kuyper (2006)), die consequent positief reageren. Daarnaast heb je ook soorten zoals *I. asterospora* (Sterspoorvezelkop), die meestal niet reageren maar soms ook wel en dan soms sterk. Een deel van die variatie





is ongetwijfeld terug te voeren op foute determinaties, maar de variatie in de sterkte van de ligninereactie binnen een soort was ook vroegere auteurs al opgevallen (Beutler & Vergeer, 1980; Rald, 1983). Beutler & Vergeer (1980) hadden de mogelijkheid om hun monsters ook met dunne-laag-chromatografie (thin layer chromatography, of TLC) te analyseren. Zij richtten zich specifiek op de blauwe ligninereactie (indicatief voor amanitine), en vonden met name veel variatie bij *Amanita virosa* (Kleverige knolamaniet), een soort die als even dodelijk giftig beschouwd wordt als de Groene knolamaniet. Bij ruim de helft van hun monsters was de ligninetest negatief en kon ook met TLC geen amanitine vastgesteld worden. Bij de rest wezen zowel de ligninetest als TLC op de aanwezigheid van amanitine. Interessant is dat zij, onder ruim 200 geteste exemplaren, ook één (1) vruchtlichaam van de Groene knolamaniet vonden waarin geen amanitine kon worden aangetoond, noch met de ligninetest, noch met TLC. Het lijkt er dus op dat bij deze Amanieten de variatie in intensiteit van de ligninereactie direct samenhangt met variatie in de concentratie van de veroorzakende stof in de paddenstoelen zelf. Dat kan bij Vezelkoppen natuurlijk net zo goed het geval zijn.

Storend is wel dat die variatie in de ligninereactie binnen de individuele soorten het lastig maakt om de reactie te gebruiken als hulpje bij de determinatie, zoals bijv. bij de FeSO_4 -reactie bij *Russula*'s. Mogelijk is een deel van wat ik hier als 'variatie binnen een soort' opvat, terug te voeren op een te brede soortopvatting. Enkele van de recente fylogenetische studies wijzen er op dat er hoogst waarschijnlijk meer soorten bestaan dan er in de gangbare literatuur worden uitgesleuteld (Larsson et al., 2009; Ryberg et al., 2010). Het is dan niet onmogelijk dat de 'echte' soorten een meer constante ligninereactie vertonen – maar dat is speculatie. Afgaand op de huidige resultaten lijkt het erop dat *I. mixtilis* (Gladde knolvezelkop; reactie negatief of zwak) en *I. mixtiloides* (reactie sterk positief) ondubbelzinnig van elkaar gescheiden kunnen worden op basis van de ligninetest. Maar dat is dan gelijk ook zo ongeveer het

Figuur 5. *Inocybe griseolilacina* (Lilagrijze vezelkop), een soort met een variabele ligninereactie. Mogelijk gaan onder deze naam in feite meerdere taxa schuil (Ryberg et al., 2010).



enige voorbeeld dat ik uit Tabel 1 kan destilleren, waar het gaat om het onderscheiden van op elkaar gelijkende taxa. *Inocybe longicystis* en *I. ovatocystis* produceren vergelijkbare ligninereacties, en dat geldt ook voor de twee variëteiten van *I. cincinnata* en voor de gladsporige *Cortinatae* met paars in de steel (*I. pusio*, *I. huijsmanii* en *I. griseolilacina*).

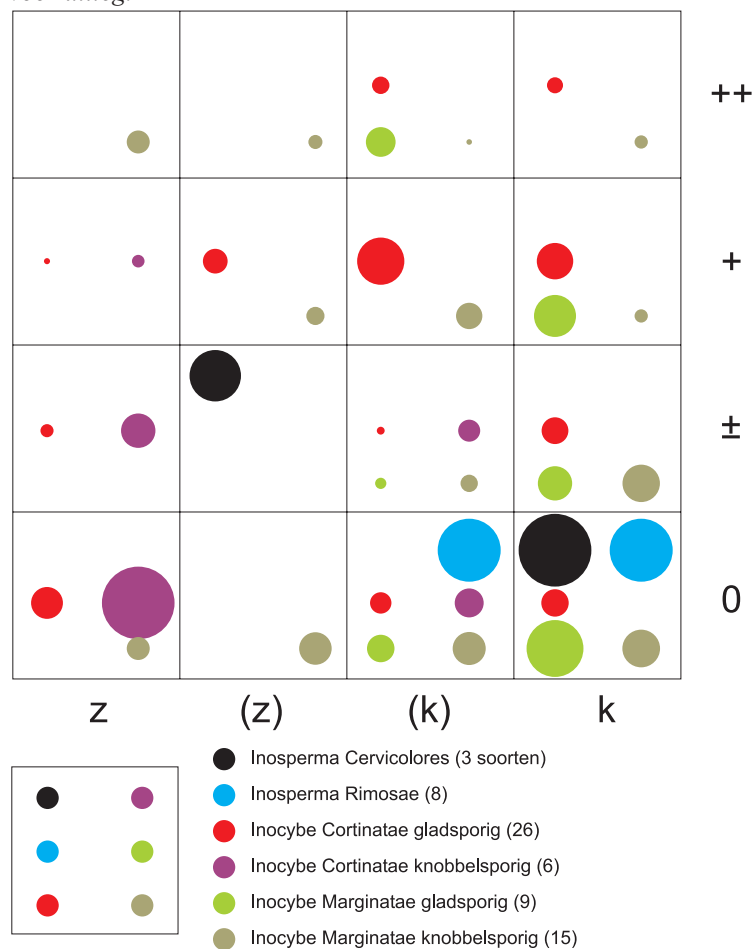
Correlatie met ecologie

Het zou interessant zijn als er een correlatie tussen de intensiteit van de ligninereactie en de ecologische voorkeuren van de soorten zou bestaan. Zo'n correlatie is bovendien niet helemaal ondenkbaar. Je zou je kunnen voorstellen dat bijvoorbeeld de chemische samenstelling van de bodem wel zijn weerslag zal hebben op de interne chemie van de paddenstoelen die erop groeien, en dat zou zich naar de ligninereactie kunnen vertalen. De meeste soorten uit Tabel 1 blijken met loofbomen geassocieerd te zijn, en slechts enkele zijn specifiek voor naaldbomen.

Dit was, tussen haakjes, ook de situatie tijdens de vroege geschiedenis van *Inocybe*: het geslacht is haar ontwikkeling begonnen in associatie met loofbomen, en de overstap naar naaldbomen is pas veel later in de evolutie gemaakt (Matheny et al., 2009).

Omdat veel Vezelkoppen niet erg eenkenig zijn in hun ecologische voorkeuren en ook de intensiteit van de ligninereactie nogal varieert, zou je bij het zoeken naar een correlatie tussen beide eigenlijk uit willen gaan van de gegevens per collectie. Mijn dataset is daar niet zo geschikt voor, omdat de gegevens per soort zijn bijgehouden, niet per collectie. Maar proberen kan natuurlijk altijd, en ik heb dat hier uitgewerkt voor een eventuele relatie tussen sterkte van de ligninereactie en de voorkeur van soorten voor

Figuur 6. Correlatiediagram tussen de sterkte van de ligninereactie en de bodemvoorkeur van individuele soorten. Zie tekst voor uitleg.





meer of minder kalkrijke bodem. Er bestaan ongetwijfeld allerlei statistische technieken om verborgen correlaties boven water te krijgen. Daar ben ik echter niet zo goed in thuis, dus ik heb wat anders geprobeerd, een grafische methode, zie Figuur 6. Die figuur is een beetje druk, en ik zal eerst proberen uit te leggen hoe hij is ontstaan. De figuur is gebaseerd op de gegevens van Tabel 1. Ik onderscheid vier klassen in zowel de respons op de ligninereactie (0: geen reactie; $\pm$: zwakke reactie; +: positieve reactie; ++: sterke reactie) als in de voorkeur voor bodemtype (k: kalkrijk; (k): matig kalkrijk; (z): matig zuur; z: zuur).¹ Iedere combinatie van reactiesterkte en bodemvoorkeur correspondeert met een vakje in Figuur 6. In die vakjes staan stippen, minimaal nul en maximaal zes. Positie en kleur van die stippen corresponderen met specifieke soortengroepen (subgenus, sectie), volgens de legenda onder de figuur. De grootte van iedere stip (de oppervlakte, niet de diameter) is een maat voor het percentage waarmee de betreffende combinatie voorkomt binnen die specifieke soortengroep.² Soorten met onduidelijke bodemvoorkeur (onbekend of juist heel flexibel) en onzekere determinaties zijn niet meegerekend.

Figuur 6 is relatief leeg bovenin. Dat wijst erop dat er maar relatief weinig soorten zijn die positief reageren op de ligninetest; de meeste soorten reageren niet of zwak. De figuur is ook relatief leeg aan de linkerkant. Dat wijst erop dat de meeste vezelkoppen een voorkeur hebben voor iets kalkrijkere bodem. De soorten uit de *I. rimosa*-groep zitten op een kluitje rechtsonderin: ze reageren niet op de ligninetest, en zijn kalkminnend. De gladsporige *Cortinatae* zitten zo ongeveer over de hele figuur verspreid, met vrij veel soorten die een positieve ligninereactie vertonen. Daarentegen reageren de knobbelsporige *Cortinatae* meestal niet of nauwelijks, en hebben ze meer een voorkeur voor wat zuurdere omstandigheden. Bij de *Marginatae* is het beeld eerder andersom. Hier zitten de knobbelsporige soorten verspreid over alle combinaties, terwijl de gladsporige zich in het kalkrijke deel van de figuur ophouden, zonder opvallende voorkeur voor een bepaalde ligninereactie. Wel ziet het er naar uit dat een positieve ligninereactie vooral voorkomt bij de gladsporige soorten uit het ondergeslacht *Inocybe*, waarbij het eigenlijk nauwelijks uitmaakt of het om *Cortinatae* dan wel *Marginatae* gaat. Ook vanuit evolutionair perspectief is het nog maar de vraag of deze secties wel stand kunnen houden (Matheny, 2005; Ryberg et al., 2010).

En met deze optimistische constatering wil ik dit verhaal maar besluiten. De oranje rode ligninereactie lijkt een relatief moderne curiositeit binnen *Inocybe* te zijn, zonder duidelijke correlatie met andere, morfologische (sporenvorm) of ecologische (mycorrhizapartner, bodemtype) eigenschappen.

Dank aan Heinz Clemençon (Université de Lausanne), die me op de ligninetest opmerkzaam maakte, en aan Thom Kuyper voor commentaar op de eerste versie van dit verhaal.

De foto's bij dit artikel zijn van de hand van de auteur.

¹ Die ecologische voorkeuren komen in principe uit het Overzicht, soms aangevuld met gegevens uit de taxonomische literatuur. Bij een aantal soorten wordt alleen gemeld dat ze op "voedselrijke bodem" voorkomen; die heb ik in klasse (k) ingedeeld.

² Ik heb voor deze aanpak gekozen om te voorkomen dat soorten waarvan ik domweg veel collecties heb kunnen testen het beeld gaan overheersen. Als nadeel zou je kunnen zien dat het nu juist de soorten met weinig collecties (en dus weinig zicht op variabiliteit) zijn, die een relatief grote bijdrage aan bepaalde vakken in Figuur 6 kunnen leveren.



Literatuur

- Arnolds, E., Kuyper, Th.W. & Noordeloos, M.E. 1995. Overzicht van de paddestoelen in Nederland. Uitgave Nederlandse Mycologische Vereniging.
- Beuhler, M., Lee, D.C. & Gerkin, R. 2004. The Meixner test in the detection of α -amanitin and false-positive reactions caused by psilocin and 5-substituted tryptamines. *Ann. Emerg. Med.* 44: 114–120.
- Beutler, J.A. & Vergeer, P.P. 1980. Amatoxins in American mushrooms: evaluation of the Meixner test. *Mycologia* 72: 1142–1149.
- Bresinsky, A. & Besl, H. 1990. A colour atlas of poisonous fungi. Wolfe Publishing, London.
- Dilger, W. 1949. Diplomarbeit, Mainz [Niet zelf gezien.]
- Flammer, R. & Horak, E. 2003. Giftpilze – Pilzgifte. Schwabe, Basel.
- Jacobsson, S. 2008. *Inocybe*. In Knudsen & Vesterholt (2008).
- Knudsen, H. & Vesterholt, J. (red.) 2008. Funga Nordica. Nordsvamp, Copenhagen.
- Kostyra, H. 1993. Chemische und kristallographische Untersuchungen an Cystidenkristallen der Gattung *Inocybe*. *Z. Mykol.* 59: 77–98.
- Kuyper, Th.W. 1986. A revision of the genus *Inocybe* in Europe. I. Subgenus *Inosperma* and the smooth-spored species of subgenus *Inocybe*. *Persoonia supplement vol.* 3.
- Kuyper, Th.W. 1995. *Inocybe*. In Arnolds et al. (1995).
- Kuyper, Th.W. 2006. Begin eens met ...Vezelkoppen (*Inocybe*) – 2: Voorlopige determinatiesleutel tot de knobbelsporige vezelkoppen. *Coolia* 49: 11–17.
- Larsson, E., Ryberg, M., Moreau, P.-A., Delcuse Mathiesen, Å. & Jacobsson, S. 2009. Taxonomy and evolutionary relationships within species of section *Rimosae* (*Inocybe*) based on ITS, LSU and mtSSU sequence data. *Persoonia* 23: 86–98.
- Matheny, P.B. 2005. Improving phylogenetic inference of mushrooms with RPB1 and RPB2 nucleotide sequences (*Inocybe*; Agaricales). *Mol. Phylogenet. Evol.* 35: 1–20.
- Matheny, P.B., Aime, M.C., Bougher, N.L., Buyck, B., Desjardin, D.E., Horak, E., Kropp, B.R., Lodge, D.J., Soyong, K., Trappe, J.M. & Hibbett, D.S. 2009. Out of the Paleotropics? Historical biogeography and diversification of the cosmopolitan ectomycorrhizal mushroom family *Inocybaceae*. *J. Biogeogr.* 36: 577–592.
- Meixner, A. 1975. Chemische Farbreaktionen von Pilzen. J. Cramer, Vaduz.
- Meixner, A. 1979. Amatoxin-Nachweis in Pilzen. *Z. Mykol.* 45: 137–140.
- Rald, E. 1983. Avistesten. *Svampe* 7: 18–25.
- Ryberg, M., Larsson, E. & Jacobsson, S. 2010. An evolutionary perspective on morphological and ecological characters in the mushroom family *Inocybaceae* (*Agaricomycotina*, *Fungi*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 55: 431–442.
- Stangl, J. 1989. Die Gattung *Inocybe* in Bayern. *Hoppea*, band 46. Regensburg.
- Wieland, Th. 1949. Über die Giftstoffe des Knollenblätterpilzes VII: β -Amanitin, eine dritte Komponente des Knollenblätterpilzgiftes. *Liebigs Ann. Chemie* 564: 152–160.
- Wieland, Th. & Faulstich, H. 1979. Klarstellung. *Z. Mykol.* 45: 265.

Tabel 1. Resultaten van de ligninetest op 84 soorten, variëteiten en vormen van Vezelkoppen (*Inocybe* spp.). De kolommen geven van links naar rechts de soortnaam, de naam van een eventuele vorm of variëteit, subgenus en sectie waarin de soort is geplaatst volgens de indeling van Kuyper (1986) en Stangl (1989), de sporenvorm (g: glad; k: knobbelig of met uitsteekfels), de aantallen collecties met sterk positieve (++), positieve (+), zwakke ($\pm$) of negatieve (0) ligninereactie (aantallen tussen haakjes betreffen cf-determinaties), de preferente ectomycorrhizapartner (L: loofbomen; N: naaldbomen) en de bodemvoorkeur (k: kalkrijk; (k): enigszins kalkrijk; (z): enigszins zuur; z: zuur).

soort	var	subgenus	sectie	sp	AANTALLEN				boom	bodem
					++	+	±	0		
<i>bongardii</i>	<i>bongardii</i>	<i>Inosperma</i>	<i>Cervicolores</i>					6	L	k
<i>calamistrata</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Cervicolores</i>				2		L	(z)
<i>cervicolor</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Cervicolores</i>					2	L	k
<i>adequata</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					1	L	k
<i>arenicola</i>	<i>arenicola</i>	<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					1	N	(k)
<i>cookei</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					11(1)	L	(k)
<i>erubescens</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					1	L	k
<i>flavella</i>	<i>flavella</i>	<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					3	L	(k)
<i>maculata</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					13	L	(k)
<i>quietiodor</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					4	L	k
<i>rimosa</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					18	L (N)	var
<i>squamata</i>		<i>Inosperma</i>	<i>Rimosae</i>					8	L	k
<i>agardhii</i>		<i>Mallocybe</i>						4	L	?
<i>dulcamara</i>		<i>Mallocybe</i>						17	L	var
<i>perbrevis</i>		<i>Mallocybe</i>						1	L	?
<i>albovelutipes</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		1			L	z?
<i>amethystina</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		2			L (N)	(k)
<i>auricoma</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		1			L	(k)
<i>cincinnata</i>	<i>cincinnata</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	1	7			L	(k)
<i>cincinnata</i>	<i>major</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	1	2			N	(k)
<i>corydalina</i>	<i>corydalina</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		2	3		L	k
<i>corydalina</i>	<i>erinaceo-morpha</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		1			L	k
<i>cryptocystis</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				3	L	k
<i>flocculosa</i>	<i>crocifolia</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		1			L (N)	k
<i>flocculosa</i>	<i>flocculosa</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	14	16	3		L (N)	(k)
<i>fraudans</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g			3	1	L	k
<i>fuscidula</i>	<i>bisporigera</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		1			L	?
<i>fuscidula</i>	<i>fuscidula</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	2	13		4	L	k
<i>geophylla</i>	<i>geophylla</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				6	L	k-z
<i>geophylla</i>	<i>lilacea</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				2	L	k-z
<i>glabripes</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				4	L	?
<i>griseolilacina</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		1		1	L	(k)
<i>griseovelata</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	(1)	(1)			L	(k)
<i>haemacta</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g			2(1)		L	k
<i>huijsmanii</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		(1)			L	(z)
<i>hystrix</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		1			L	(k)
<i>lacera</i>	<i>helobia</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				5	L	z
<i>lacera</i>	<i>lacera</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		3	14	8	L (N)	z
<i>melanopus</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g		2			L (N)	k?
<i>nitidiuscula</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	1	5			L	k
<i>obscurabadia</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				1	L	(k)
<i>pusio</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	1	7	1		L	(k)
<i>sambucina</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				1	(L) N	z
<i>sindonia</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g	4	3			L (N)	k
<i>squarrosa</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				1	L	z
<i>whitei</i>	<i>whitei</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	g				1	(L) N	k

					AANTALLEN					
soort	var	subgenus	sectie	sp	++	+	±	0	boom	bodem
<i>assimilata</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k				4	L	z
<i>curvipes</i>	<i>curvipes</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k			11	19	L	(k)
<i>longicystis</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k			2	6	L (N)	z
<i>napipes</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k		3	5	17	L (N)	z
<i>ovatocystis</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k			4	5	L (N)	z
<i>soluta</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k		(1)	1	2	(L) N	?
<i>striata</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k		(1)		1	?	?
<i>subcarpta</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Cortinatae</i>	k				1	(L) N	z
<i>albomarginata</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g		3			L	k
<i>godeyi</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g				2	L	k
<i>hirtella</i>	<i>bispora</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g			1	6	L	(k)
<i>langei</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g			2	1(1)	L	k
<i>leiocephala</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g				1	L (N)	?
<i>muricellata</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g		1		2	L (N)	k
<i>pelargonium</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g				4	L (N)	k
<i>splendens</i>	<i>phaeoleuca</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g		2		1	L	k
<i>splendens</i>	<i>splendens</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g		(1)	2	1	L	k
<i>stangliana</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g				(1)	L	?
<i>tenebrosa</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	g	1				L (N)	(k)
<i>alnea</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k		(1)			L	(k)
<i>ambigua</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	(k)				1	?	(z)
<i>asterospora</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k	1	1	4	11	L	(k)
<i>bresadolae</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k		1		3	L	(k)
<i>brunneorufa</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			2	2	L	k
<i>calospora</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k		2			L	?
<i>fibrosa</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			(1)		N	k
<i>fibrosoides</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			1	2	L	k
<i>fuligineo-atra</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			1		L	?
<i>glabrodisca</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			1	2	L	k?
<i>jacobi</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k				1	L (N)	z
<i>margaritis-pora</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			2	2	L	k
<i>mixtilis</i>	<i>ss.str.</i>	<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			6	13	L (N)	k
<i>mixtiloides</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k	15				(L) N	z
<i>oblectabilis</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			1		L	k
<i>paludinella</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k			1		L	?
<i>petiginosa</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k				6	L	?
<i>praetervisa</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k	1	1		1	L	k
<i>salicis</i>		<i>Inocybe</i>	<i>Marginatae</i>	k	3	5			L	z?