



nivel infragenérico. CORNER & BAS (1962) y BAS (1969), sobre la base de criterios morfológicos, propusieron la división del género en dos subgéneros y seis secciones. Posteriormente, YANG (1997), introdujo *Amanita* sect. *Caesareae* Singer ex Singer, separándola de *Amanita* sect. *Vaginatae*. Esta división sistemática, apoyada por estudios moleculares (WEIB & al. 1998; DREHMEL & al. 1999; ZHANG & al. 2004; JUSTO & al. 2010), ha sido ampliamente aceptada, quedando *Amanita* subg. *Amanita* (basidiosporas inamiloides) formado por *Amanita* sect. *Amanita*, *Amanita* sect. *Caesareae* y *Amanita* sect. *Vaginatae*.

El concepto tradicional de *Amanita* sect. *Vaginatae*, también llamada *Amanita* sect. *Amanitopsis* (Roze) Konrad & Maublanc, comprendía especies de esporada blanca, basidiosporas esféricas o subesféricas, fíbulas ausentes y estípites no bulboso completamente desprovisto de anillo, pero presentando volva más o menos patente (CORNER & BAS 1962; FRAITURE 1993; CONTU 2000). Trabajos recientes (CUI & al. 2018; HANSS & MOREAU 2020), han modificado este concepto al incluir alguna especie con anillo encuadrada filogenéticamente en la sección (*Amanita cingulata* J.W. Liu & Zhu L. Yang).

La taxonomía de *Amanita* sect. *Vaginatae* ha estado centrada en torno al tipo de la sección, *Amanita vaginata* (Bull.) Lam., en la que se han basado 87 nombres infraespecíficos en los rangos de variedad, forma e incluso subespecie (INDEX FUNGORUM 2022). Sin embargo, al no poder atribuirse con certeza la descripción original (BULLIARD 1782-1783) a recolecciones recientes, y a la inexistencia de material original de herbario (HANSS & MOREAU 2020), *A. vaginata* es un nombre de difícil interpretación.

Paralelamente, y a partir sobre todo de las dos últimas décadas del pasado siglo XX, se ha realizado un gran esfuerzo por poner de manifiesto la inmensa riqueza en especies de *Amanita* sect. *Vaginatae*, inicialmente de la mano de micólogos europeos, sobre todo de países mediterráneos (BON 1978; CONTU 1986a, 1986b, 1988, 1998, 1999a, 1999b, 1999c, 2000, 2003, 2007; CONTU & PACIONI 1998; CONSIGLIO 2000; CONSIGLIO & CONTU 1999; FRAITURE 1993; NEVILLE & POUMARAT 2007, 2009; HANSS & MOREAU 2020). También cabe destacar la labor del micólogo norteamericano R.E. Tulloss en el estudio del género a nivel mundial, realizando entre otros trabajos la revisión de material tipo de diversos taxones de *Amanita* sect. *Vaginatae* (TULLOSS 1994, TULLOSS & YANG 2022).

Durante nuestros muestreos en ecosistemas mediterráneos del sur de la Península Ibérica, recolectamos varios especímenes de una especie perteneciente a *Amanita* sect. *Vaginatae* que había llamado nuestra atención por su belleza y peculiar aspecto. Tras realizar estudios morfológicos y moleculares, describimos nuestro material como especie nueva para la ciencia en este artículo.

## Material y métodos

### Caracteres morfológicos

Las descripciones macroscópicas se han realizado a partir de basidiomas frescos de las distintas localizaciones realizadas, e ilustrado con fotografías tomadas en el lugar de su recolección. La codificación de los colores de los basidiomas se ha realizado utilizando la carta de color MUNSELL (2009). Los tipos de volva se han descrito siguiendo a FRAITURE (1993). Para el examen microscópico se han utilizado los siguientes microscopios ópticos trinoculares: Optika B-353-PLI y Nikon Eclipse E-200. Las mediciones microscópicas se han realizado sobre material fresco siempre que ha sido posible, o bien sobre material seco convenientemente rehidratado con KOH al 3% o rehidratante de Cléménçon GDS. Las medidas microscópicas se han tomado utilizando la fórmula clásica del programa Piximètre 5.10 (HENRIOT 2020), realizando como mínimo 30 mediciones en el caso de las basidiosporas, y 20 para el resto de estructuras microscópicas de cada uno de los ejemplares estudiados. Las medidas se han realizado en agua sobre esporada, sin incluir la apícula y en vista lateral. Como medios de montaje de las preparaciones microscópicas se han utilizado los siguientes: agua, rojo Congo acuoso, rojo Congo SDS, floxina B y reactivo de Melzer. Las descripciones del subhimenio y de las estructuras de la volva se han realizado siguiendo a BAS (1969). Las muestras se han depositado en los herbarios JA-CUSSTA y AH, con duplicados en los herbarios personales de los autores: MP (herb. M. Plaza) y TI (herb. T. Illescas).

### Estudio molecular

El ADN total fue extraído a partir de especímenes secos de herbario empleando la siguiente modificación del protocolo de MURRAY & THOMPSON (1980): una porción de las muestras fue homogeneizada con ayuda de un micropistilo en 600  $\mu$ L de buffer CTAB (CTAB 2%, NaCl 1.4 M, EDTA pH8.0 20 mM, Tris-HCl pH 8.0 100 mM). La mezcla fue incubada durante 30 minutos a 65°C. Un volumen equivalente de cloroformo:isoamylalcohol (24:1) fue añadido y mezclado con la muestra hasta su emulsión. Tras centrifugar la mezcla durante 10 min a 10000 g, el ADN en el sobrenadante fue precipitado con un volumen de isopropanol. Tras 15 minutos de centrifugación a la misma velocidad, el pellet fue lavado en etanol 70% frío, centrifugado de nuevo dos minutos y secado. Finalmente, fue resuspendido en 100-300  $\mu$ L de agua bidestilada. Se seleccionó el marcador ITS, complementándolo con nLSU, debido a que apenas existen secuencias de referencia de otros marcadores moleculares, y a que es la región más utilizada hasta el momento en trabajos sobre la sección, ya sea en solitario (HANSS &

MOUREAU 2020) junto con el nLSU (LIU & al. 2017). La amplificación por PCR, basada en MULLIS & FALOONA (1987), incluyó 35 ciclos con una temperatura de anillamiento de 54° C, y fue llevada a cabo con los primers ITS1F e ITS4 (WHITE & al. 1990; GARDES & BRUNS 1993) para la región ITS, y los primers LR0R y LR5 (VILGALYS & HESTER 1990; CUBETA & al. 1991), para la región 28S nLSU. Los resultados fueron chequeados en un gel de agarosa al 1%; las reacciones positivas fueron purificadas y secuenciadas con uno o ambos primers de la PCR, y adicionalmente, con los primers ITS2 e ITS3 para la región ITS cuando no se obtuvo una secuencia limpia. Los cromatogramas fueron visualizados en MEGA 6.0 (TAMURA & al. 2011) y editados manualmente para corregir posibles errores de lectura. Todas las colecciones de *A. calida* estudiadas en el presente trabajo han sido secuenciadas. Las secuencias de los especímenes JA-CUSSTA 9323, JA-CUSSTA 9326, AH 56954 y JA-CUSSTA 9327 no han sido incluidas en los análisis filogenéticos por ser cortas.

Se construyó un alineamiento de las regiones ITS y nLSU con las secuencias de longitud suficiente obtenidas, añadiendo las secuencias más próximas en búsquedas BLAST (ALTSCHUL & al. 1990), e incluyendo además secuencias de otras especies para representar los 6 clados obtenidos por HANS & MOREAU (2020) y ŠEVČÍKOVÁ & al. (2021) dentro de *Amanita sect. Vaginatae*. El alineamiento completo contuvo secuencias de un total de 73 especímenes correspondientes a 34 taxones (Tabla 1). De las secuencias de los 73 especímenes, 34 poseían únicamente la región ITS, 15 contienen una combinación de ITS y nLSU, mientras que 24 poseen solamente la región nLSU. La matriz combinada ITS+nLSU que contaba con 2096 caracte-

res, de los que 1473 eran sitios constantes y 450 informativos para parsimonia, se dividió en cuatro particiones: ITS1, 5.8S, ITS2 y nLSU. El alineamiento se llevó a cabo con MAFFT v.7 en su servidor web (KATO & al. 2019; ), utilizando el algoritmo Q-INS-i y realizando posteriormente un mínimo ajuste manual con Bioedit v. 7.2 (HALL 1999). Tras comprobar la ausencia de conflictos en la señal filogenética de las regiones ITS y nLSU, se realizó un primer análisis de Máxima Verosimilitud con IQ-TREE v. 2.1.3 (NGUYEN & al. 2015) con los siguientes modelos evolutivos, ITS1: TPM3u+F+G4; 5.8S: K2P+G4; ITS2: K2P+G4; y nLSU: TIM3+F+I+G4, calculados con ModelFinder (KALYAANAMOORTHY & al. 2017) aplicando 300 réplicas de bootstrap standard (BML). Para la Inferencia Bayesiana se utilizó MrBayes v. 3.2 (RONQUIST & al. 2012) utilizando las mismas particiones anteriores y los siguientes modelos evolutivos calculados con JModeltest v.2.1.3 (DARRIBA & al. 2012): HKY+G, GTR+I+G, HKY+G y GTR+I+G. Se hicieron correr dos análisis con cuatro cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) muestreando árboles cada 100 generaciones y descartando el 25% inicial. Los análisis se detuvieron después de 3 M de generaciones, cuando la desviación estándar del split de frecuencias fue <0,01 y los valores ESS>200. El proceso fue monitoreado con Tracer 1.7 (RAMBAUT & al. 2018). Los árboles resultantes se visualizaron con FigTree 1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) y se editaron con Inkscape 1.1 (<https://inkscape.org/release/inkscape-1.1/>). Se consideraron significativos los valores probabilidad posterior bayesiana (PPB)  $\geq 0,95$  y BML  $\geq 70\%$ , mostrados con un mayor grosor de línea. Las leyendas utilizadas en el árbol filogenético siguen a HANSS & MOREAU (2020).

**Tabla 1:** Tabla de secuencias analizadas. En negrita: secuencias obtenidas para el presente estudio. Los epítetos entre comillas representan nombres provisionales.

Taxón	Colección	Genbank		Origen
		ITS	nLSU	
<i>A. cf. angustilamellata</i>	HKAS89451	MH508292	-	China
<i>A. argentea topotypus</i>	PAM17091001	MN490698	-	Francia
<i>A. argentea epitypus</i>	JMH2014015	MN490675	-	Francia
<i>A. brunneofuliginea</i>	HKAS89226	MH508269	MH486393	China
<i>A. brunneofuliginea</i>	HKAS83536	MH508268	MH486392	China
<i>A. brunneofuliginea</i>	HKAS93980	MH508271	MH486396	China
<i>A. calida holotypus</i>	JA-CUSSTA 9324	OK316924	<b>OK316960</b>	España
<i>A. calida</i>	JA-CUSSTA 9327	OK316925	<b>OK316961</b>	España
<i>A. calida</i>	JA-CUSSTA 9325	OK316926	<b>OK316962</b>	España
<i>A. ceciliae</i>	ASIS26904	KU139511	KU139438	Korea

Taxón	Colección	Genbank		Origen
		ITS	nLSU	
<i>A. ceciliae</i>	ASIS26935	KU139512	KU139439	Korea
<i>A. ceciliae</i>	ASIS26247	KU139510	KU139437	Korea
<i>A. cistetorum</i>	ML900101AC	MH603607	-	Chipre
<i>A. coryli</i>	RET 308-1	MW592824	MW592824	Alemania
<i>A. coryli</i>	RET 308-3	MT980919	MT980919	Alemania
<i>A. crocea</i>	AT2002097	JQ912665	JQ912665	Suecia
<i>A. electra holotypus</i>	DL140901a	MN490646	-	Francia
<i>A. "elongatior"</i>	RET 524-10	KY952153	KY952154	USA
<i>A. emodotrygon</i>	SUA902	MF489728	MF491880	Pakistán
<i>A. emodotrygon</i>	MFM-219	MF489730	MF491881	Pakistán
<i>A. fulva</i>	RET 706-1	MK522018	MK522012	USA
<i>A. fulva</i>	RET 706-3	MK522007	MK536605	USA
<i>A. fulvoides</i>	RET 307-2	MT980916	MT980916	Alemania
<i>A. fulvoides</i>	RET 307-4	MT980917	MT980917	Alemania
<i>A. huijsmanii</i>	RET 273-5	MZ314246	MZ314246	Alemania
<i>A. "justicei"</i>	RET 444-8	KY614228	KY614224	USA
<i>A. lividopallescens</i>	RET 306-2	MW013159	MW013165	Alemania
<i>A. magnivolvata typus</i>	H:M. Aalto 1600 (H)	MN490645	-	Finlandia
<i>A. mairei</i>	RET 860-6	MW426548	MW426548	Portugal
<i>A. malleata lectotypus</i>	LIPM.Bon 0092206a	MN545697	-	Francia
<i>A. muscaria</i>	RET 473-5	KP866167	KP866168	Australia
<i>A. oblongispora</i>	15831	JF907762	-	Italia
<i>A. pachyvolvata</i>	AB11-08-56	MN490652	-	Francia
<i>A. "pastorinoi"</i>	RET 868-3	MT427833	-	USA
<i>A. "penetratrix"</i>	RET 704-1	KU186828	KU186832	USA
<i>A. sp. "sp-AZ31"</i>	RET 770-10	MK900626	MK900627	USA
<i>A. "semiobruta"</i>	RET 691-1	KY435402	KY435401	USA
<i>A. sp. "sp-CROAT01"</i>	RET 867-9	MT036492	MT036492	Croacia
<i>A. sp. "sp-ITAL05"</i>	RET 847-3	MT073007	MT073007	Italia
<i>A. sp. "sp-ITAL07"</i>	RET 846-10	MW013162	MW013162	Italia
<i>A. sp. "sp-MO06"</i>	RET 690-10	KY614233	KY614227	Usa
<i>A. submembranacea</i>	RET 305-6	MW526946	MW526945	Alemania
<i>A. supravolvata</i>	RET 262-4	MZ158286	MZ158286	Francia
<i>A. supravolvata</i>	RET 883-9	MZ158284	MZ158284	España
<i>A. supravolvata</i>	RET 884-3	MZ158285	MZ158285	España
<i>A. "trygonion"</i>	RET 622-5	KU186809	KU186810	USA
<i>A. umbrinolutea</i>	RET 851-6	MT980922	MT980922	Italia
<i>A. umbrinolutea</i>	RET 884-4	MZ397807	MZ397807	España
<i>A. vladimirii</i>	BRNM825829	MW208926	MW208921	Chequia



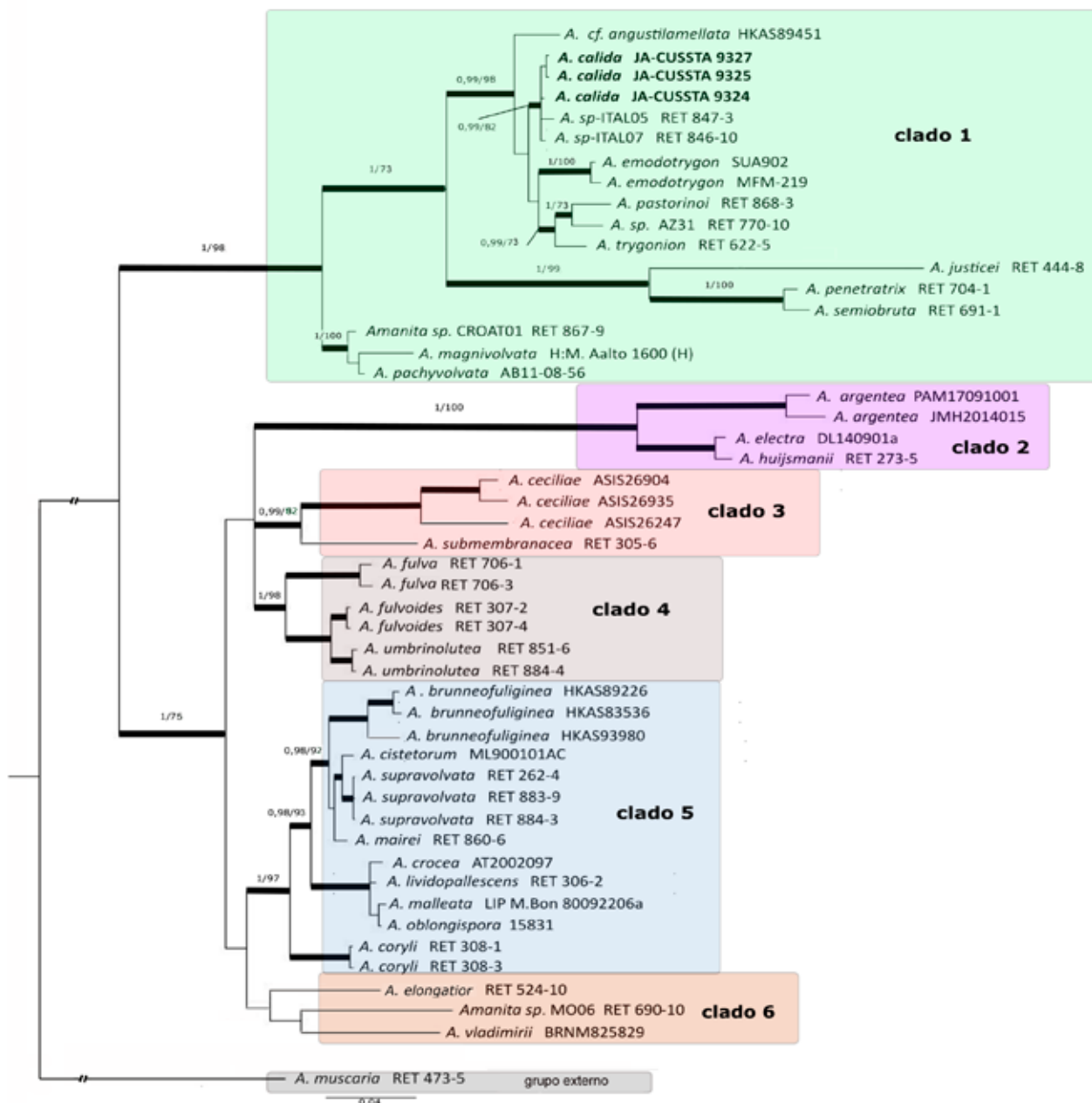


Fig. 1. Árbol consenso “50% majority rule consensus” del análisis bayesiano de *Amanita* sect. *Vaginatae* a partir de la combinación de genes ITS y nLSU. Los valores de apoyo del análisis bayesiano y del análisis de máxima verosimilitud (PPB  $\geq$  0,95 y BML  $\geq$  70%) se muestran junto a las ramas.

en el mamelón (10YR 5/2, 7.5Y 5/2) y decolorado gradualmente hacia el margen; en alguna ocasión (JA-CUSSTA 9325) con la zona marginal ligeramente más oscura que la antimarginal (“cocardée”). Láminas blancas, de medianamente apretadas a muy apretadas, libres, arqueadas, agudas en el margen con el píleo, en ocasiones bifurcadas, unidas por leves nervaduras a nivel de su unión con el píleo, con arista concolor, ligeramente crenulada, L = (92-)98-120(-134); laminillas y lamélulas de numerosas a muy numerosas, truncadas en ángulo recto, con frecuencia

reducidas a un denticulo en el margen, l = (22-)34-60(-76). Estípites cilíndrico, ligeramente ensanchado hacia la base, de 56-200 mm de largo por 7-20 mm de ancho en su parte media, subliso, presentando algunas acanaladuras en su parte superior, sin anillo ni zona escamosa patente en su lugar, en ocasiones con leves restos floculosos, discontinuos y blanquecinos, del velo parcial, especialmente en su mitad inferior; de color blanco o blanquecino (10P 9/1) en toda su longitud, o más frecuentemente de color similar al del revestimiento pilHico pero másclaro en la parte





Fig. 2. *Amanita calida*. A-B: JA-CUSSTA 9324. Holotypus. A: Basidiomas *in situ*, B: Detalle de la volva. C: JA-CUSSTA 9323. D: JA-CUSSTA 9327. E: JA-CUSSTA 9326. F: AH 56954. Fotografías: A-B: M. Plaza, C-E: T. Illescas, F L. Sánchez.

superior, decolorándose gradualmente hacia la base, presentando también algunos ejemplares bandas irregulares de color amarillento dorado (7.5Y 9/6). *Volva* normalmente sacciforme (tipo IV), bi o trilobulada, aunque algunos ejemplares presentan una vol-

va adherente (tipo III; FRAITURE 1993), con limbo interno tipo *vaginata* (BAS, 1969), de consistencia membranosa exteriormente, contexto esponjoso, y ligeramente tomentosa en la cara interna, de 40-80(-92) mm de altura por 25-30(-42) mm de diámetro



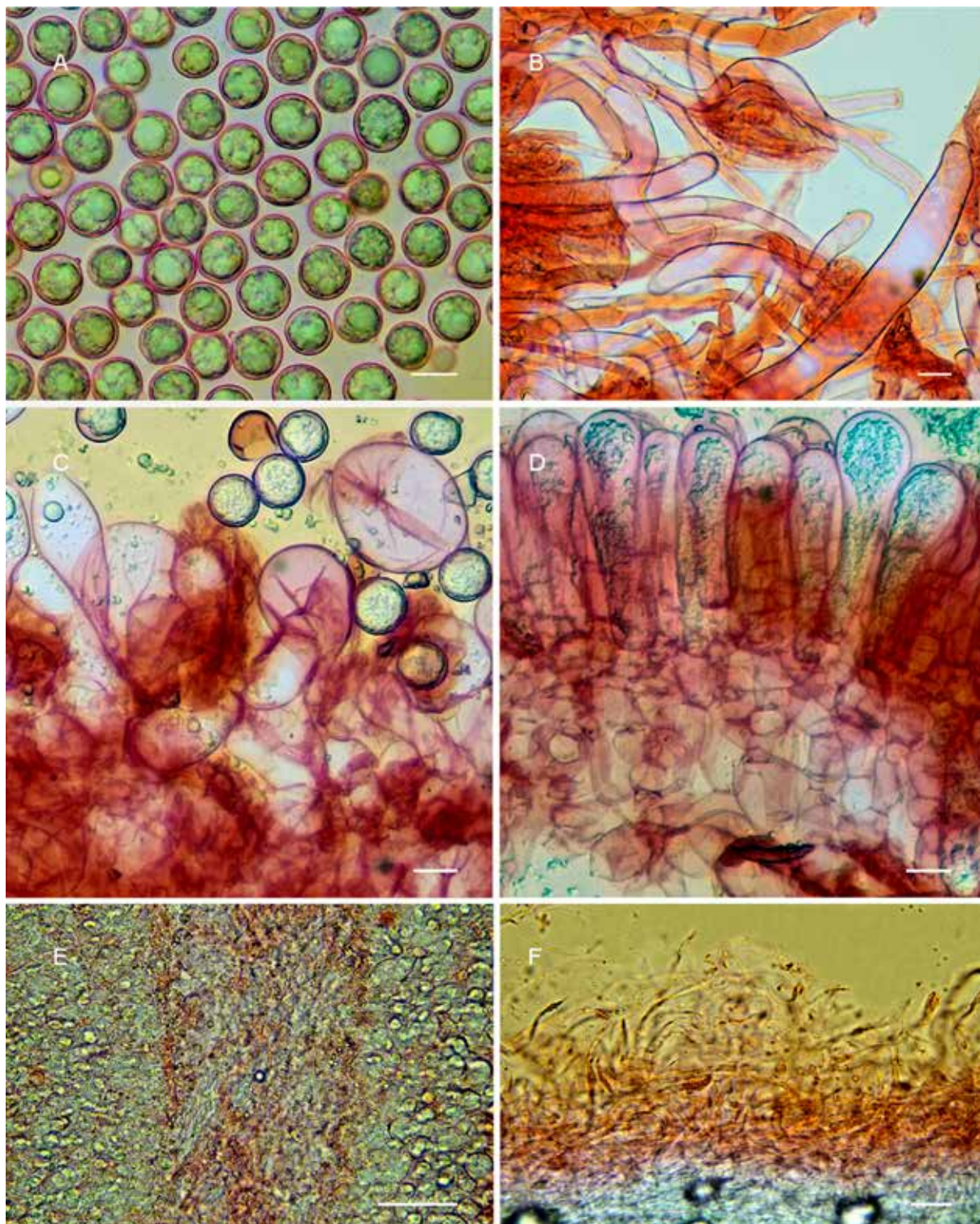


Fig. 3. *Amanita calida*. A-D: JA-CUSSTA 9324. Holotypus. A: Basidiosporas, B: Capa intermedia de la volva, C: Células marginales en el himenio, D: Himenio y subhimenio. E: AH 56954. Medioestrato e himenopodio. F: JA-CUSSTA 9325. Suprapellis. Barras de escala: A-D, F: 10  $\mu$ m, E: 50  $\mu$ m. Fotografías: A-D: M. Plaza, E-F: T. Illescas. Medio de montaje: A-D: rojo Congo SDS, E-F: rojo Congo acuoso.

y 2-5(-8) mm de grosor, de color blanco interna y externamente, pero presentando de manera constante, aunque con frecuencia y distribución irregulares, máculas de tamaño pequeño a mediano de color pardo

ocre a pardo herrumbre (10YR 6/6, 2.5YR 4/8). *Contexto* blanco, hueco en el estípite de los ejemplares maduros. *Olor* fúngico poco marcado. *Sabor* fúngico suave. *Esporada* blanca.



*Basidiosporas* de globosas a subglobosas, con ápica redondeada y poco prominente (0,8-2,5  $\mu\text{m}$ ), de pared fina, hialinas; en material fresco con numerosas gúttulas de tamaño mediano a pequeño que ocupan la casi totalidad del interior de la espora, y que en material seco se aglutinan formando una gran gúttula, inamiloides; de (9,2-)10,6-12,4(-14,4)  $\times$  (8,5-)10,1-11,9(-13,0)  $\mu\text{m}$  ( $L_m = 11,5 \mu\text{m}$ ,  $W_m = 11,0 \mu\text{m}$ ,  $Q = (1,00-)$ 1,01-1,10(-1,22),  $Q_m = 1,05$ ,  $n = 300$ ). *Basidios* claviformes, con contenido vacuolar de color amarillento, o bien una o varias grandes gotas lipídicas en su interior, tetraspóricos, raramente bispóricos o monospóricos, de (40-)48-70(-81)  $\times$  (10-)14-18(-22)  $\mu\text{m}$ , con esterigmas algo curvados, de 5,5-7,5(-8)  $\mu\text{m}$  de longitud (hasta 11,5  $\mu\text{m}$  en el caso de un basidio monospórico). *Arista* parcialmente estéril, presentando con mayor o menor grado de abundancia, según se trate de ejemplares jóvenes o más maduros, células marginales esferopedunculadas a anchamente claviformes, en ocasiones formadas por 2-3 células catenuladas, con elementos terminales de (21-)26-42(-57)  $\times$  (12-)15-33(-43)  $\mu\text{m}$  y pared algo engrosada (hasta 1,3  $\mu\text{m}$ ). *Subhimenio* de 25-40  $\mu\text{m}$  de ancho, predominantemente de tipo celular, aunque en los elementos más próximos a los basidios se pueden encontrar artículos de tipo ramificado a ramificado-hinchado, formado por cadenas de 2-4 artículos irregularmente prismáticos, anchamente elipsoidales o subsféricos, de (4-)10-13(-19)  $\times$  (4-)7-8(-11)  $\mu\text{m}$ . *Trama laminar* de (190-)250-320(-400)  $\mu\text{m}$  de anchura, difusamente bilateral divergente a bilateral irregular. *Medioestrato* de (30-)70-100(-120)  $\mu\text{m}$  de ancho, compuesto por una mezcla de hifas cilíndricas, septadas, de pared fina o levemente engrosada, más o menos paralelas al eje de la lámina, de 4,5-5,5(8)  $\mu\text{m}$  de ancho, y de elementos fisaloides elipsoidales, subsféricos u ovoides de 10-40(-55)  $\times$  9-12(-18)  $\mu\text{m}$ , con abundante pigmento intraparietal amarillento. *Himenopodio* de (80-)90-110(-140)  $\mu\text{m}$  de anchura, de estructura irregular o bien difusamente divergente, formando en este caso un ángulo respecto al medioestrato de 45 a 90°, constituido por acrofisálidas entremezcladas con elementos celulares aislados o formando cadenas, con paredes engrosadas hasta de 1,5  $\mu\text{m}$ , de (13-)22-26(-35)  $\times$  (6-)12-14(-19)  $\mu\text{m}$ . *Pileipellis* de (500-)525-675(-700)  $\mu\text{m}$  de anchura. *Suprapellis* con estructura de ixocutis o ixocutis con transición a ixotricoderma, de (50-)75-100(-150)  $\mu\text{m}$  de ancho, ligeramente gelificada, con hifas septadas de (1,2-)2,0-4,6(-5,8)  $\mu\text{m}$ , a veces con algunos elementos terminales algo capitados, hasta de 7,5  $\mu\text{m}$  de ancho. *Subpellis* constituida por hifas septadas, gelificadas, dispuestas paralelamente a la suprapellis en la capa superior, más entrelazadas en la inferior, con pared engrosada de hasta 1  $\mu\text{m}$ , presentando pigmento intracelular de color amarillento al ser observadas en agua, de (2,7-)3,5-7,7(-8,7)  $\mu\text{m}$  de ancho. *Contexto* bajo la pileipellis formado por hifas septadas entrelazadas, más gruesas

que las de la subpellis y de pared más engrosada (hasta de 1,5  $\mu\text{m}$ ), con presencia de elementos fisaloides de (18-)22-37(-76)  $\times$  (9-)10-14(-21)  $\mu\text{m}$ . *Volva* en la que se observan tres capas diferenciadas. *Capa externa* de 40-100  $\mu\text{m}$  de espesor, con hifas dispuestas mayoritariamente de forma paralela a la superficie del pie en su parte exterior, ligeramente gelificadas, con algunas hifas entrelazadas, de (1,1-)1,3-2,6(-3,4)  $\mu\text{m}$  de ancho; las hifas de la capa más interna, de pared engrosada y fuertemente entrelazadas, miden 3-6(-10)  $\mu\text{m}$  de ancho, entre las que se observan elementos fisaloides irregularmente elipsoidales, elipsoidales u ovoides, y algunos esferocitos. *Capa intermedia* de espesor variable, presentando hifas entrelazadas de pared engrosada, con abundante pigmento intracelular amarillento, de (3-)4-8(-11)  $\mu\text{m}$  de ancho, con presencia de elementos fisaloides grandes y abundantes, hasta de 140  $\times$  33  $\mu\text{m}$ , y esferocitos también abundantes, hasta de 88  $\times$  50  $\mu\text{m}$ . *Capa interna* de 170-190(-370)  $\mu\text{m}$  de espesor, formada una red hifas de pared engrosada de menor densidad que la capa intermedia, laxamente entrelazadas, de ancho similar, entre las que se aprecian algunos elementos fisaloides y frecuentes esferocitos. *Hifas oleíferas* de 5-8  $\mu\text{m}$  de ancho, presentes en todas las estructuras examinadas con mayor o menor frecuencia. *Fibulas* ausentes.

Reacción K-K (KOTILOVÁ-KUBICKOVA 1982, NEVILLE & POUMARAT 2007, 2009) positiva en el contexto del ápice del estípite (com. pers. Leandro Sánchez, AH 56954), realizada sobre material fresco. En material desecado, se obtuvo solamente una reacción dextrinoide mediante el mismo test.

**Material adicional estudiado:** ESPAÑA. **Córdoba:** Córdoba, Conejeras, 37.949458 -4.817675 ( $\pm 10$  m), 559 m, bosque mixto de *Quercus suber*, *Pinus pinea* y *Quercus rotundifolia*, 19-X-2014, leg. T. Illescas & C. Morente, det. T. Illescas, JA-CUSSTA 9323 (duplicado TI2014101901); *ibidem*, 37.948445 -4.817319 ( $\pm 10$  m), 563 m, 2-VI-2018, leg. T. Illescas & C. Morente, det. T. Illescas, JA-CUSSTA 9325 (duplicado TI2018060201); *ibidem*, 37.948445 -4.817319 ( $\pm 10$  m), 563 m, 11-V-2020, leg. T. Illescas & C. Morente, det. T. Illescas, JA-CUSSTA 9326 (duplicado TI2020051102); Córdoba, Lagar de la Cruz, 37.936214 -4.828189 ( $\pm 10$  m), 573 m, bosque mixto de *Quercus suber*, *Quercus rotundifolia* y *Pinus pinea*, 13-V-2020, leg. T. Illescas & C. Morente, det. T. Illescas, JA-CUSSTA 9327 (duplicado TI2020051301). **Barcelona:** La Roca del Vallès, Can Company de Dalt, 41.586086 2.353169 ( $\pm 10$  m), 210 m, 1-VI-2020, leg. C. Magrasó & L. Sánchez, det. T. Illescas & M. Plaza, AH 56954 (duplicado LSS20200601-2). **Cádiz:** Los Barrios, Las Majadillas, 36.216342 -5.521503 ( $\pm 10$  m), 53 m, bosque de *Quercus suber*, 08-V-2021, leg. M. Plaza & C.M. Jiménez, det. M. Plaza, MP20210508.

## Discusión

Describimos aquí *A. calida* como especie nueva para la ciencia a partir de estudios morfológicos y moleculares realizados sobre siete colecciones. La recolección designada como holotipo crecía en un cortafuegos sobre suelo arenoso (calizas lumaquéticas), asociada a *Quercus suber*; la otra muestra procedente de Cádiz ha sido localizada también asociada a *Q. suber*, en zona de areniscas; las muestras de Córdoba se han recolectado en bosques mixtos de *Pinus pinea*, *Quercus rotundifolia* y *Q. suber*, aunque aparentemente en la zona de influencia de *Quercus*, siendo especialmente abundantes en un cortafuegos que se rotura anualmente. Esta localización se sitúa en una zona de transición entre dos áreas en las que predominan, respectivamente, las calizas cámblicas y las pizarras. Tanto en las muestras de Cádiz como en las de Córdoba, la presencia de *Q. suber* revela un suelo con un pH neutro o ligeramente ácido. La muestra de Barcelona ha sido recolectada en bosque mixto de *Pinus pinaster* y *Quercus pubescens*, sobre suelo arenoso de naturaleza granítica y claramente ácido. Por todo ello, *A. calida* muestra preferencia por asociarse a *Quercus* en suelos ácidos o neutros. Las secuencias originarias de Italia, registradas por TULLOSS & YANG (2022) con los nombres temporales *A. sp. "sp-ITAL05"* y *A. sp. "sp-ITAL07"*, que no hemos tenido la ocasión de revisar, proceden de recolectas realizadas en la zona central italiana (comarca de Roma), en bosques de *Q. ilex* y *Fagus*, entre primeros de julio y primeros de agosto de 2018. De comprobarse que estas muestras italianas son también asignables a *A. calida*, esto indicaría que esta nueva especie se podría asociar a otras *Fagaceae*.

En cuanto a la época de crecimiento, todas las muestras estudiadas en este artículo han sido recolectadas en primavera, entre los meses de mayo y junio, a excepción de la primera recolecta, realizada a mediados del mes de octubre. Las temperaturas medias registradas en sus respectivas localidades entre la jornada de recolección y los 10 días anteriores oscilan entre unos 25 y 30° C de media en las máximas, con temperaturas punta de hasta 35° C, y de 20-21° C para las temperaturas medias.

Si comparamos morfológicamente la representación de *A. vaginata* de la plancha 98 de BULLIARD (1783) con nuestra especie, la principal diferencia consiste en que *A. calida* no presenta nunca la volva fina y estrechamente envainante de color pardusco, que cubre un bulbo ligeramente napiforme, presente en todos los ejemplares de esta plancha. La volva de *A. calida*, en cambio, es típicamente sacciforme, amplia, gruesa y con ligeras punteaduras pardas en el exterior.

Las especies de *Amanita* sect. *Vaginatae* que presentan una volva sacciforme y de consistencia membranosa (tipo IV) de tamaño grande o medio, comparable a la de

*A. calida*, se encuentran en su mayor parte encuadradas filogenéticamente en el clado 1 de la sección (HANSS & MOREAU 2020), por lo que la discusión se centrará en estas especies. No obstante, compararemos también *A. calida* con algunas otras especies que consideramos similares a nivel morfológico. A pesar de los problemas que se han encontrado en *Amanita* en relación con los análisis de ITS, como la incongruencia con otras regiones de ADN (ŠEVČÍKOVÁ & al. 2021; TULLOSS & al. 2021), esta sigue siendo la región más utilizada para apoyar delimitaciones de especies en este grupo (e.g., HANS & MOREAU 2020). Algunos estudios han descartado el uso de regiones ribosomales (SÁNCHEZ-RAMÍREZ & al. 2015), e incluso en estos casos no todos los genes codificantes de proteínas parecen mostrar la misma historia evolutiva, por lo que es posible que la reconstrucción filogenética y delimitación de especies en *Amanita*, basada exclusivamente en pocos datos moleculares, deba tomarse con cierta cautela. En el presente trabajo, consideramos que el uso conjunto de caracteres morfológicos y moleculares, unido a la ecología y distribución, permite la delimitación de *A. calida* de todos los demás taxones con nombres válidamente publicados.

*Amanita praelongipes* Kärcher & Contu (= *Amanita vaginata* var. *elongata* Kärcher) es otra especie europea de gran tamaño. Comparte con *A. calida* un píleo con tonalidades pardo-grisáceas, incluso más oscuras (KÄRCHER 1988; KÄRCHER & CONTU 1999), un estípite muy largo con relación al diámetro del píleo, de color blanco o con alguna banda pardo-grisácea, una volva gruesa, blanca y membranosa, con manchas ocráceo-amarillentas, y crecimiento en bosques de *Fagaceae* (KÄRCHER & CONTU 1999). Las basidiosporas también son similares a las de *A. calida* en tamaño y forma. Como diferencias más apreciables, la arista de *A. praelongipes* puede presentar una coloración pardusca, carácter que no hemos observado en ninguna de nuestras colecciones de *A. calida*; microscópicamente, *A. praelongipes* no presenta células marginales en la arista laminar, estando presentes y en ocasiones en abundancia en *A. calida*. A nivel molecular, la región ITS difiere claramente entre *A. calida* y *A. praelongipes*. La secuencia obtenida del tipo de *A. praelongipes*, depositada en Genbank (MN490677) y que consiste en una secuencia parcial de la región ITS (231 bases), presenta una identidad de solo el 93,5% con la misma región del holotipo de *A. calida* (seis sustituciones y nueve inserciones, excluidas cuatro bases dudosas o transcritas erróneamente).

*Amanita magnivolvata* Aalto, descrita en Finlandia a partir de una recolección en bosque mixto de diversas especies caducifolias, con presencia de *Picea abies* (AALTO 1974), es otra especie robusta que presenta un aspecto similar al de *A. calida*, si tenemos en cuenta las

siguientes características recogidas en su descripción original: un píleo de color gris con tinte oliváceo, más oscuro en el margen; una volva gruesa, blanca y membranosa, que desarrolla a la manipulación “pequeñas manchas de color amarillo óxido”; el estípite de color blanco no es subulso como en *A. calida*, sino que es “irregular debido a hifas tomentosas y ligeramente viscosas”; a nivel microscópico, como principal diferencia con *A. calida*, destacan sus basidiosporas anchamente elipsoides ( $Q_m = 1,2$ ), con una  $L_m > 12 \mu m$ .

*Amanita pachyvolvata* (Bon) Krieglst. es otra gran especie europea descrita en bosques de coníferas como *Picea* y *Abies* (BON 1978), con tonos ocráceos a ocráceo-amarillentos en el revestimiento pileico, oliváceos inicialmente, gris leonado en el centro, y un estípite con coloración inicialmente blanca, y posteriormente gris o gris amarillento, variegado; volva sacciforme, membranosa, gruesa y blanca, inmutable salvo alguna tonalidad ocrácea en la base de viejos ejemplares. A diferencia de *A. calida*, las láminas pueden ser blancas o tener una tonalidad crema. Las basidiosporas son subglobosas, con un  $Q_m = 1,08$  (TULLOSS 1994) y ligeramente mayores que las de *A. calida* ( $L_m > 12 \mu m$ ). El tipo de *A. pachyvolvata* no ha podido ser secuenciado (HANSS & MOREAU 2020), por lo que hemos utilizado en nuestros análisis las secuencias obtenidas de recolectas personales de estos autores. Filogenéticamente, *A. magnivolvata* y *A. pachyvolvata sensu* Hanss & Moreau resultan muy próximas, situándose en una posición claramente separada del resto de especies del clado 1. Ambas son incluidas en *Amanita* stirps *Pachyvolvata ined.* (TULLOSS & YANG 2022) junto con *A. praelongipes*, y las especies americanas *Amanita pachycolea* D.E. Stuntz y *Amanita violettiae* Tulloss. Estas dos últimas especies son de coloración amarillo-olivácea a pardo oscura (por lo que las estimamos difícilmente asociables a *A. calida*), y, al menos una de ellas, *A. pachycolea*, es afín filogenéticamente al complejo de *Amanita umbrinolutea* (Secr. ex Gillet) Bataille - *Amanita battarrae* (Boud.) Bon (CUI & al. 2018).

En el clado 1, además de las especies europeas de *Amanita* stirps *Pachyvolvata*, encontramos diversas especies extraeuropeas muy próximas a *A. calida*, la mayoría no descritas formalmente. De entre ellas, por su parecido macroscópico y afinidad filogenética, destaca *Amanita trygonion nom. prov.* (TULLOSS & YANG 2022), que sería una especie con tonalidades pileicas similares a *A. calida*, aunque más esbelta, localizada hasta el momento en bosques mixtos con suelos arenosos de Texas (EE.UU.). Sus basidiosporas son de medidas ligeramente inferiores a las de *A. calida* ( $L_m \approx 11 \mu m$ ), y anchamente elipsoides ( $Q_m \approx 1,17$ ). Otras dos especies norteamericanas que comparten subclado con *A. trygonion*, y filogenéticamente próximas entre sí, son *Amanita pastorinoi nom. prov.*, asociada a *Pi-*

*nus*, y *Amanita* sp. “*sp-AZ31*”, recolectada en bosque mixto de *Pinus-Quercus* (TULLOSS & YANG 2022). Ambas son morfológicamente bastante distintas a *A. calida*, al poseer coloraciones tenues pardo-anaranjadas, presentes en todo el basidioma en el caso de *A. sp. “sp-AZ31”*, y circunscritas al píleo en el caso de *A. pastorinoi*, que posee además un estípite blanquecino y estilizado y una pequeña volva adherente. Una tercera especie norteamericana filogenéticamente próxima a *A. calida*, que no hemos incluido en nuestros análisis filogenéticos por no existir en los repositorios secuencia completa de ITS que incluya ITS2, es *Amanita castellae nom. prov.* (TULLOSS & YANG 2022). En este caso, la coincidencia del fragmento de ITS depositada en Genbank (MN490677) es de solo un 94,4% con la misma región del holotipo de *A. calida*, mientras que la correspondiente secuencia de LSU lo es en un 98,9%. Además, macroscópicamente es una especie de coloración parda bastante oscura en el píleo, y por tanto difícilmente identificable con *A. calida*.

Entre las especies asiáticas, la más próxima a *A. calida* por su afinidad filogenética y su aspecto macroscópico (incluidos su porte robusto y su volva gruesa, con punteaduras de color marrón oliváceo en ejemplares maduros), es *A. emodotrygon*. No obstante, a diferencia de *A. calida*, presenta un estípite más coloreado con tonos gris-oliváceos o pardo-oliváceos, unas basidiosporas similares en tamaño y  $Q_m$  a las de *A. trygonion* (aunque la esporada, según ULLAH & al. (2019), sería de color crema), y un crecimiento en bosques de coníferas a elevada altitud, estando citada hasta ahora en India y Pakistán (TIBPROMMA & al. 2017; ULLAH & al. 2019).

Otra especie europea que puede presentar una volva sacciforme y membranosa, con algunos puntos color óxido, unida a un hábito robusto y coloración grisácea, es *Amanita argentea* Huijsman, que también frecuenta bosques de planifolios. En este caso, las dimensiones de los carpóforos son algo menores, y la longitud del estípite no suele alcanzar la de *A. calida*, que tampoco suele presentar el revestimiento pileico de color gris plateado, sino con tonalidades más cálidas. Sus basidiosporas son de dimensiones similares a las de *A. calida*, si bien de largamente elipsoides a elipsoides, con  $Q_m \approx 1,3$  (TULLOSS 1994; HANSS & MOREAU 2020). Por ende, filogenéticamente está encuadrada en el clado 2 de la sección.

Una última especie europea que puede recordar a *A. calida* es la muy recientemente descrita *Amanita vladimirii* Ševčíková, Hanss & P.-A. Moreau (ŠEVČÍKOVÁ & al. 2021). Este taxón descrito sobre la base de recolectas realizadas en bosques del *Fagetum* y del *Abieto-Fagetum*, de tonalidades similares a las de *A. calida*, posee una volva membranosa pero muy delgada



(en torno a 1 mm), ocrácea al roce. Microscópicamente se diferencia de *A. calida* principalmente por su hime-nopodio no diferenciado, y porque sus basidiosporas, aunque también son subglobosas, son las más pequeñas de todas las especies tratadas en esta comparativa ( $L_m = 10 \mu m$ ). *Amanita vladimirii* posee una posición filo-genética muy alejada de *A. calida*, ya que se integra en el nuevo clado 6 de la sección.

## Agradecimientos

A Leandro Sánchez por la cesión de su material, así como de su secuencia y sus datos macro y microscópi-cos, para utilizarlos en nuestro estudio. A nuestras pare-jas, Concepción Morente y Carmen María Jiménez, por compartir con nosotros la afición de la micología, y las salidas donde hemos recolectado esta nueva especie. A Pierre-Arthur Moreau, por su orientación y comentarios con relación a la presente especie. A los revisores de este artículo, tanto revisores externos como al comité científico de la Sociedad Ibérica de Micología, Juan Carlos Zamora, Luis Alberto Parra e Ibai Olariaga, por las considerables mejoras introducidas en el mismo con sus comentarios y sugerencias. A la Consejería de Agri-cultura, Ganadería, Pesca y Desarrollo Sostenible de la Junta de Andalucía (Delegación Territorial de Cádiz) y a la Dirección del Parque Natural de Los Alcornocals, por facilitar los permisos para acceder en vehículo a los espacios protegidos prospectados. A la Asociación Botánica y Micológica de Jaén, por habernos facilitado diversos equipos microscópicos y fotográficos utiliza-dos en el presente trabajo.

## Referencias

- AALTO M (1974) *Amanita magnivolvata* sp. nova (Agaricales). *Karstenia* 14: 93-96.
- ALTSCHUL SF, GISH W, MILLER W, MYERS EW & LIPMAN DJ (1990) "Basic local alignment search tool." *J. Mol. Biol.* 215: 403-410. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- BAS C (1969) Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*. *Persoonia* 5(4): 285-579.
- BON M. (1978) *Amanitopsis pachyvolvata*. *Doc. Mycol.* 8(29): 36.
- BULLIARD JBF (1782-1783) *Herbier de la France* 3(25-32): 97-128. Garnery. Paris.
- CONSIGLIO G (2000) Contributo alla conoscenza dei Macromiceti dell'Emilia-Romagna. XXI. Genere *Amanita*. *Boll. Gruppo Micol. G. Bresadola* 43(2): 211-232.
- CONSIGLIO G & CONTU M (1999) *Amanita dryophila* (Amanitaceae) spec. nov. and the species of the section *Vaginatae* with a semifriable universal veil and ellipsoid spores. *Persoonia* 17(2): 287-290.
- CONTU M (1986a) *Novitates* (2) (Genre *Amanita*). *Doc. Mycol.* 17(65): 62.
- CONTU M (1986b) *Appunti sul genere Amanita* - 1. Note su due Amanite del complesso "Inauratae" raccolte in Italia. *Boll. Assoc. Micol. Ecol. Romana* 6-7: 43-50.
- CONTU M (1988) ["1987"] *Notas sobre el género Amanita*. IV. Una nueva especie mediterránea de la sección *Ovigerae* Singer: *Amanita oblongospora* sp. nov. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 12: 89-92.
- CONTU M (1998) ["1997"] *Appunti sul genere Amanita* - VI. Due nuove specie nella sezione *Vaginatae*. *Micol. Veg. Medit.* 12(2): 136-147.
- CONTU M (1999a) *Appunti sul genere Amanita* - VII. *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania* 32: 5-30.
- CONTU M (1999b) *Appunti sul genere Amanita* - VIII. *Micol. Veg. Medit.* 13(2): 153-166.
- CONTU M (1999c) *Appunti sul genere Amanita* - IX. *Boll. Assoc. Micol. Ecol. Romana* 46(1): 3-22.
- CONTU M (2000) *Saggio di una chiave per la determinazione delle specie del genere Amanita osservate in Sardegna*. *Boll. Gruppo Micol. G. Bresadola* 43(2): 67-86.
- CONTU M (2003) A revised key to *Amanita* section *Vaginatae* (Fr.) Qué. in Europe. *Field Mycol.* 4: 128-136.
- CONTU M (2007) *Appunti sul genere Amanita* - XI. *Boll. Assoc. Micol. Ecol. Romana.* 72: 2-15.
- CONTU M & PACIONI G (1998) *Amanita cistetorum* and *Psathyrella liciosae*, two new Mediterranean species. *Mycotaxon* 69: 437-446.
- CORNER EJH & BAS C (1962) The genus *Amanita* in Singapore and Malaya. *Persoonia* 2(3): 241-304.
- CUBETA M, ECHANDI E, ABERNETHY T & VILGALYS R (1991) Characterization of anastomosis groups of binucleate Rhizoctonia species using restriction analysis of an amplified ribosomal RNA gene. *Phytopathology* 81(11): 1395-1400. DOI: <https://doi.org/10.1094/Phyto-81-1395>
- CUI YY, CAI Q, TANG LP, LIU JW & YANG ZL (2018) The family Amanitaceae: molecular phylogeny, higher-rank taxonomy and the species in China. *Fungal Diversity* 91: 5-230. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0405-9>
- CURRELLI S (1994) *Amanite rare in Sardegna: Amanita heterochroma* S. Currelli nom. nov. e *Amanita ponderosa* Malençon et Heim. *Micol. Ital.* 23(3): 61-65.
- DARRIBAD, TABOADA GL, DOALLO R, POSADA D (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature, Meth.* 9: 772. DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- DAZA A, SANTAMARÍA C, ROMERO L, MORENO G, BERNEDO M & MANJÓN JL (2003) *Amanita ponderosa* «el gurumelo», un hongo a estudiar por

- su interés gastronómico-silvícola en Andalucía (Sierra de Aracena, Huelva). *Bol. Soc. Micol. Madrid* 27: 91-99.
- DREHMEL D, MONCALVO JM & VILGALYS R (1999) Molecular phylogeny of *Amanita* based on large-subunit ribosomal DNA sequences: implications for taxonomy and character evolution. *Mycologia* 91(4):610-618. DOI: <https://doi.org/10.1080/00275514.1999.12061059>
- FRAITURE A (1993) Les Amanitopsis d'Europe (genre *Amanita*, Agaricales, Fungi) Synthèse critique de la littérature. *Opera Bot. Belg.* 5: 1-128.
- GARDES M & BRUNS TD (1993) ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes - Application to the identification of mycorrhiza and rust. *Molec. Ecol.* 2: 113-118. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x>
- HALL TA (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95-98.
- HANSS JM & MOREAU PA (2020) Une révision des Amanites «vaginées» (*Amanita* sect. *Vaginatae*) en Europe, 1<sup>re</sup> partie: quelques Amanites argentées. *Bull. Soc. Micol. France* 133(1-2): 67-141.
- HENRIOT A, (2020) Piximètre: La mesure de dimensions sur images. <http://www.piximetre.fr/> [consultada el 8-IX-2021].
- INDEX FUNGORUM (*s. d.*) <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp> [consultada el 5-III-2022].
- JUSTO A, MORGENSTERN I, HALLEN-ADAMS HE & HIBBETT DS (2010) Convergent evolution of sequestrate forms in *Amanita* under Mediterranean climate conditions. *Mycologia* 102(3): 675-688. DOI: <https://doi.org/10.3852/09-191>
- KALYAANAMOORTHY S, MINH BQ, WONG TKF, VON HAESELER A, JERMIIN LS (2017) ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature, Meth.* 14: 587-589. DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
- KÄRCHER R (1988) Une variété nouvelle d'Amanitopsis sous Fagaceae: *Amanita vaginata* (Bull.:Fr.) Quéil. var. *elongata* v. nov. *Doc. Mycol.* 19(74): 53-55.
- KÄRCHER R & CONTU M (1999) *Amanita praelongipes* Kärcher & Contu, nom. nov. e un parametro micromorfologico rilevante per la taxificazione nel genere *Amanita* sect. *Vaginatae*. *Boll. Gruppo Micol. G. Bresadola* 42(4): 351-359.
- KATO H, ROZEWICKI J & YAMADA K (2019) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics* 20(4): 1160-1166. DOI: <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- KOTILOVÁ-KUBIČKOVÁ L (1982) Occurrence of amyloid substance in the plasma in hyphae of basidiocarp of some *Amanita* species (Agaricales). *Ceska Mycol.*, 36(2): 114-117.
- LIU JW, CAI Q., CUI YY & YANG ZL (2017) *Amanita cingulata*, a new annulate species of *Amanita* sect. *Vaginatae* from subtropical China. *Phytotaxa* 326(1): 41-53. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.326.1.3>
- MULLIS KB & FALOONA FA (1987) Specific synthesis of DNA in vitro via a polymerase-catalyzed chain reaction: 355-350. In WU R (ed). *Recombinant DNA Part F. Methods in Enzymology* 155. Academic Press. San Diego.
- MUNSELL (2009) *Munsell Book of Soil Color Charts 2009 Revision*. X-Rite, Incorporated. Grand Rapids. Michigan.
- MURRAY MG & THOMPSON WF (1980) Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucl. Acids Res.* 8(19): 4321-4326.
- NEVILLE P & POUMARAT S (2007) *Amanita pini* Neville & Poumarat sp. nov. de la sous-section *Vaginatae* Contu emend. Neville & Poumarat et variabilité morphologique. *Bull. Semestr. Féd. Assoc. Mycol. Médit.* 32: 65-88.
- NEVILLE P & POUMARAT S (2009) Quelques espèces nouvelles ou mal délimitées d'*Amanita* de la sous-section *Vaginatae*. 1<sup>er</sup> complément à *Amaniteae*, Fungi Europaei 9. *Fungi non Delineati* 51-52. Edizioni Candusso, Alassio.
- NGUYEN LT, SCHMIDT H, HAESELER A, QUANG B (2015) IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molec. Biol. Evol.* 32(1): 268-274. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- RAMBAUT A, DRUMMOND AJ, XIE D, BAELE G, SUCHARD MA (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst. Biol.* 67(5): 901-904. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- RONQUIST F, TESLENKO M, VAN DER MARK P, AYRES DL, DARLING A, HOHNA S, LARGET B, LIU L & al. (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Syst. Biol.* 61(3): 539-542. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- SÁNCHEZ-RAMÍREZ S, TULLOSS RE, GUZMÁN-DÁVALOS L, CIFUENTES-BLANCO J, VALENZUELA R, ESTRADA-TORRES A, RUÁN-SOTO F, DÍAZ-MORENO R & al. (2015). In and out of refugia: historical patterns of diversity and demography in the North American Caesar's mushroom species complex. *Mol. Ecol.* 24: 5938-5956. DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.13413>
- ŠEVČÍKOVÁ H, HANSS JM, MOREAU PA (2021) *Amanita vladimirii* (Amanitaceae, Agaricales), a new European species in section *Vaginatae*. *Phytotaxa* 482(2):159-172. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.482.2.4>

- TAMURA K, STECHER G, PETERSON D, FILIPSKI A, KUMAR S (2013) MEGA 6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molec. Biol. Evol.* 30(12): 2725-2729. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
- TIBPROMMA S, HYDE K, JEEWON R, MAHARACHCHIKUMBURA SSN, LIU JK, BHAT DJ, JONES EBG, MCKENZIE EHC & *al.* (2017) Fungal diversity notes 491–602: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. *Fungal Diversity* 83(1): 1–261. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13225-017-0378-0>
- TULLOSS RE (1994) Type studies in Amanita section Vaginatae I: Some taxa described in this Century (studies 1-23) with notes on description of spores and refractive hyphae in Amanita. *Mycotaxon* 52: 305-396.
- TULLOSS RE, KUDZMA LV, TULLOSS MK & ROCKEFELLER A (2021) Amanita amerivirosa—a new toxic North American species of Amanita section Phalloideae. *Amanitaceae* 1(4): 1-15.
- TULLOSS RE & YANG ZL (2022) Amanitaceae.org. <http://www.amanitaceae.org/> [consultada el 5-III-2022].
- ULLAH S, WILSON AW, TULLOSS RE, FIAZ M, MUELLER GM & KHALID AN (2019) Amanita cinis and A. olivovaginata (Basidiomycota, Amanitaceae), two new species, and the first record of A. emodotrygon, from Northwestern Pakistan. *Turk. J. Bot.* 43:1–19. DOI: <https://doi.org/10.3906/bot-1903-21>
- VILGALYS R & HESTER M (1990) Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several Cryptococcus species. *J. Bacteriol.* 172(8): 4238-4246. DOI: <https://doi.org/10.1128/jb.172.8.4238-4246.1990>
- WEISS M, YANG ZL & OBERWINKLER F (1998) Molecular phylogenetic studies in the genus Amanita. *Canad. J. Bot.* 76(7):1170-1179. DOI: <https://doi.org/10.1139/b98-129>
- WHITE TJ, BUMS T, LEE S & TAYLOR J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics: 315-322. In INNIS MA, GELFAND DH, SNINSKY JJ & WHITE TJ (ed.) *PCR protocols: A guide to methods and applications*. Academic Press. San Diego. California. USA.
- YANG ZL (1997) Die Amanita-Arten von Südwestchina. *Biblioth. Mycol.* 170. J. Cramer. Berlin-Stuttgart.
- ZHANG LF, YANG, JB & YANG ZL (2004) Molecular phylogeny of eastern Asian species of Amanita (Agaricales, Basidiomycota): taxonomic and biogeographic implications. *Fungal Diversity* 17: 219-238.