

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

T E S I S

Primer registro de *Amanita domingensis*
(Amanitaceae; Basidiomycota) para
México, y descripción de una nueva
variedad morfológica con evidencia
molecular

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

Licenciado en Biología

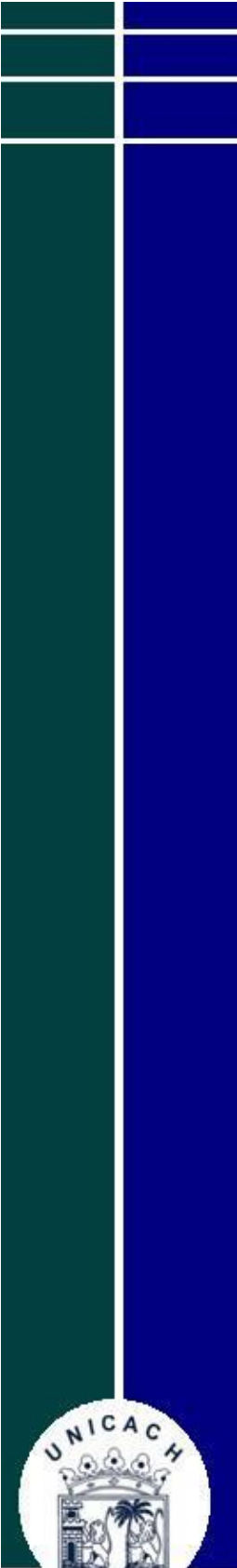
PRESENTA

AMIN SIMAN RIVERA SÁNCHEZ

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Marzo de 2026





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

T E S I S

Primer registro de *Amanita domingensis*
(Amanitaceae; Basidiomycota) para México,
y descripción de una nueva variedad
morfológica con evidencia molecular

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

Licenciado en Biología

PRESENTA

AMIN SIMAN RIVERA SÁNCHEZ

DIRECTORA

M. EN C. ERIKA CECILIA PÉREZ OVANDO

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS. UNICACH

CO-DIRECTOR

BIOL. EZEQUIEL ALBERTO CRUZ CAMPUZANO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA. UNAM

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Marzo de 2026





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

SECRETARÍA GENERAL

DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES

DEPARTAMENTO DE CERTIFICACIÓN ESCOLAR

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
Fecha: 10 de marzo de 2026

Amín Simán Rivera Sánchez

C. _____

Pasante del Programa Educativo de: Licenciatura en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

Primer registro de *Amanita domingensis* (Amanitaceae; Basidiomycota) para México, y descripción de una nueva variedad morfológica con evidencia molecular

En la modalidad de Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE

Revisores:

Dr. Eduardo Estanislao Espinoza Medinilla

Dr. Juan Felipe Ruan Soto

Mtra. Erika Cecilia Pérez Ovando

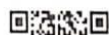
Firmas:

Ccp. Expediente



2026, Año de Margarita Maza
Año de Jaime Sabines

Ciudad Universitaria Libramiento Norte
Pte. 1150, Colonia Lajas Maciel
CP. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
Tel. (961) 617 0440 ext. 4240
biologia@unicach.mx



AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no comenzó en un laboratorio ni frente a una computadora; comenzó en los abrazos, en las conversaciones, en los silencios acompañados y en cada persona que sostuvo mi camino cuando yo no podía hacerlo solo. Primeramente, agradezco a **Dios** por permitirme seguir adelante, por ser mi refugio y fuente de paz en los momentos más difíciles, por darme fortaleza cuando sentía que no podía más y por mostrarme que cada obstáculo tenía una solución, incluso cuando yo no lograba verla.

De manera muy especial, agradezco a mi madre, **Samantha**. Mamá, te amo profundamente. Gracias por tu esfuerzo constante, por sostenerme incluso cuando tú misma cargabas mil preocupaciones, por no olvidarte nunca de mí y por hacer lo imposible para que yo estuviera bien y permitirme terminar la carrera. Gracias por tu amor incondicional y por ser el pilar más fuerte de mi vida. También agradezco a Don **Oscar** por el apoyo que me ha brindado.

A la Dra. **Erika** y al Dr. **Ruan**: gracias por ser guía, inspiración y compañía. Hicieron de la micología no solo un campo de estudio, sino una pasión viva. En ustedes encontré no solo dirección académica, sino humanidad.

Al Laboratorio-Taller de Procesos Bioculturales, Educación y Sustentabilidad, al Dr. **Felipe Reyes**, la Mtra. **Ana Laura** y el Mtro. **Manuel**: gracias por integrarme y hacerme parte de esta familia biocultural y darme un espacio para desarrollar este trabajo. Transformaron mi forma de pensar y ampliaron mis perspectivas. Me enseñaron que el conocimiento no siempre debe regirse únicamente por normas rígidas, sino que una mente libre y no adoctrinada puede ver el mundo sin prejuicios.

Al Mtro. **Ezequiel Cruz**: gracias por abrirme las puertas al mundo de la micología y por darme este tema de investigación, Aún recuerdo aquella salida con el Clan de Micología, cuando se sentó a mi lado y comenzó a hablarme de hongos. Ese recorrido marcó un antes y un después en mi formación; desde entonces, los hongos no

decidieron soltarme. Gracias por su rigor, enseñanzas y consejos. Así como me inspiró a mí, estoy seguro de que seguirá inspirando a muchas personas más. Al Mtro. **Alex Estrada**: gracias por compartir su conocimiento sobre *Amanita* y por hacer de cada salida una experiencia divertida y enriquecedora. Espero seguir aprendiendo de ustedes.

A la Dra. **Julieta Álvarez Manjarrez** gracias por proporcionar las secuencias que hicieron posible la realización de este trabajo y por el apoyo que me dio para el hospedaje en el congreso de micología en la ciudad de Texcoco.

Al Dr. **Roberto Garibay Orijel** gracias por proporcionarme la secuencia del suelo donde salía la especie de estudio

A mi revisor Dr. **Eduardo Medinilla**, gracias por tomarse el tiempo de revisar y contribuir a la mejora de esta tesis.

Agradesco a la Dra. **Laura Márquez** Técnica del Laboratorio de Secuenciación Genómica de Biodiversidad y Salud.

Agradesco a mis abuelos **Manuel** y **Ana**, también a mis Tíos **Erick** y **Fernanda** quienes me dieron su apoyo en los momentos que los necesite.

A mis amistades **Liliana Méndez**, **Yarabith**, **Yahir**, **Claudia Teco** y **Claudia Serrano** gracias por su compañía en mis colectas de hongos y salidas a campo, sus historias, sus enseñanzas y aventuras. Hicieron que la carrera fuera más ligera y más alegre. Espero que la vida nos permita seguir coincidiendo y verlos prosperar en cada uno de sus caminos.

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mis abuelos, a quienes con orgullo llamo padres, **Manuel y Ana**: gracias por su amor, sus cuidados y sus consejos en cada etapa de mi vida. Sus años de experiencia no han sido en vano; en cada palabra suya encontré guía y en cada preocupación sentí el amor más sincero, Gracias por permitirme caminar a su lado.

A mis tíos **Erick, Lisseth, Fernanda y Lorenzo**: gracias por las risas, las pláticas largas y los momentos compartidos. A pesar de las diferencias y los altibajos, siempre han estado cuando más los he necesitado, Eso no se olvida. A mi hermana **Zabdy**: aunque a veces discutamos o nos molestemos, siempre he sentido tu apoyo silencioso. Gracias por ser mi hermana y parte esencial de mi historia. A mis sobrinas **Evelin, Valentina y Regina**: ustedes trajeron una luz distinta a mi vida. No sabía que la inocencia podía enseñarme tanto. Con ustedes aprendí que la vida también se mira desde la risa, el juego y la sencillez.

A mi madre, **Samantha**...Este logro también es tuyo.

Dedico este escrito a mis mentores, quienes me acercaron a la micología cuando llegué apenas como un curioso que admiraba los hongos solo por su estética. Gracias por no hacerme sentir fuera de lugar, por abrirme espacio y por enseñarme que cuando se aprende por amor, el conocimiento se vuelve más ligero y más profundo. Gracias, Dra. **Erika** y Dr. **Ruan**, por tomarme en cuenta en cada actividad, por su paciencia y por convertirse en pilares de la enseñanza de la micología en Chiapas. Mtro. **Ezequiel**, gracias por compartir generosamente sus conocimientos: Su guía no solo formó a un estudiante, sino que despertó una vocación.

“Si he logrado ver más lejos, ha sido porque me he subido a hombros de gigantes.”

— Isaac Newton

A mis amistades **Rodrigo, Yarabith, Yahir, Hatzumy, Casandra, Claudia Teco, Claudia Serrano y Liliana Méndez**: “La amistad es innecesaria, como la filosofía, como el arte... No tiene valor de supervivencia; más bien es una de esas cosas que dan valor a la supervivencia.” Gracias por ser mis amigos. También a quienes ya no están cerca, pero fueron parte importante de mi vida universitaria, gracias también, Todo encuentro deja algo.

A cada maestro que me inspiró con paciencia y vocación: **Laila, Ruth, Esther, Eduardo Medinilla, Sara, Esteban Pineda, Celeste, Micelli, Reynaldo y Manuel Meléndez**. Y a aquellos cuya exigencia me obligó a crecer: **Lolita, Marisol, Roberto Luna, Oscar Farrera y María Schnile**. A todos Gracias por formarme no solo académicamente, sino también en carácter.

A mis compañeros caninos, **Haru y Chikis**: gracias por sus compañía constante durante largas noches de escritura. A veces el apoyo más grande viene en forma de compañía callada.

Dedico esta tesis también a mi música, por hacer las noches de escritura más llevadera. Gracias **Gustavo Cerati, The cure, The cranberries, Roller derby, Baby Metal, Caifanes, Metallica, Guns and Roses, Bruno Mars** y demás bandas que me hacían cantar en las madrugadas de redacción.

“Este trabajo lleva mi nombre en la portada, pero en sus páginas habita el amor, la paciencia, la enseñanza y la presencia de todos ustedes”.

*“Fui a los bosques porque quería vivir deliberadamente;
enfrentar solo los hechos esenciales de la vida y ver si podía
aprender lo que ella tenía que enseñar... para no darme cuenta,
en el momento de morir, de que no había vivido.”*

Henry David Thoreau

Walden (1854).

ÍNDICE

RESUMEN	V
ABSTRACT	VI
I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO.....	3
2.1 Los hongos: Características generales, diversidad e importancia ecológica	3
2.2 Interacciones micorrícicas y su relevancia ecológica.....	4
2.2.1 Ectomicorizas: estructura, diversidad y distribución global.....	5
2.3 Las ectomicorizas en los bosques tropicales	6
2.3.1 El Neotrópico y México: diversidad de hospederos ECM, bosques tropicales secos y monodominancia.....	8
2.4 Sobre el género <i>Amanita</i> : clasificación, taxonomía e historia	10
2.4.1 Historia del género <i>Amanita</i>	11
2.4.2 Clasificación infragenérica.....	13
2.5 La sección <i>Vaginatae</i> y su estudio en México	14
2.6 Importancia de la Identificación de hongos mediante análisis de ácido desoxirribunucleico (ADN)	16
2.6.1. Marcadores genéticos para el análisis filogenético de hongos.....	19
2.7 Clasificación infraespecífica.....	22
2.7.1. Rangos infraespecíficos: subespecie, variedad y forma.....	23
III. ANTECEDENTES	27
3.1. Sobre <i>Amanita domingensis</i> : Taxonomía, distribución y simbiosis.	27
3.1.1. Taxonomía de la especie según Crous <i>et al.</i> (2020).	27
3.1.2. Distribución y Hospedero vegetal	28
3.2 Especies de <i>Amanita</i> secc. <i>Vaginatae</i> presentes en bosques tropicales secos	

y de tierras bajas en el neotrópico	29
3.3 Albinismo en el género <i>Amanita</i>	29
3.4 <i>Gymnopodium floribundum</i> como posible hospedero ectomicorrizógeno	33
IV. OBJETIVOS	34
4.1. General	34
4.2. Particulares	34
V. ÁREA DE ESTUDIO	35
VI. MÉTODOS	45
6.1 Trabajo de campo	45
6.2. Trabajo de gabinete y caracterización macroscópica	45
6.3. Trabajo de laboratorio	46
6.3.1. Caracterización microscópica	46
6.3.2 Extracción y cuantificación de DNA	47
6.3.3 PCR y secuenciación de las regiones ITS y LSU rDNA	48
6.3.4. Conjuntos de datos y alineamientos de secuencias	52
6.3.5. Selección de modelos de sustitución	53
6.3.6. Análisis Filogenéticos	53
6.4 Mapa de distribución	54
VII. RESULTADOS	55
7.1 Taxonomía	55
7.2 Similitud intraespecífica	61
7.3 Filogenia	62
7.4 Distribución	62
VIII. DISCUSIÓN	66
8.1 Plasticidad fenotípica en <i>Amanita domingensis</i>	66

8.2 Aspectos genéticos del albinismo en <i>Amanita</i>	68
8.3 Distribución	69
8.3.1 Notas biogeográficas.....	71
8.4 Justificación de la clasificación infraespecífica variedad y casos parecidos...	72
IX. CONCLUSIÓN	74
X. RECOMENDACIONES	75
XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES.....	76
ANEXOS	107

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Clasificación de biomas tropicales	7
Cuadro 2. Familias de plantas ectomicorrizógenas tropicales confirmadas y el número de especies reportadas para cada región tropical.....	9
Cuadro 3. Especies de <i>Amanita</i> secc. <i>Vaginatae</i> registradas en México y el tipo de bioma donde se desarrollan.	17
Cuadro 4. Especies de <i>Amanita</i> secc. <i>Vaginatae</i> registradas para bosques tropicales de tierras bajas y bosques tropicales secos en el Neotropico.	30
Cuadro 5. Ubicación geográfica de los municipios de las zonas de estudio	37
Cuadro 6. Clima de los municipios de las zonas de estudio.....	39
Cuadro 7. Datos geológicos y edafológicos por municipio de las zonas de estudio..	41
Cuadro 8. Uso de suelo y Tipo de vegetación por territorio municipal.....	42
Cuadro 9. Datos de las localidades de estudio.....	43
Cuadro 10. Fórmula de la master mix para la PCR de las regiones ITS y LSU del DNA fúngico.....	49
Cuadro 11. Lista de especies, país de origen, número de de acceso de NCBI, secuencias obtenidas del genbank	107

Cuadro 12. Comparación de caracteres de <i>Amanita domingensis</i> var. <i>gymnopodiae</i>	58
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Filogenia de la familia Amanitaceae con énfasis en el género <i>Amanita</i> por Cui et al.,(2018)	14
Figura 2. Estructura de los genes que codifican para nrRNA.	21
Figura 3. Número absoluto de nombres infraespecíficos establecidos entre 1760 a 2020.	23
Figura 4. Categorización de los principales patrones de topologías filogenéticas y áreas de distribución, y su reconocimiento recomendado a nivel de especie o infraespecie.....	26
Figura 5. Mapa de las localidades de estudio donde se registró la presencia de <i>Amanita domingensis</i>	44
Figura 6. Programa de PCR para la amplificación de las regiones ITS y LSU del material genómico extraído.	51
Figura 7. Programa de termociclado para la purificación de productos de PCR con USB ExoSAP IT PCR Product Cleanup™	51
Figura 8. <i>A. domingensis</i> var. <i>gymnopodiae</i>	59
Figura 9. Estructuras microscópicas de <i>A. domingensis</i> var. <i>gymnopodiae</i>	60
Figura 10. Árbol filogenético de la sección. <i>Vaginatae</i>	63
Figura 11. Mapa de distribución de <i>Amanita domingensis</i>	65
Figura 12. <i>Amanita domingensis</i> var. <i>domingensis</i>	117
Figura 13. <i>Amanita domingensis</i> , ejemplar de Florida, Estados Unidos.....	118

RESUMEN

El género *Amanita* Pers. (Amanitaceae) tiene aproximadamente 800 especies aceptadas, de las cuales la mayoría son ectomicorrizógenas, siendo ampliamente registradas de zonas templadas en asociación con árboles de Pinaceae y Fagaceae. No obstante, el conocimiento sobre sus hospederos y distribución en bosques caducifolios de tierras bajas es incipiente. En este estudio se realizaron muestreos en bosques de *Gymnopodium floribundum* (Polygonaceae) de Chiapas, en los que se obtuvieron 13 ejemplares de *Amanita*. Los especímenes recolectados fueron caracterizados morfológicamente y a dos de ellos se les amplificó las regiones nrITS y nrLSU del rADN. Con las secuencias obtenidas, se realizaron análisis filogenéticos de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana, incluyendo secuencias voucher y ambientales disponibles en repositorios internacionales. Macromorfológicamente, los ejemplares presentan basidiomas blanquecinos, de margen sulcado, estípite escuamuloso-fibriloso y carente de anillo y volva friable; Su micromorfología presenta basidiosporas elipsoidales a oblongas e inamiloides, trama divergente, basidios bi- o tetra- esporados y subhimenio cúbico. Los análisis filogenéticos indicaron que dichos ejemplares están circunscritos en la sección *Vaginatae* (Fr.) Quél, como parte del clado de *A. domingensis* Angelini & Vizzini, especie que fue descrita originalmente de coloración grisácea, de selvas caducifolias con presencia de *Coccoloba diversifolia* (Polygonaceae), en República Dominicana. Por lo anterior se registra por primera vez en México. Así mismo, se añaden registros obtenidos de la plataforma *iNaturalist* acompañados de secuencias de nrITS, mismos que amplían su rango de distribución, extendiéndose desde República Dominicana a Florida, hasta el sureste de México. Se describe también una nueva variedad albina para el taxón, y se reporta a *Gymnopodium floribundum* como nuevo hospedero. Además, se ilustran por primera ocasión sus basidios, himenio y subhimenio.

ABSTRACT

The genus *Amanita* Pers. (Amanitaceae) comprises approximately 800 accepted species, most of which are ectomycorrhizal and widely distributed in temperate regions, typically associated with trees of Pinaceae and Fagaceae. In contrast, *Amanita* species remain poorly documented in lowland tropical deciduous forests, as do their putative host plants. In this study, we sampled forests dominated by *Gymnopodium floribundum* (Polygonaceae) in Chiapas, Mexico, from which 13 *Amanita* specimens were collected. All vouchers were examined morphologically, and the nrITS and nrLSU rDNA markers were amplified for two of them. With the sequences obtained, maximum likelihood and bayesian phylogenetic analyses were conducted, including sequences from sporocarp material and environmental DNA datasets, retrieved from international repositories. Macromorphologically, the specimens are characterized by white basidiomata with sulcate pileus margins, squamulose–fibrillose stipes lacking an annulus, and a fragile volva. Micromorphological features include ellipsoid to oblong, non-amyloid basidiospores, a divergent trama, bi- to tetra-sterigmate basidia, and a cubic subhymenium. Phylogenetic analyses place the Mexican specimens within *Amanita* sect. *Vaginatae* (Fr.) Quél, clustering in the *A. domingensis* Angelini & Vizzini clade; this species was originally described as a grayish taxon from lowland tropical deciduous forests associated with *Coccoloba diversifolia* (Polygonaceae) in the Dominican Republic. Based on the combined molecular and morphological evidence, *A. domingensis* is registered for the first time from Mexico. In addition, we incorporate records from the *iNaturalist* platform that are accompanied by nrITS sequences, extending the known distribution of the species to Dominican Republic, Florida, and southeastern Mexico. We further describe a novel albino variety of *A. domingensis* and document *Gymnopodium floribundum* as a new putative ectomycorrhizal host. Finally, we provide the first illustrations of basidia, hymenium and subhymenium of the species.

I. INTRODUCCIÓN

El género *Amanita* Pers. es el linaje más estudiado dentro de la familia Amanitaceae, debido a su importancia ecológica, económica, cultural y médica. Gran parte de sus especies ayudan a la formación de bosques monodominantes, de las cuales algunas destacan como comestibles de alto valor cultural, mientras que otras son mortales, siendo las principales responsables de las muertes por consumo de hongos silvestres tóxicos (Garibay-Orijel *et al.*, 2007; Tulloss y Yang., 2016; Ramírez-Terrazo *et al.*, 2023).

El género se caracteriza morfológicamente por ser el único dentro de la familia que presenta desarrollo esquizohiménico en sus especies agaricoides y secotoides (Tulloss *et al.*, 2016; Tulloss y Yang, 2016). El taxón está presente en todos los continentes excluyendo la Antártida y muestra una distribución desde los trópicos hasta el neártico; la mayoría de las especies son ectomicorrízicas y su asociación se ha reportado en bosques y brezales de Betulaceae, Dipterocarpaceae, Fabaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Pinaceae, Polygonaceae y Salicaceae, lo que sugiere que juegan un papel fundamental en estos ecosistemas (Tulloss, 2005; Thongbai *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2018; Furtado *et al.*, 2022).

De acuerdo con Wences-Cortés (2025), hay 868 especies descritas y aceptadas formalmente para el género alrededor del mundo, y se estima que más de la mitad de ellas se encuentran en la parte occidental del planeta (Tulloss, 2005). *Amanita* se divide en tres subgéneros; *Amanita* Pers, *Amanitina* E, J. Gilbert y *Lepidella* E, J. Gilbert, estos incluyen once secciones basadas en características morfológicas y datos moleculares (Cui *et al.*, 2018). El subgénero *Amanita* se define por la presencia de basidiosporas inamiloides, e incluye las secciones *Amanita* (L.) Lam, *Caesareae* Singer ex Singer y *Vaginatae* (Fr.) Quél, siendo esta última uno de los clados más ricos y taxonómicamente complejos, con más de 400 especies estimadas, de las cuales 135

han sido aceptadas (Yang, 1997; Ševčíková *et al.*, 2021; Tulloss y Yang, 2022; Codjia *et al.*, 2023; Varga *et al.*, 2024).

La secc. *Vaginatae* (Fr.) Quél, está tipificada por *Amanita vaginata* (Bull.) Lam, (Thongbai *et al.*, 2018). Esta sección presenta dificultades en la delimitación taxonómica de sus especies, debido a que gran parte de ellas son sumamente similares entre sí, con lo que sólo se puede corroborar su identidad con información molecular (Cui *et al.*, 2018). En México se han registrado 17 especies pertenecientes a este grupo, de las cuales, únicamente dos cuentan con registros en bosques tropicales de tierras bajas (Guzmán, 1982; Santiago-Martínez, 1984; González-Mendoza, 2015; Kong *et al.*, 2018; Wences-Cortés, 2025).

Amanita domingensis Angelini y Vizzini se incluye dentro de la sección *Vaginatae* por sus características morfológicas y afinidad filogenética (Crous *et al.*, 2020), Además, es una de las múltiples especies con basidiomas grises reportadas dentro del linaje de la sección *Vaginatae* (Miller *et al.*, 2000; Ortega y Contu, 2003; Cui *et al.*, 2018; Kiran *et al.*, 2018; Ovrebo y Justice, 2020; Ševčíková *et al.*, 2021; Varga *et al.*, 2024), hasta ahora, su asociación ectomicorrízica se ha documentado únicamente con *Coccoloba diversifolia* Jacq (Polygonaceae), y los registros formales de distribución conocidos se restringen a la República Dominicana (Crous *et al.*, 2020; Angelini, 2022).

El propósito de este estudio es documentar el primer registro de poblaciones de la especie para México y, a su vez, describir una nueva variedad morfológica de *A. domingensis*, mediante evidencia morfológica y molecular. Se ofrecen análisis filogenéticos para corroborar su identidad, una descripción detallada de sus caracteres macro y micromorfológicos, acompañada de láminas con imágenes representativas de las estructuras observadas. Asimismo, se reporta un nuevo hospedero vegetal asociado a la especie.

II. MARCO TEÓRICO

2.1 Los hongos: Características generales, diversidad e importancia ecológica

Los hongos son organismos eucariontes que se diferencian por poseer una pared celular conformada principalmente por β -glucanos, quitina y celulosa; Sus estructuras somáticas son mayormente filamentosas aun que tambien pueden haber formas unicelulares; son aclorofílicos, por lo tanto son heterótrofos; tienen una ruta aminoadipídica para sintetizar lisina; presentan mitocondrias con crestas aplanadas; cuentan con la capacidad de reproducción sexual y asexual atraves de sus esporas, finalmente liberan exoenzimas que desintegran los diferentes sustratos en los que crecen, mediante una nutrición de tipo absorbtiva (Adl *et al.*, 2012; 2018; Naranjo-ortiz y Gabaldón, 2019).

La estimación con respecto al total de especies de hongos existentes varía según el autor que se consulte, ya que las evaluaciones han oscilado entre 500 mil a más de 10 millones de especies (Tedersoo *et al.*, 2014; Hawksworth y Lücking, 2017; Wu *et al.*, 2019; Phukhamsakda *et al.*, 2022; Niskanen *et al.*, 2023). El hecho de que el número estimado de especies existentes sea tan alta está posiblemente relacionado con que estos organismos se pueden colonizar una gran cantidad de sustratos y prevalecer en distintos entornos (Wainwright *et al.*, 2003; Freeman *et al.*, 2009; Nagahama *et al.*, 2011; Gonçalves *et al.*, 2016; Hawksworth y Lücking, 2017). Aun así, a pesar de estas grandes estimaciones, solo se han registrado aproximadamente 150,600 especies (Phukhamsakda *et al.*, 2022).

La diversidad de hongos ha sido históricamente más estudiada en regiones templadas que en zonas tropicales. No obstante, análisis multidimensionales recientes han evidenciado que los hongos del suelo presentan sus máximos niveles de diversidad en regiones tropicales, particularmente en áreas montañosas, mientras que esta disminuye gradualmente hacia los polos y se reduce de manera abrupta en

regiones hiperáridas (Mikryukov *et al.*, 2019). Los factores climáticos, seguidos por los patrones edáficos y espaciales, son los mejores predictores de la riqueza fúngica del suelo y la composición de la comunidad a escala global. Con excepción de los grupos ectomimcorrízógenos, la riqueza de los hongos y sus grupos funcionales no está relacionada directamente con la diversidad vegetal (Tedersoo *et al.*, 2014; Větrovský *et al.*, 2019; van Galen *et al.*, 2025)

Respecto a la importancia ecológica, los hongos desempeñan un papel fundamental en los procesos biogeoquímicos, incluyendo el reciclaje del carbono y la movilización de elementos como nitrógeno y fósforo, entre otros, asimismo, brindan un soporte fundamental para la vida vegetal, tanto como endófitos o con asociaciones micorrízicas (Tedersoo *et al.*, 2014; Naranjo-Ortiz y Gabaldón, 2019).

2.2 Interacciones micorrízicas y su relevancia ecológica

Tradicionalmente, la ecología vegetal ha enfocado sus estudios en las respuestas de las comunidades frente a variables abióticas, las interacciones competitivas entre individuos de plantas y la herbivoría (Tilman, 1982). Sin embargo, se ha observado las últimas décadas que procesos como la dispersión, la especiación y de manera destacada, las asociaciones simbióticas como las micorrizas, desempeñan un papel crucial en la biología, dinámica de poblaciones y comunidades vegetales (Bever, 1999; Wardle *et al.*, 2004; Gootzenberger *et al.*, 2012; Tedersoo *et al.*, 2020).

De acuerdo con Brundrett y Tedersoo (2018), se calcula que cerca del 85% de las plantas terrestres establecen asociaciones micorrízicas. Estas asociaciones benefician y ayudan a las plantas a mejorar su acceso a los nutrientes del suelo y aumentar su tolerancia cuando enfrentan condiciones estresantes (Smith y Read, 2008; Rasman *et al.*, 2017). Además, los hongos micorrícicos facilitan las interacciones entre las plantas y el microbioma del suelo, donde actúan sobre patógenos y mutualistas de la micorrizosfera que están implicados en la fijación de nitrógeno

atmosférico, la absorción de fósforo, la producción de vitaminas o la protección ante agentes microbianos antagonistas (Buée, 2009).

A través de estas funciones, los simbioses micorrícicos cambian los rasgos subterráneos de las plantas (McCormack *et al.*, 2017), regulan las interacciones (Bever *et al.*, 2010) y modifican los procesos ecosistémicos (Tedersoo *et al.*, 2019). Las extensas redes micorrícicas comunes (CMNs, por sus siglas en inglés) conectan físicamente a individuos de plantas de la misma o diferente especie, facilitando la transmisión de señales fitoquímicas y la transferencia de nutrientes (Simard *et al.*, 2012). No obstante, la magnitud funcional de estas redes micorrícicas comunes ha sido discutida en años recientes (Hogberg y Hogberg, 2022; Karst y Hoeksema, 2023; Robinson *et al.*, 2023).

Existen diversos tipos de micorrizas, las cuales cambian según las especies fúngicas y vegetales involucradas, así como de la estrategia nutricional que emplean, que establece si el hongo penetra o no de manera intracelular en las células corticales de la raíz de la planta hospedera (Honrubia, 2009; Honrubia *et al.*, 2002; Barea y Honrubia, 2004; Smith y Read, 2008). Pese a que pueden identificarse siete tipos de asociación micorrícica, estas se agrupan en dos principales: endomicorrizas, que son aquellas donde el micelio penetra tanto intra como intercelularmente en las células corticales de las raíces y las ectomicorrizas, que presentan un micelio que envuelve la raíz y forma un manto (Smith y Read, 2008; Tedersoo *et al.*, 2020; Carrillo-Saucedo *et al.*, 2022).

2.2.1 Ectomicorrizas: estructura, diversidad y distribución global

La simbiosis ectomicorrízica (ECM), al igual que otras micorrizas, es una asociación de mutualismo entre hongos y las raíces de los árboles, clasificadas como finas o absorbentes, que se distinguen por tener un grosor menor a 2 mm (Vogt *et al.*, 1997; Rodríguez-Tovar *et al.*, 2004). Su característica principal es la presencia de hifas que

se extienden entre las células corticales de la raíz, formando una estructura reticulada conocida como red de Hartig con la cual crean una vaina o manto de tejido fúngico que puede envolver por completo la raíz absorbente, sin llegar a penetrarla, como si sucede con la micorriza arbuscular (AM) (Halling, 2001; Heredia-Abarca, 2020).

Las ectomicorrizas presentan una distribución prácticamente global y se encuentran especialmente adaptadas a hábitats templados, sujetos a cambios estacionales marcados, en los cuales suelen registrarse aportes periódicos de nutrientes en el suelo (Halling, 2001). Se estima que entre 5000 y 6000 especies de hongos pertenecientes a los phyla Ascomycota y Basidiomycota establecen asociaciones ECM, siendo la mayoría basidiomicetos (Molina *et al.*, 1992; Halling, 2001).

Este tipo de micorriza es la más común y extendida en zonas boscosas de las regiones templadas y frías de ambos hemisferios (Tedersoo *et al.*, 2012; Van Galen *et al.*, 2025; Van Nuland *et al.*, 2025). No obstante, diversas investigaciones llevadas a cabo en regiones tropicales y subtropicales han evidenciado que las asociaciones ECM pueden encontrarse en diversos ecosistemas terrestres alrededor del mundo (Moyersoen *et al.*, 1998a; 1998b; Founoune *et al.*, 2002; Onguene y Kuyper, 2002; Henkel *et al.*, 2012; Corrales *et al.*, 2018; 2022).

2.3 Las ectomicorrizas en los bosques tropicales

Corrales *et al.* (2018) señalan que los bosques tropicales son aquellos situados dentro de la franja comprendida entre las latitudes 23.5° N y 23.5° S, y mencionan que estos bosques pueden clasificarse en cuatro biomas (Cuadro 1). Cada uno de estos biomas cuentan con un ensamble particular de plantas, animales y microorganismos (Arnold *et al.*, 2000; Wright, 2002). A pesar de que la diversidad de la mayoría de los grupos de organismos tiende a aumentar a medida que se acercan al Ecuador, los hongos ectomicorrícicos (HECM) no necesariamente siguen este patrón.

Tedersoo *et al.* (2014) demostraron que la diversidad de HECM presenta un pico en latitudes medias, especialmente en bosques templados y biomas mediterráneos del hemisferio norte, Se ha sugerido que la adaptación al clima frío en filos fúngicos explica las preferencias latitudinales diferenciales entre grupos fúngicos (Treseder *et al.*, 2014). Además, el pico de riqueza taxonómica y filogenética de HECM en biomas templados del norte coincide con la distribución geográfica y el dominio de las Pináceas, que es la familia de plantas ECM existente más antigua (Tedersoo y Smith, 2013; Tedersoo *et al.*, 2012).

Cuadro 1. Clasificación de biomas tropicales, obtenido Corrales *et al.* (2018).

Bioma tropical	Características
Bosque tropical de tierras bajas (BTTB)	Ocurren a < 1500 m sobre el nivel del mar (msnm); se encuentran cerca del Ecuador a lo largo de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT); tienen alta precipitación y una estacionalidad relativamente baja o estaciones secas cortas.
Bosques tropicales secos (BTS)	Ubicados al norte y sur de la ZCIT y tienen estaciones húmedas y secas pronunciadas con estaciones secas que duran 4-7 meses.
Sabanas tropicales (ST)	Pastizales con cobertura arbórea reducida y precipitación altamente estacional.
Bosques montanos tropicales (BMT)	Ocurren a > 1500 msnm; tienen temperaturas anuales consistentemente más frescas y alta precipitación con baja estacionalidad.

Tedersoo y Brundrett (2017) realizaron una revisión global acerca de los linajes de plantas ectomicorrizógenas (PECM) y reportaron 184 géneros de plantas con evidencia morfológica directa de ECM. Además, estimaron que entre 6000 y 7000

especies que pertenecen de 250 a 300 géneros podrían ser ECM basándose en sus afinidades filogenéticas.

Por otra parte, Corrales *et al.* (2018) registraron asociaciones ECM en el trópico en 283 especies de plantas distribuidas en 73 géneros y 18 familias. Sus hallazgos indican que, dentro de la franja Holotropical, el Afrotrópico concentra el mayor número de PECM confirmadas (120 especies); el Neotrópico figura como la segunda región con mayor cantidad de PECM (60 especies), siendo esta región comprendida por América Central, América del Sur y el Caribe; La región Indomalaya figura como tercera, con 59 especies; y Australasia resguarda 44 especies de PECM, siendo esta conformada por Micronesia, Polinesia y Australia (Cuadro 2). Para este trabajo, nos centraremos específicamente en la información de PECM correspondientes al Neotrópico.

2.3.1 El Neotrópico y México: diversidad de hospederos ECM, bosques tropicales secos y monodominancia

Se estima que solo cerca del 6% de las especies arbóreas neotropicales forman asociaciones con HECM (Corrales *et al.*, 2016). En la revisión realizada por Corrales *et al.* (2018) las PECM en el Neotrópico presentan una distribución relativamente homogénea entre distintas familias, en comparación con otras regiones tropicales, con un predominio mayor por familias como Nyctaginaceae (23%), Pinaceae (18%), Fagaceae (18%), Polygonaceae (13%) y Fabaceae (12%).

Además de las especies pertenecientes a familias como Pinaceae y Fagaceae, la monodominancia también se ha documentado en otras familias de PECM en BTTB y BTS, siendo una de estas las fabáceas, en especies como *Dicymbe corymbosa*, *Aldinia insignis* (Henkel *et al.*, 2002, 2012) y *Eperua falcata* (Torti y Coley, 1999). Aunque existen otras especies monodominantes en estos biomas, se ha demostrado

que algunas presentan asociaciones endomicorrícicas o bien se desconoce el tipo de simbiosis que tienen (Corrales *et al.*, 2018; Peh *et al.*, 2011).

En los BTS de México, las asociaciones ECM no se han estudiado a profundidad, No obstante se han reportado especies de PECEM de Nyctaginaceae, Achatocarpaceae, Araliaceae, Sapotaceae y Polygonaceae, siendo esta última la mayormente reportada, destacando las diversas especies de *Coccoloba* y, recientemente *Gymnopodium floribundum*, que se plantea como un posible huésped (Montoya *et al.*, 1996; Bandala *et al.*, 2014; Bandala y Montoya, 2015; Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018; 2021). En los BTS del país, uno de los géneros que se han reportado en asociación con especies de la familia Polygonaceae es el género *Amanita* (Guzmán, 1982; 1986; 2003; Uitzil-Colli, 2019; De la Fuente *et al.*, 2019).

Cuadro 2. Familias de plantas ectomicorizógenas tropicales confirmadas y el número de especies reportadas para cada región tropical (recuperado de Corrales *et al.*, 2018).

Familia	África (Afrotropico)	Asia (Región indomalaya)	América (Neotrópico)	Oceanía (Australasia)
Achatocarpaceae	X	X	1	x
Asteropeiaceae	1	X	X	x
Betulaceae	X	X	1	x
Cistaceae	X	X	X	x
Dipterocarpaceae	11	49	1	x
Fabaceae	70	1	7	10
Fagaceae	X	3	11	x
Gnetaceae	3	X	2	1

Cuadro 2. Continuación

Familia	África (Afrotropico)	Asia (Región indomalaya)	America (Neotrópico)	Oceanía (Australasia)
Goodeniaceae	X	X	X	1
Juglandaceae	X	1	2	x
Myrtaceae	X	3	X	28
Nothofagaceae	X	X	1	3
Nyctaginaceae	2	X	14	1
Phyllantaceae	20	X	X	x
Pinaceae	X	2	11	x
Polygonaceae	X	X	9	x
Salicaceae	X	X	1	x
Salicaceae	X	X	1	x
Sarcolaenaceae	13	X	X	x
Total	120	59	60	44

2.4 Sobre el género *Amanita*: clasificación, taxonomía e historia

Amanita pers. es un género de hongos perteneciente al phylum Basidiomycota. El cual se caracteriza por poseer basidiosporas sujetas en la parte externa de estructuras llamadas basidios; a su vez, el género está incluido en la clase Agaricomycetes, y en el orden Agaricales (Estrada-Avendaño, 2023; Rezado-Suart, 2025; He *et al.*, 2024). Este orden se caracteriza por ser el más diverso dentro del filo, conteniendo 8 subórdenes, 46 familias, 482 géneros y 40 mil especies (Wang *et al.*, 2024). Una de las familias dentro de este orden es Amanitaceae (Rezado-Suart, 2025).

Amanitaceae se caracteriza por presentar basidiomas mayormente agaricoides, ocasionalmente secuestrados, trama lateral bilateral, subhimenio compuesto de células infladas, contexto del estípite (si está presente) con células infladas terminales

(acrofisálidas), basidiosporas incoloras o casi incoloras y hialinas, lisas a equinuladas, inamiloides o amiloides (Cui *et al.*, 2018). Dentro de la familia se ubican 5 géneros: *Catatrama* Franco-Mol. *Limacella* Earle. *Limacellopsis* Zhu L. Yang, Q. Cai & Y.Y. Cui, *Myxoderma* Fayod ex Kühner y *Amanita*. sin embargo, las relaciones filogenéticas entre estos géneros están sin resolver (Cui *et al.*, 2018; Estrada-Avendaño, 2023).

En cuanto al género *Amanita*, se incluyen sólo aquellos miembros que producen un cuerpo fructífero (basidioma) de crecimiento esquizohiménial, en el cual el desarrollo del primordio –llamado botón o huevo– tiene bien diferenciada cada parte (píleo, láminas y estípite), sin espacios entre cada uno de ellos. En este tipo de desarrollo, los tejidos que dividen las partes del cuerpo fructífero se tornan senescentes para permitir la expansión sin obstáculos del hongo en su maduración (Estrada-Avendaño, 2023). El desarrollo esquizohiménial está restringido únicamente para este género (Tullos *et al.*, 2016).

2.4.1. Historia del género *Amanita*

El nombre *Amanita* se menciona por primera vez en el *Catalogus plantarum* de Dileneus (1719), donde se utiliza para clasificar y diferenciar a todos los hongos con sombrero y lámina de aquellos que poseen poros. Sin embargo, con el establecimiento del género *Agaricus* L. *Amanita* perdería su significado original (Bas, 1969). Esta es probablemente la razón por la que Persoon optó por rescatarlo para otro taxón siendo así que en 1797 se oficializa el género, separándolo de *Agaricus* principalmente por la forma y estructura de la volva. No obstante, Persoon incluyó dentro de este grupo especies de esporada rosada que hoy en día pertenecen a *Volvariella* Speg. (Persoon 1797; Bas, 1969).

En un principio Fries (1815), aceptó el género *Amanita* en el sentido y estatus original que establece Persoon. Sin embargo, posteriormente reduciría el género a una tribu dentro de *Agaricus* y, con ello, el género fue dividido en 4 grupos con base en la forma del margen del píleo, siendo esta división una propuesta moderna en la época

(Fries, 1821; Wences-Cortés, 2025). Las cuatro tribus circunscritas por Fries en *Amanita* se separaban por las siguientes características:

- A) Grupo con volva en forma de saco y margen liso (Tribu *Phalloidea*),
- B) Grupo con volva en forma de saco y margen estriado (Tribu *Vaginatae*),
- C) Grupo con volva friable y margen estriado (Tribu *Muscaria*),
- D) Grupo con volva friable y margen liso (Tribu *Validae*),

Finalmente Hooker (1821) propuso el punto de partida nomenclatural del género, describiéndolo con la delimitación que persiste hasta la fecha, teniendo a *Amanita* como un taxón a nivel genérico, sub-dividido en niveles infra-genéricos tales como subgénero y sección (Bas, 1969; Wences-Cortés, 2025). No obstante, el género *Amanita* se ha dividido históricamente en distintos géneros, basado en estudios exclusivamente morfológicos, teniendo ejemplos como el de *Amanitopsis* Roze, donde se pretendía acomodar a las especies de *Amanita* que hoy pertenecen a la sección *Vaginatae* (Roze, 1876).

No obstante, el género *Amanita* se ha dividido históricamente en distintos géneros, basado en estudios exclusivamente morfológicos, teniendo ejemplos como el de *Amanitopsis* Roze, donde se pretendía acomodar a las especies de *Amanita* que hoy pertenecen a la sección *Vaginatae* (Roze, 1876). Así mismo, Earle (1909) propuso el género *Amanitella* para acomodar los taxones de *Amanita* exanulados con restos frágiles de volva (Estrada-Avendaño, 2023). Otro ejemplo más reciente, basado en estudios moleculares, es el género *Aspidella* E.-J. Gilbert, posteriormente llamado *Saproamanita* Redhead, Vizzini, Drehmél & Contu, en el cual se integran las especies saprobias como *A. vittadinii* (Moretti) Vittad., entre otras especies (Vizzini *et al.*, 2012; Redhead *et al.*, 2016). Sin embargo, todas las propuestas de dividir el género han sido rechazadas, debiéndose esto a que el crecimiento eizohiménico en el desarrollo de

los individuos es una sinapomorfia siendo exclusiva del género *Amanita* (Estrada-Avendaño, 2023).

2.4.2 Clasificación infragenérica

La clasificación infragenérica aceptada actualmente es la propuesta por Cui *et al.* (2018) quienes a través de un análisis filogenético concatenado de la familia Amanitaceae utilizando los marcadores nrITS, nrLSU, RPB2, Tef1- α y β -tubulina, demostraron que existen 3 subgéneros y 11 secciones dentro de *Amanita* (Figura 1):

A) Subgenero *Amanita*, donde se agrupan las secciones *Caesareae* Singer ex Singer, *Vaginatae* (Fr.) Quel., *Amanita* Lam. y *Amarrendiae* (Bougher y Lebel) Zhu L. Yang, Yang-Yang Cui, Qing Cai y Li-Ping Tang. Se caracterizan por presentar basidiomas con margen del píleo estriado y lamélulas truncadas. Su característica microscópica principal es la presencia de esporas inamiloides.

B) Subgénero *Amanitina* (E. J. Gilbert) E. J. Gilbert, el cual contiene las secciones *Validae* (Fr.) Quel., *Strobiliformis* Singer ex. Zhu L. Yang, Yang-Yang Cui & Qing Cai, *Phalloideae* (Fr.) Quel., *Arenaria* Zhu L. Yang, Yang-Yang Cui & Qing Cai, *Amidella* (J. E. Gilbert) Konrad & Maubl, *Roanokenses* Singer ex. Singer. Sus miembros se caracterizan por presentar un margen del píleo entero y lamélulas atenuadas. Microscópicamente se diferencian del subgénero anterior por presentar basidiosporas amiloides.

C) Subgénero *Lepidella* Beauseigneur, que contiene únicamente a la sección *Lepidella* Corner & Bas, y aunque también presentan basidiosporas amiloides, su distinción principal es que este clado está conformado únicamente por especies saprobias. Para este trabajo se hará énfasis únicamente en la sección *Vaginatae*.

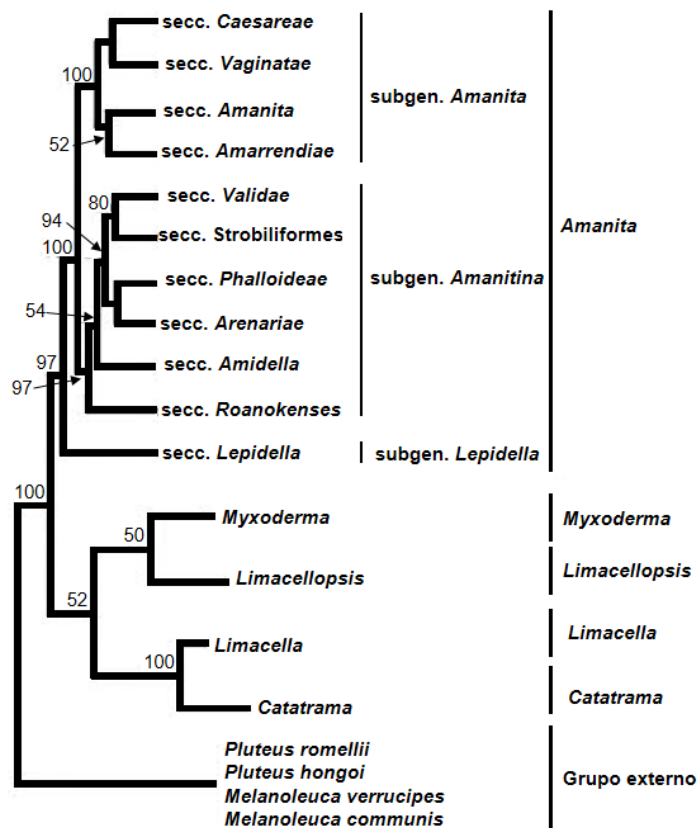


Figura 1. Filogenia de la familia Amanitaceae con énfasis en el género *Amanita*, en el cual se observa la división infragenérica propuesta por Cui *et al.* (2018); en las ramas se observan los valores bootstrap de máxima verosimilitud (ML).

2.5 La sección *Vaginatae* y su estudio en México

La primera vez que se hizo mención del nombre *Vaginatae* ocurrió cuando Fries (1821) separó el género *Amanita* en tribus dentro de *Agaricus* por. Posteriormente Bas (1969), introduce de manera formal el nombre de la sección *Vaginatae*, incluyendo al grupo dentro del subgénero *Amanita*.

El reconocimiento y la caracterización de las especies en *Amanita* secc. *Vaginatae* a menudo es difícil, no obstante, se ha observado que la estructura

microscópica de la volva, incluyendo la disposición y proporción de células infladas e hifas filamentosas, parece ser uno de los rasgos más importantes para la caracterización de las especies en esta sección. Por otra parte, se ha observado que las secuencias de ADN tales como el ITS, LSU, RPB1 y TEF1- α son más eficientes para la delimitación e identificación de las especies (Cui *et al.*, 2018).

En México, la sección *Vaginatae* solo cuenta con un estudio taxonómico y filogenético, mismo que presenta a taxones de la zona sur de la cuenca de la Ciudad de México (Wences-Cortés, 2025). Por otra parte, González-Mendoza, (2015) realizó una revisión bibliográfica de todas las especies de *Amanita* presentes en el país, y elaboró un listado por secciones, encontrando que para la sección *Vaginatae*, están presentes 14 especies. Esta cifra se complementa con el trabajo presentado por Wences-Cortés, (2025) y Kong *et al.*, (2018), alcanzando un total de 18 especies registradas para el territorio nacional (Cuadro 3). De estas, 16 se encuentran dentro de BMT y solo dos han sido reportadas para BTS, las cuales son las registradas por Guzmán (1982).

El hecho de que solo dos especies se encuentren registradas para BTS en el país, y que estos registros se remontan a 1982, demuestra un margen de preferencia de trabajo hacia biomas templados. Aunado a lo anterior, algunas de las especies registradas para la nación conservan epítetos específicos válidos para taxones euro-asiáticos, como *Amanita vaginata* o *Amanita argentea*, identificadas en base a características morfológicas (Santiago-Martínez, 1984; González-Mendoza, 2015; Kong *et al.*, 2018).

Esto no representaría necesariamente un problema si no fuera por la presencia de especies crípticas dentro del género y por los patrones de distribución que estos pueden presentar, estudios han demostrado que linajes morfológicamente similares pueden corresponder a especies distintas que incluso coexisten de manera simpátrica, lo cual, sumado a la plasticidad fenotípica puede dificultar la delimitación taxonómica

basada únicamente en caracteres morfológicos (Zhang *et al.*, 2004; Geml *et al.*, 2006 ; Cui *et al.*, 2018).

Por otro lado, existen especies estrictamente euroasiáticas, como *Amanita brunneofuliginea*, que cuentan con respaldo filogenético y han sido registradas por primera vez para México y para el continente por Wences-Cortés (2025). Aunque como tal no se descarta el hecho de que el taxón haya sido introducido, esto demuestra la importancia de los análisis moleculares al momento de la identificación de hongos.

2.6 Importancia de la Identificación de hongos mediante análisis de ácido desoxirribunucleico (ADN).

A lo largo de la historia, los caracteres morfológicos han ocupado una posición central en los estudios taxonómicos y la identificación de hongos, siendo este el criterio de reconocimiento mayormente utilizado para definir especies fúngicas, existiendo incluso numerosos trabajos monográficos basados únicamente en estos criterios. Sin embargo, dichos caracteres a son subjetivos y su interpretación depende del observador, por lo que han demostrado ser inadecuados (Petersen y Hughes, 1999; Chetana *et al.*, 2021).

Además, estos caracteres pueden verse influenciados por las condiciones ambientales, de modo que, a lo que se percibe como entidades distintas pueden ser manifestaciones del mismo hongo (plasticidad fenotípica). Por lo tanto, usar solo el reconocimiento de especies morfológicas para demarcar los límites de las especies puede llevar a identificaciones erróneas (Lücking *et al.*, 2020; Chetana *et al.*, 2021). A ello se suman los problemas para la identificación de especies crípticas o especies morfológicamente indistinguibles (Chetana *et al.*, 2021).

Cuadro 3. Especies de *Amanita* secc. *Vaginatae* registradas en México y el tipo de bioma donde se desarrollan. (Basiónimo: nombre original)

Basiónimo	Especie	Tipo de vegetación	Referencia
<i>Amanita argentea</i> Huijsman.	<i>Amanita argentea</i> Huijsman.	Bosque de pino	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanitopsis vaginata</i> var. <i>battarrae</i> Boud.	<i>Amanita battarrae</i> (Boud.) Bon	Bosque de pino-encino	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita</i> <i>brunneofulginea</i> Zhu L. Yang.	<i>Amanita</i> <i>brunneofulginea</i> Zhu L. Yang.	Bosque de encino	Wences-Cortés, (2025).
<i>Agaricus ceciliae</i> Berk. y Broome.	<i>Amanita ceciliae</i> (Berk. & Broome) Bas	Bosque de coníferas	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanitopsis punctata</i> Cleland & Cheel.	<i>Amanita cheelii</i> PM Kirk	Bosque de coníferas	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita constricta</i> Thiers & Ammirati	<i>Amanita constricta</i> Thiers & Ammirati	Bosque de coníferas	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita vaginata</i> var. <i>crocea</i> Qué.	<i>Amanita crocea</i> (Qué.) Singer	Bosque de pino-encino	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita dunicola</i> Guzmán	<i>Amanita dunicola</i> Guzmán	Bosque tropical seco (asociado con <i>Coccoloba uvifera</i>).	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanitopsis floridana</i> Murrill	<i>Amanita floridana</i> (Murrill) Dav. T. Jenkins ex Tulloss	Bosque de pino	Gonzalez-Mendoza, (2015).

Cuadro 3. Continuación

Basiónimo	Especie	Tipo de vegetación	Referencia
<i>Amanita fuligineodisca</i> Tulloss, Ovrebo & Halling	<i>Amanita fuligineodisca</i> Tulloss, Ovrebo & Halling	Bosque de pino-encino	Kong <i>et al.</i> , (2018)
<i>Agaricus fulvus</i> Schaeff.	<i>Amanita fulva</i> P.	Bosque de coníferas	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita nivalis</i> Grev.	<i>Amanita nivalis</i> Grev.	Bosque de coníferas	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita pachycolea</i> DE Stuntz	<i>Amanita pachycolea</i> DE Stuntz	Bosque de pino-encino	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita sinicoflava</i> Tulloss	<i>Amanita sinicoflava</i> Tulloss	Bosque de encino-pino y <i>Alnus</i> .	Wences-Cortés, (2025).
<i>Agaricus vaginatus</i> Bull.	<i>Amanita vaginata</i> (Bull.) Lam.	Bosque de pino	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanitopsis velosa</i> Peck.	<i>Amanita velosa</i> (Peck) Lloyd	Bosque de pino	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita yucatanensis</i> Guzmán.	<i>Amanita yucatanensis</i> Guzmán.	Bosque tropical seco	Gonzalez-Mendoza, (2015).
<i>Amanita inaurata</i> var. <i>umbrinolutea</i> Secr. ex Gillet.	<i>Amanita umbrinolutea</i> (Secr. ex Gillet) Bataille	Bosque de pino-encino	Santiago-Martinez, (1984).

Con lo mencionado no se busca desmeritar el uso de la morfología, sino señalar que, en diversos casos, puede llegar a ser una herramienta insuficiente al momento de identificación. Como plantea Asif *et al.* (2025) para *Conocybe*, los datos morfoanatómicos son útiles para identificar taxones a nivel de género o incluso nivel sección, pero es difícil identificar especies con precisión. Este mismo caso también se ha documentado en *Amanita*, tal y como lo mencionan Cui *et al.*, (2018) y Estrada-Avendaño, (2023).

Claramente, antes de realizar un análisis filogenético es necesario realizar una caracterización taxonómica preliminar en base a datos morfológicos, ecológicos y de distribución, con el propósito de obtener un aproximado en la identificación en base a la literatura ya existente (Lucking *et al.*, 2020). Para *Amanita*, en esta fase es necesario registrar una serie de caracteres diagnósticos, para morfología se toman en cuenta datos del tamaño, forma, color, ornamentación del pileo, láminas, estípites, forma del velo parcial y universal, forma y dimensiones de basidiosporas, basidios, número de esporas por basidio, presencia o ausencia de fíbulas y subhimenio (Estrada-Avendaño, 2023). La combinación de estos datos aunado con análisis moleculares ayuda a definir y delimitar de manera más precisa la taxonomía de las especies (Varga *et al.*, 2024).

2.6.1. Marcadores genéticos para el análisis filogenético de hongos

Como se menciona en el apartado anterior, la gran diversidad de especies fúngicas existentes aunada con la homoplasia en algunos rasgos morfológicos que se pueden presentar entre taxones, dificulta la delimitación entre un taxón y otro. Por lo anterior, es necesaria una estrategia que complemente la identificación de especies de manera precisa, escalable, y que además genere información de fácil acceso a la comunidad científica (Maldonado-Bonilla *et al.*, 2023). Por esta razón, los estudios micológicos han incorporado caracteres moleculares para evidenciar la diferencia entre especies. Estos análisis emplean marcadores universales, los cuales se pueden definir como una instrucción en forma de secuencia genética de DNA que está presente en un grupo

importante de organismos. Mientras más esencial sea una instrucción, mayor será la probabilidad de que la encontraremos en diversos organismos, sin importar que sean hongos, peces o plantas, aunque habrá instrucciones específicas para cada grupo (Maldonado-Bonilla *et al.*, 2023; Wences-Cortés, 2025).

La importancia y utilidad de estos genes universales radica en que, a pesar de estar presentes en una alta proporción de organismos (p. ej., genes nucleares en eucariotas), estos no son exactamente idénticos entre linajes, presentando cambios en al menos una o más posiciones nucleotídicas, siendo dichos cambios relacionados con eventos de divergencia, que en función de la cantidad de posiciones variables nos pueden indicar diferencias a niveles poblacionales o incluso eventos de especiación (Nei y Kumar, 2000). Cuando un marcador universal permite observar estos eventos, se le conoce como código de barras genético, y su descifrado es una herramienta esencial en la clasificación de especies en el siglo XXI (Schoch *et al.*, 2012).

En el caso de los hongos, sus marcadores universales mayormente empleados se encuentran en el óperon ribosomal (nrDNA) que se define como una secuencia continua de DNA que codifica para el nrDNA 18S (SS; Unidad Pequeña del Ribosoma), el nrDNA ITS1-5.8S-ITS2 (ITS; Espaciador Transcrito Interno) y el nrDNA 28S (LSU; Unidad Grande del Ribosoma) (Wurzbacher *et al.*, 2019). De los anteriores, la región ITS es la considerada como código de barras fúngico, y está constituida por dos espaciadores (ITS1 e ITS2), y una región conservada intermedia (5,8S), que en conjunto tienen un tamaño de entre 500 a 800 nucleótidos (Figura 2) (Gardes y Bruns, 1993; Schoch *et al.*, 2012; Maldonado-Bonilla *et al.*, 2023). Cada especie de hongos tiene una región ITS particular y, mientras exista más cercanía entre dos especies, la secuencia que constituye dicha región será más parecida, principalmente en la secuencia correspondiente al 5.8S y más variable en los fragmentos ITS1 e ITS2 (Maldonado-Bonilla *et al.*, 2023).

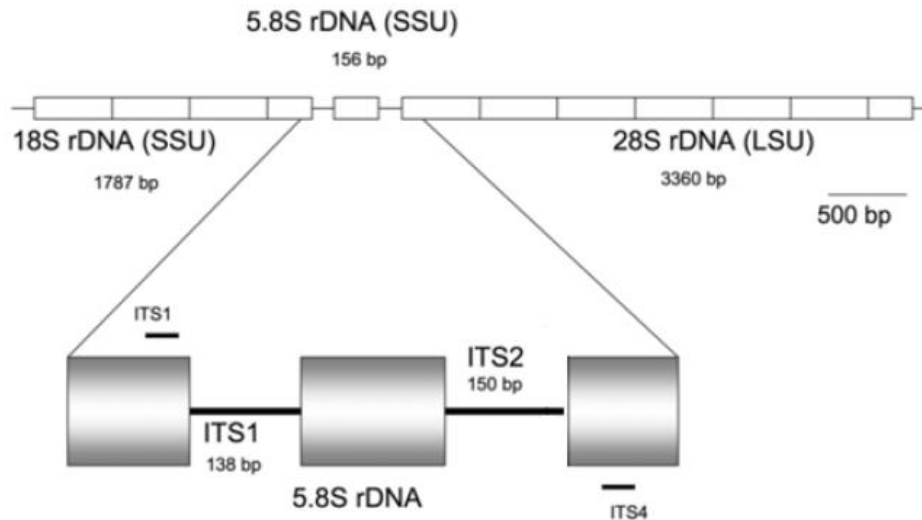


Figura 2. Estructura de los genes que codifican para nrRNA. El diagrama muestra una de las múltiples copias en tándem de estos genes y la sección ampliada muestra la región ITS. Diagrama ubicado la subunidad ribosomal pequeña 18S (SSU), la región espaciadora transcrita intergénica 1 (ITS1), la subunidad ribosomal pequeña 5.8S, la región espaciadora transcrita intergénica 2 (ITS2) y la subunidad ribosomal grande (LSU). Las barras pequeñas (ITS1-ITS4) se refieren a la ubicación aproximada de los cebadores. Tomada de Montero *et al.* (2008).

La región ITS ha demostrado tener un alto poder de resolución para la discriminación de especies en los basidiomicetos (Schoch *et al.*, 2012); sin embargo, se deben considerar otras regiones genéticas alternativas para obtener una mejor resolución (Stielow *et al.*, 2015). Para esto se han evaluado numerosos loci genéticos que son considerados como los códigos de barras secundarios de hongos como el espaciador intergénico (IGS), la β -tubulina II (TUB2) el cual se ha visto que es el mejor para el género *Amanita*, las subunidades mayor (RPB1) y segunda mayor (RPB2) del ARN polimerasa II dirigida por ADN, el factor de elongación translacional 1 α (TEF1), la ADN topoisomerasa I (TOP1), la fosfoglicerato quinasa (PGK), y las subunidades I (COX1) y II (COX2) del citocromo c oxidasa (Stielow *et al.*, 2015; Lücking *et al.*, 2020).

Sin embargo, la aplicabilidad de estos loci genéticos en diversos estudios se ha visto obstaculizada debido a la falta de estandarización del proceso de amplificación, las diferencias en la selección de cebadores, su capacidad de resolución dependiente de la especie/género y la falta de bases de datos de referencia con control de calidad (Lücking *et al.*, 2020; Wences-Cortés, 2025)

2.7 Clasificación infraespecífica

La taxonomía puede dividirse en tres niveles: 1) alfa taxonomía, la delimitación y reconocimiento de especies; 2) beta taxonomía, que se refiere a taxones superiores; 3) gamma taxonomía, que trata con niveles infraespecíficos (Lücking *et al.*, 2021). En micología se ha hecho un amplio uso de la taxonomía gamma, con trabajos que anteceden mediados del siglo XVIII. De hecho, se estima que, entre 1753 a 2020, se establecieron más de 61,000 nombres infraespecíficos, siendo los puntos máximos de 1860 a 1940 (Figura 3) (Lücking *et al.*, 2021).

El uso de la taxonomía gamma ha sido inconsistente a lo largo de la historia, pero en gran parte se ha guiado por dos conceptos principales: por un lado, el concepto evolutivo, que asigna nombres intraespecíficos a linajes divergentes dentro de una especie, mismos que se consideran reproductivamente compatibles pero exhiben algún tipo de aislamiento reproductivo no biológico (Mayr, 1942; Lücking *et al.*, 2021) que puede ser geográfico (alopátrico o peripátrico) o ecológico, por ejemplo, a través de diferenciación estacional o diurna de estructuras reproductivas sexuales (simpátrico); Por otro lado, el concepto tipológico, que asigna nombres infraespecíficos a variación fenotípica que se considera digna de reconocimiento taxonómico pero no suficiente para distinguir especies (Wiley y Lieberman, 2011; Lücking *et al.*, 2021).

El reconocimiento de taxones en cualquier rango debe tener algún significado biológico o evolutivo. Sin embargo, el concepto tipológico rara vez considera el principio de aislamiento reproductivo, siendo más una postura operacional. Debido a estos problemas, algunos taxónomos han desechado el uso de taxones

infraespecíficos, argumentando que el rango de especie tiene más valor en la comunicación no científica con las partes interesadas en políticas de biodiversidad y conservación, aunque en realidad un taxón infraespecífico deja entrever con mayor cercanía procesos evolutivos locales en continuo desarrollo (Lücking *et al.*, 2021).

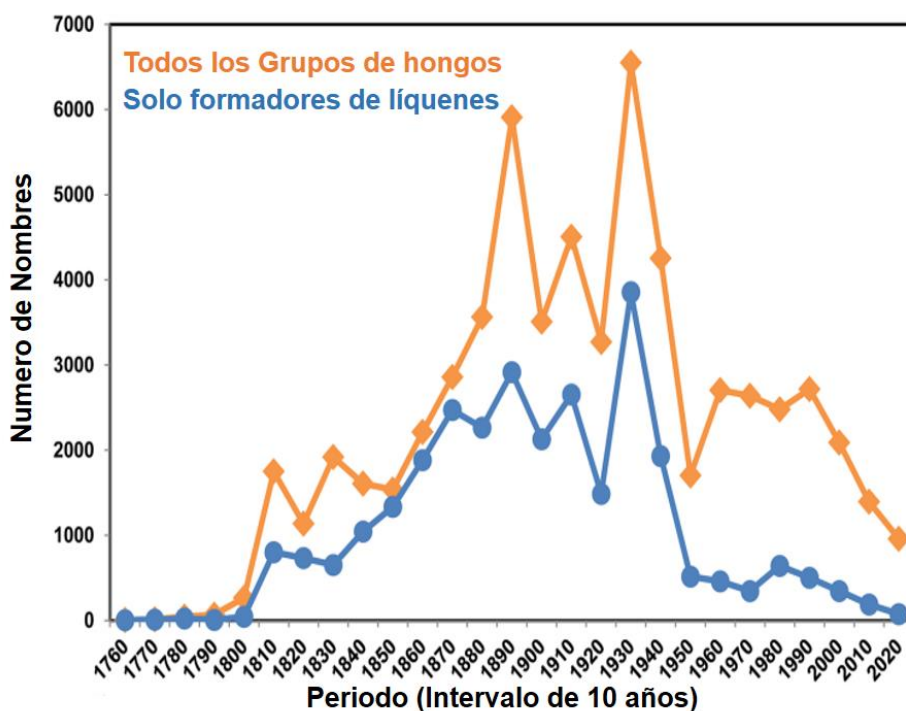


Figura 3. Número absoluto de nombres infraespecíficos establecidos entre 1760 a 2020, para hongos en general (Naranja) y los formadores de líquenes (Azul). Modificado de Lücking *et al.* (2021).

2.7.1. Rangos infraespecíficos: subespecie, variedad y forma

Las subespecies, las variedades y las formas representan los rangos taxonómicos más comunes por debajo del nivel de especie (Hardion *et al.*, 2017). Du Rietz (1930) discute en detalle estos 3 rangos infraespecíficos y su aplicación inconsistente en la taxonomía, especialmente con respecto al rango de forma. Señaló que, particularmente en la nomenclatura botánica y micológica, los rangos correspondientes rara vez se habían aplicado siguiendo este concepto. Lücking *et al.*

(2021) definieron este último rango como correspondiente a variación morfológica discreta no relacionada con la distribución, estructura poblacional o descendencia del linaje, esencialmente de origen monofilético. En contraste, los rangos de variedad y subespecie se aplicarían a entidades naturales con diferente grado de extensión de rango (local vs. regional).

Un problema conceptual en la nomenclatura botánica y micológica tradicional es la noción de que los tres rangos infraespecíficos principales, subespecie, variedad y forma, deberían seguir una jerarquía estricta, de modo que la variedad debería corresponder a la subdivisión de una subespecie y la forma a la subdivisión de una variedad (Turland *et al.*, 2018). Sin embargo, en la práctica, los rangos infraespecíficos se han aplicado en su mayoría a subdivisiones directas de especies, independientemente del rango, y a menudo en un sentido simplificado, especialmente con respecto a forma vs. variedad: en otras palabras, cuanto menor es la desviación percibida, menor es el rango aplicado. En un sentido biológico, se puede concebir teóricamente una situación en la que un rango infraespecífico jerárquico sería aplicable al nivel infraespecífico, por ejemplo, una población geográficamente aislada que, aunque aún no está reproductivamente aislada de la población madre, ya sufre un mayor aislamiento geográfico (Lücking *et al.*, 2021).

Por otro lado, se ha propuesto que los rangos infraespecíficos pueden interpretarse como un reflejo de la dinámica temporal de la especiación, entendiéndose esto como el evento cuando emerge un nuevo linaje, en donde las diferencias hacia su ancestro se vuelven gradualmente más distintas, por lo que un nuevo linaje pasaría gradualmente por el reconocimiento taxonómico en diferentes niveles infraespecíficos y finalmente a nivel específico, y el rango adecuado reflejaría entonces la etapa inferida y no una estructura taxonómica anidada (Lücking *et al.*, 2021).

Un tercer enfoque sería tratar invariablemente los linajes infraespecíficos a nivel de subespecie, independientemente del grado de desviación (Mayr, 1982). La

nomenclatura zoológica y de procariotas han adoptado esta práctica desde hace mucho tiempo y han abandonado el uso de rangos infraespecíficos por debajo de subespecie, reconociendo todos los rangos infraespecíficos por defecto como subespecies, incluso si originalmente se designaron de otra manera, por ejemplo, como variedad o forma (Lücking *et al.*, 2021).

El criterio de Lücking *et al.*, (2021) sobre el uso de rangos infraespecíficos, marca que el rango de subespecie debería ser el predeterminado cuando los rangos de distribución no están anidados, es decir, casos de alo-, para- o peripatría, mientras que variedad debería aplicarse cuando un rango estrecho está anidado dentro de un rango más amplio, siempre asumiendo que la filogenia subyacente permite tal interpretación (Figura 4). La variedad también debería usarse cuando realmente se pueda demostrar un patrón jerárquicamente anidados. Sin embargo, el rango de forma debería abandonarse.

En general, la taxonomía infraespecífica no debe usarse de manera tipológica, es decir, para denotar formalmente solo la variación fenotípica discreta, sin conocimiento de las relaciones filogenéticas o sin tener en cuenta los patrones biogeográficos (Lücking *et al.*, 2021).

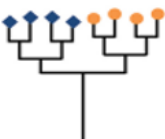
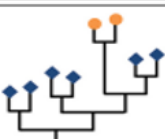
Distribución Filogenia		  		
		Alo-/para-/peripátrico	Anidados (Endémico)	Simpátrico
	Recíprocamente monofiléticos (Ramas largas)	Distintos	Especie (<i>Peltigera gowardii</i> vs <i>P. hydrothyria</i>)	Especie (<i>Melanelixia hawksworthii</i> vs <i>M. fuliginosa</i>)
		(Casi-) Criptico	Especie (<i>Xanthoparmella hypofusca</i> vs <i>X. tasmanica</i>)	Especie (<i>Thamnia taurica</i> vs <i>T. vermicularis</i>)
	Recíprocamente monofiléticos (Ramas Cortas)	Distintos	Especie (<i>Parmelia ernstiae</i> vs <i>P. serrana</i>)	Especie (<i>Usnea antarctica</i> vs <i>U. aurantiacoatra</i>)
		(Casi-) Criptico	Especie (<i>Cora paraciferrii</i> vs <i>C. ciferrii</i>)	Especie (<i>Parmelia rojoi</i> vs <i>P. saxatilis</i>)
	Anidado (Parafilético Residual)	Distintos	Subespecie (<i>Cora dewisati</i> subs. <i>Mexicana</i> vs Subs. <i>dewisanti</i>)	Especie (<i>Cora rubrosanguinea</i> vs <i>C. elephas</i>)
		(Casi-) Criptico	Subespecie (<i>Sticta scabrosa</i> subsp. <i>Hawaiiensis</i> vs subsp. <i>scabrosa</i>)	Variedad (<i>Dermatocarpon luridum</i> var. <i>Xerophilum</i> vs var. <i>luridum</i>)
	Sin resolver (Dependiendo de la resolución del marcador)	Distintos	Subespecie (<i>Caloplaca arnoldii</i> subsp. <i>Arnoldii</i> vs subsp. <i>obliterata</i>)	Reconocimiento Informal (<i>Dendris coccinoid cyanomorph</i> of <i>sticta latifrons</i>)
		(Casi-) Criptico	Sin reconocimiento (<i>Umbilicaria ibérica</i> vs. <i>U. subpolyphylla</i>)	Sin reconocimiento (<i>Eumitria pectinata</i>)

Figura 4. Categorización de los principales patrones de topologías filogenéticas y áreas de distribución, y su reconocimiento recomendado a nivel de especie o infraespecie. Los linajes delimitados como taxones distintos deben por defecto ser reconocidos a nivel de especie. Los rangos infraespecíficos sólo deben usarse en casos de relaciones de grupo hermano o ubicaciones anidadas con ramas basales cortas y cuando haya un componente biogeográfico en términos de distribución alo-, para- o peripátrida o anidada y de endemismo restringido. En casos de alo-, para- o peripatría, debe emplearse el rango de subespecie, siguiendo la práctica de la nomenclatura zoológica y de procariotas, a menos que se pueda demostrar un patrón de distribución anidado jerárquicamente de poblaciones geográficamente aisladas pero biológicamente compatibles, en cuyo caso sería aplicable el rango adicional de variedad, el rango forma no debería ser usado (Lücking *et al.*, 2021).

III. ANTECEDENTES

3.1. Sobre *Amanita domingensis*: Taxonomía, distribución y simbiosis.

Amanita domingensis es una de las pocas especies del género que no se asocia con coníferas o fagáceas, y representa la *Amanita* más común y abundante en los bosques caducifolios. Está incluida en el subg. *Amanita* y pertenece a la secc. *Vaginatae* (Crous *et al.*, 2020).

3.1.1. Taxonomía de la especie según Crous *et al.* (2020).

Amanita domingensis Angelini y Vizzini (Figura 12).

La especie presenta ejemplares con las siguientes características macro y micromorfológicas:

Píleo: (45–)55–60(–85) mm de diámetro, campanulado, luego convexo, plano-convexo, a veces deprimido en el centro en la madurez y luego con un umbo obtuso poco desarrollado, con el margen estriado hasta 1/3 del radio; superficie glabra, opaca, aceitosa, viscosa cuando está húmeda, gris ceniza, cubierta con restos generales de velo en forma de parches o verrugas flocosas de color gris blanquecino, más abundantes en el centro. **Láminas:** libres, a veces distantes, rectas, intercaladas con lamélulas de longitud variable, de 0,5 cm de ancho, blancas, luego blanco-amarillentas y con un borde gris finamente erosionado.

Estípite: [80–100(L) × 7–9(A)] mm, cilíndrico, recto o ligeramente sinuoso, estrechándose y ensanchado hacia arriba, internamente fistuloso; superficie cubierta de pequeñas escamas fibrilosas grises, que a veces se vuelven progresivamente más parecidas a la piel de serpiente y más grises hacia la base, sobre un fondo blanco. Anillo ausente. Contexto delgado, de 0,2 a 0,3 cm de grosor (en el píleo), blanco. Olor y sabor no distintivos. **Volva:** membranosa, ligeramente adherente, baja, internamente

blanca, externamente blanquecina en la parte hipogea, gris en la parte emergente, que tiende a fracturarse horizontalmente formando uno o más anillos de material volval oscuro en la base del estípite.

Esporas: (10–)11–12(–13,5) × 8–9 µm (promedio 11,4 × 8,5 µm, Qm = 1,35), ampliamente elipsoides a oblongas, de paredes delgadas, que en su mayoría contienen una gota grande, hialinas, inamiloides, con un apículo ligeramente prominente y excéntrico. **Basidios:** de 30–50 × 13–15 µm, claviformes, mayormente tetraspóricos, a veces bispóricos, con esterigmas de hasta 5 µm de largo. **Subhimenio:** una capa de puzle de células cúbico-multifacéticas de aproximadamente 50 µm de ancho.

3.1.2. Distribución y Hospedero vegetal

Amanita domingensis únicamente se ha registrado de manera formal en la República Dominicana (Crous *et al.*, 2020; Angelini, 2022). No obstante, existen registros informales con apoyo de información molecular para Estados Unidos, específicamente en el estado de Florida (Biogator, S.d), y con respaldo morfológico para Puerto Rico (Miller, 2020).

En cuanto al hospedero vegetal, tanto la base de datos de la Universidad de Florida (Biogator, s.d) como Crous *et al.*, (2020) señalan que la especie se ha reportado en bosques tropicales caducifolios con presencia de *Coccoloba diversifolia* Jacq. Si bien no existe confirmación directa, se sugiere a esta planta como la hospedera potencial. Para Puerto Rico, los registros morfológicos allí hechos le encontraron bajo *Coccoloba microstachya* Willd., que de igual manera podría ser un hospedero potencial, sin confirmación cruzada aún (Miller, 2020).

3.2 Especies de *Amanita* secc. *Vaginatae* presentes en bosques tropicales secos y de tierras bajas en el neotrópico

En México, las especies de biomas cálidos y vegetación decidua de *Amanita* suelen pasar desapercibidas en trabajos taxonómicos y de diversidad. Esta situación también se observa a nivel Neotropical, donde son usualmente poco muestreados. En América del Sur se han registrado 35 especies del género *Amanita* pertenecientes al bioma de BTTB, lo cual es un dato considerablemente menor, en comparación con las más de 100 especies del género que han sido registradas para BMT (Marinho-Furtado *et al.*, 2022).

Para el caso específico de las especies de la sección *Vaginatae*, el caso es similar, ya que a nivel Neotropical, considerando únicamente los BTTB y BTS, y descartando aquellas especies asociadas a *Quercus* que se pueden presentar en estos biomas, se han documentado un total de 13 especies (Cuadro 4) , considerando México, Caribe, Centroamérica y Sudamérica (Bas, 1978; Guzman, 1982; Pegler 1983; Miller *et al.*, 2000; Menolli *et al.*, 2007; Wartchow *et al.*, 2009; Wartchow y Maia, 2007 ; Wartchow *et al.*, 2012; Crous *et al.*, 2020). Sin embargo, la diversidad de especies de esta sección en estos biomas es mayor, debido a que hay gran cantidad de ejemplares no determinados (Tulloss, S,d).

3.3 Albinismo en el género *Amanita*

En el género *Amanita*, se han documentado en repetidas ocasiones casos de albinismo en distintas especies, que usualmente son reconocidas como taxones infra-específicos a nivel de variedad. Algunos ejemplos de lo anterior pueden encontrarse en *Amanita alboumbelliformis*, *Amanita vaginata* var. *alba*, *Amanita fulva* var. *alba*, *Amanita spissa* var. *alba*, *Amanita microspora*, *Amanita chrysoblema*, *Amanita paelongipes*, *Amanita albida*, *Amanita calyptra* var. *alba*, *Amanita chepangiana*, *Amanita tuza*, *Amanita muscaria* var. *alba*, *Amanita rubescens* f. *alba*

Cuadro 4. Especies de *Amanita* secc. *Vaginatae* registradas para BTTB y BTS en el Neotropico. (Basiónimo: nombre original).

Basiónimo	Especie	Localidad de registro	Tipo de Vegetación	Referencia
<i>Agaricus agglutinatus</i> Berk. y MA Curtis.	<i>Amanita agglutinata</i> (Berk. y MA Curtis) Murrill.	Macabou, Isla de Martinica.	Bosque tropical seco (en asociación con <i>Coccoloba uvifera</i>).	Pegler (1983).
<i>Amanita antillana</i> Dennis.	<i>Amanita antillana</i> Dennis.	Trinidad y Tobago.	Bosque tropical seco (en asociación con <i>Coccoloba uvifera</i>).	Pegler (1983).
<i>Amanita arenicola</i> OK Mill. & Lodge.	<i>Amanita arenicola</i> OK Mill. & Lodge.	Islas Vírgenes Británicas.	Bosque tropical seco (en asociación con <i>Coccoloba uvifera</i>).	Miller <i>et al.</i> (2000).
<i>Amanita chocoana</i> Wartchow.	<i>Amanita chocoana</i> Wartchow.	Municipio de Esmeralda, Provincia de Esmeralda, Ecuador.	Bosque Tropical de Tierras Bajas (Cercano a árboles de Fabaceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Sapotaceae).	Wartchow y Gamboa-Trujillo, (2012).
<i>Amanita coacta</i> Bas.	<i>Amanita coacta</i> Bas.	Amazônia de Manaus, Brasil.	Bosque Tropical de Tierras Bajas	Bas, (1978).

Cuadro 4. Continuación

Basiónimo	Especie	Localidad de registro	Tipo de Vegetación	Referencia
<i>Amanita craseoderma</i> Bas.	<i>Amanita craseoderma</i> Bas.	Amazônia de Manaus, Brasil.	Bosque Tropical de Tierras Bajas (cerca de especies de Fabaceae).	Bas, (1978).
<i>Amanita crebresulcata</i> Bas.	<i>Amanita crebresulcata</i> Bas.	Amazônia de Manaus, Brasil.	Bosque Tropical de Tierras Bajas [cerca de especies de <i>Neea</i> (Nyctaginaceae) y <i>Psychotria</i> (Rubiaceae)].	Bas, (1978).
<i>Amanita domingensis</i> Angelini & Vizzini.	<i>Amanita domingensis</i> Angelini & Vizzini.	Jardín botánico de Santo Domingo, República Dominicana.	Bosque Tropical Seco (Bajo <i>Coccoloba diversifolia</i>).	Crous <i>et al.</i> , (2020).
<i>Amanita dunicola</i> Guzmán.	<i>Amanita dunicola</i> Guzmán.	Municipio de Ixil, Yucatán, México.	Bosque Tropical seco (bajo <i>Coccoloba uvifera</i>).	Guzman, (1982).
<i>Amanita fuscostriata</i> Pegler	<i>Amanita fuscostriata</i> Pegler	Isla de Martinica	Bosque Tropical de tierras bajas.	Pegler, (1983)
<i>Amanita lippiae</i> Wartchow & Tulloss	<i>Amanita lippiae</i> Wartchow & Tulloss	Pernambuco, Brasilia, Brasil.	Bosque Tropical de tierras bajas (Bajo especies de <i>Lippia</i>)	Wartchow <i>et al.</i> , (2009).

Cuadro 4. Continuación

Basiónimo	Especie	Localidad de registro	Tipo de Vegetación	Referencia
<i>Amanita sulcatissima</i> Bas	<i>Amanita sulcatissima</i> Bas	Amazonia de Manaus, Brasil.	Bosque Tropical de Tierras Bajas (cerca de árboles de Humiriaceae, Burseraceae, Sapindaceae, Fabaceae, Sapotaceae).	Bas, (1978).
<i>Amanita yucatanensis</i> Guzmán	<i>Amanita yucatanensis</i> Guzmán	Quintana Roo, México.	Bosque Tropical Seco.	Guzman, (1982).

Amanita phalloides var. *alba*, *Amanita pantherina* f. *albida*, *Amanita citrina* f. *alba*, y *Amanita bulbos* var. *alba* en otras (Curreli y Orrù, 1987; Neville y Poumarat, 2004; Gonou-Zagou y Delivorias, 2011; Cui *et al.*, 2018; Varga *et al.*, 2024). No obstante, las causas de este fenómeno no han sido claramente explicadas para HECM. Neville y Poumarat, (2004) mencionan que podría deberse a variabilidad genética, aunque no profundizan en los mecanismos involucrados.

Diversos estudios sugieren que el albinismo en hongos se debe principalmente a mutaciones en genes asociados con la síntesis de pigmentos. Observaciones tempranas en cultivos de *Psilocybe* indican que este rasgo puede explicarse por la segregación de un solo gen recesivo heredado de forma mendeliana, de manera similar a lo observado en plantas y animales (McKnight, 1955; Curtis, 1964). Investigaciones posteriores han relacionado el color en hongos con genes involucrados en la vía de síntesis de melanina, particularmente aquellos que codifican

enzimas como la tirosinasa y otras polifenol oxidasas, incluidas lacasas (Jolivet y Arpin, 1998; Weijin *et al.*, 2013; Kawaguchi *et al.*, 2019).

3.4 *Gymnopodium floribundum* como posible hospedero ectomicorrizógeno

Gymnopodium floribundum Rolfe. (Polygonaceae) es una especie monodominante en los bosques tropicales secos del sureste de México, y en Chiapas las poblaciones están representadas por un taxón infraespecífico a nivel de subespecie, siendo este *G. floribundum* subsp. *chiapensis* (Ancona *et al.*, 2019).

Aunque hasta ahora no existe evidencia directa de la formación de ectomicorrizas en sus raíces, se ha documentado presencia de géneros de HECM en el ecosistema donde predomina esta especie. Entre ellos se ha registrado a *Tremelloscypha gelatinosa* (Sebacinaceae), *Lactifluus chiapanensis* (Russulaceae), *Thelephora dominicana* (Thelephoraceae), *Mayamontana coccolobae* (Stephanosporaceae), *Clavulina fuscolilacina* (Hydnaceae), *Stephanospora mayana* (Stephanosporaceae), entre otros. De igual manera, se han recolectado basidiomas que morfológicamente corresponden a géneros de HECM (Bandala y Montoya, 2015; Uitzil-Colli, 2019; Lopez *et al.*, 2019; Guzman-Davalos *et al.*, 2020; Uitzil-Colli *et al.*, 2021). Posteriormente Uitzil-Colli, (2019) fue el primero en documentar la presencia de especies de *Amanita* secc. *Vaginatae* en estos bosques.

Si bien los linajes de estos grupos son reconocidos como elementos importantes de la comunidad fúngica ectomicorrícica en diferentes bosques tropicales del mundo, en los bosques tropicales de México el componente aéreo y subterráneo de HECM no ha sido investigado y, para los miembros tropicales de las Polygonaceae, solamente se cuenta con conocimiento incipiente para el género *Coccoloba*, y no así para *Gymnopodium* (Bandala y Montoya 2015).

IV. OBJETIVOS

4.1. General

Contribuir al conocimiento sobre la diversidad morfológica, asociaciones ecológicas y distribución de *Amanita domingensis*.

4.2. Particulares

-Confirmar la presencia de *Amanita domingensis* en México mediante análisis morfológicos y filogenéticos moleculares.

-Caracterizar morfológicamente los ejemplares recolectados.

-Describir una nueva variedad morfológica de *Amanita domingensis*

-Reportar evidencias de un posible nuevo hospedero vegetal asociado a la especie de estudio en México.

-Representar la distribución geográfica conocida de *A. domingensis* mediante mapas basados en registros confirmados.

V. ÁREA DE ESTUDIO

La provincia fisiográfica de la Depresión Central de Chiapas se localiza en la región central del Estado, y es una extensa zona semiplana que está delimitada por la Sierra Madre de Chiapas, la Altiplanicie Central y las Montañas del Norte. Se ubica entre la latitud 15°45' – 17°00' N y Longitud: 92°00' – 94°00' O y políticamente está comprendido por los municipios de Acala, Amatenango de la Frontera, Angel Albino Corzo, Berriozábal, Chiapa de Corzo, Chicoasén, Cintalapa, Emiliano Zapata, Frontera comalapa, Jiquipilas, La concordia, Nicolas Ruiz, Ocozocoautla de Espinosa, San fernando, Socoltenango, Suchiapa, Totolapa, La trinitaria, Tuxtla Gutiérrez, Tzimol, Venustiano carranza (Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, 2010)

El terreno está compuesto principalmente por rocas sedimentarias, predominando las calizas, y depósitos aluviales. Los suelos, en general, son de tipo luvisol o vertisol, teniendo buena calidad debido a su origen aluvial y su profundidad; No obstante, en las zonas de lomeríos los suelos tienden a ser delgados y pedregosos, encontrando mayormente leptosoles o litosoles (Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, 2010). La vegetación original de la región es de bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978; Rocha-Loredo, 2010), con la presencia de bosque mediano en altitudes superiores a los 800 metros sobre el nivel del mar, y bosques de encinos a partir de los 1,500 metros sobre el nivel del mar, (INFDM, 2010; Rzedowski, 2006).

Las localidades de estudio se encuentran dentro de los municipios de Tuxtla Gutiérrez, Chiapa de Corzo, Berriozábal y Venustiano Carranza, que se localizan dentro de la Depresión Central de Chiapas (Cuadro 5). Estos municipios cuentan con temperaturas que oscilan entre 16 y 28 °C, una precipitación promedio anual de 800 a 2000 mm y un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano (Cuadro 6) (Secretaria

de Hacienda, 2010; Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI, 2010a; INEGI, 2010b; INEGI,2010c; INEGI, 2010d). En cuanto al tipo de suelo, en los cuatro municipios predomina el leptosol, mientras que en aspectos geológicos la roca caliza es la más predominante (Cuadro 7), todos los municipios forman parte de la región hidrológica Grijalva-Usumacinta (INEGI, 2010a; INEGI, 2010b; INEGI,2010c; INEGI, 2010d). En cuanto al uso del suelo, la mayor parte de los territorios municipales, exceptuando Tuxtla Gutiérrez, está dominado por áreas agrícolas, seguido por zonas urbanas. El tipo de vegetación predominante en las regiones es el Bosque Caducifolio (Cuadro. 8) (INEGI, 2010a; INEGI, 2010b; INEGI,2010c; INEGI, 2010d).

El presente estudio se desarrolló en 5 localidades que se distribuyen a lo largo de los municipios anteriormente mencionados, la cuales son: zona de amortiguamiento de la Zona Sujeta a Conservación Ecológica "Cerro Mactumatzá", con acceso a un costado del Cristo de Copoya y El Cebollal (Tuxtla Gutiérrez); Selva Los Sabinos (Berriozábal); Carrillo Puerto (Chiapa de Corzo); y Rancho María Esperanza (Venustiano Carranza), (Figura 5). Las localidades oscilan de 600 a 870 metros sobre el nivel del mar, coincidiendo con un clima cálido subhúmedo, y se caracterizan por la presencia de una vegetación monodominante de *Gymnopodium floribundum* (Cuadro 9).

Cuadro 5. Ubicación geográfica de los municipios, el % indica la proporción de territorio municipal

Municipio	Coordenada y altitud	Colindancia	Región fisiográfica
Tuxtla Gutierrez	Entre los paralelos 16°38' y 16°51' de latitud norte; los meridianos 93°02' y 93°15' de longitud oeste; altitud entre 200 y 1 400 m.	Colinda al norte con los municipios de San Fernando, Osumacinta y Chiapa de Corzo; al este con el municipio de Chiapa de Corzo y Suchiapa; al sur con el municipio de Suchiapa; al oeste con los municipios de Suchiapa, Ocozocoautla de Espinosa, Berriozábal y San Fernando	Depresión Central de Chiapas (68.22%) y Altos de Chiapas (31.78%)
Berriozábal	Entre los paralelos 16°43' y 17°02' de latitud norte; los meridianos 93°12' y 93°26' de longitud oeste; altitud entre 100 y 1 300 m.	Colinda al norte con los municipios de Ocozocoautla de Espinosa, Tecpatán, Copainalá y San Fernando; al este con los municipios de San Fernando y Tuxtla Gutiérrez; al sur con los municipios de Tuxtla Gutiérrez y Ocozocoautla de Espinosa; al oeste con el municipio de Ocozocoautla .	Altos de Chiapas (51.76%), Depresión Central de Chiapas (48.24%)

Cuadro 5. Continuación

Municipio	Coordenada y altitud	Colindancia	Región fisiográfica
Chiapa de Corzo	Entre los paralelos 16°17' y 16°55' de latitud norte; los meridianos 92°48' y 93°07' de longitud oeste; altitud entre 200 y 1 800 m.	Colinda al norte con los municipios de Osumacinta, Soyaló e Ixtapa; al este con los municipios de Ixtapa, Zinacantán, Acala, y Venustiano Carranza; al sur con los municipios de Venustiano Carranza y Villa Corzo. al oeste con los municipios de Villa Corzo, Villaflores, Suchiapa, Tuxtla Gutiérrez y Osumacinta	Depresión Central de Chiapas (70.79%) y Altos de Chiapas (29.21%)
Venustiano Carranza	Entre los paralelos 16°07' y 16°30' de latitud norte; los meridianos 92°20' y 92°53' de longitud oeste; altitud entre 400 y 2 300 m.	Colinda al norte con los municipios de Acala, Totolapa, Nicolás Ruíz, Teopisca y Amatenango del Valle; al sur con los municipios de Socoltenango y La Concordia; al oeste con los municipios de La Concordia, Villa Corzo, Chiapa de Corzo y Acala.	Depresión Central de Chiapas (69.18%) y Altos de Chiapas (30.82%)

Cuadro 6. Clima de los municipios, El porcentaje indica la proporción del territorio municipal que corresponde al clima señalado.

Municipio	Rango promedio de Temperatura	Rango de precipitación anual	Clima
Tuxtla Gutierrez	20 – 28°C	800 – 1 200 mm	Cálido subhúmedo con lluvias en verano, menos húmedo (99.97%) y cálido subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media (0.03%)
Berriozábal	22 – 28°C	900 – 2 000 mm	Cálido subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media (42.68%), cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (31.17%) y cálido subhúmedo con lluvias en verano, menos húmedo (26.15%)
Venustiano Carranza	16 – 26°C	1 000 – 1 500 mm	Cálido subhúmedo con lluvias en verano (94.92%), semicálido subhúmedo con lluvias en verano (3.95%) y templado subhúmedo con lluvias en verano (1.13%)

Cuadro 6. Continuación

Municipio	Rango promedio de Temperatura	Rango de precipitación anual	Clima
Chiapa de corzo	18 – 28°C	800 – 1 500 mm	Cálido subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media (44.97%), cálido subhúmedo con lluvias en verano, menos húmedo (40.36%), semicálido subhúmedo con lluvias en verano, más húmedo (13.55%), semicálido subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media (0.82%) y cálido subhúmedo con lluvias en verano, más húmedo (0.30%)

Cuadro 7. Datos geológicos y edafológicos por municipio. El % indica la proporción del territorio municipal correspondiente a cada categoría.

Municipio	Edafología (Tipo de suelo)	Geología (tipo de rocas)
Berriozábal	Leptosol (38.59%), Alisol (23.65%), Luvisol (18.33%), Vertisol (12.18%), Regosol (3.25%), Phaeozem (1.32%) y Plintosol (0.67%)	Sedimentaria: Caliza-lutita (48.76%), lutita-arenisca (24.70%) y caliza (24.53%)
Tuxtla Gutiérrez	Leptosol (28.69%), Regosol (9.65%), Vertisol (9.63%) y Luvisol (10.36%)	Sedimentaria: Caliza-lutita (37.50%), caliza (24.95%), limolita-arenisca (11.88%) y lutita-arenisca (4.90%) Suelo: Aluvial (20.77%)
Chiapa de Corzo	Leptosol (38.90%), Regosol (33.97%), Phaeozem (13.80%), Luvisol (4.76%), Vertisol (4.31%) y Fluvisol (0.65%)	Ígnea extrusiva: Toba intermedia (0.61%) Sedimentaria: Caliza (40.21%), Lutita-arenisca (20.32%), calizalutita (10.52%), conglomerado (8.87%) y limolita-arenisca (8.55%) Suelo: Aluvial (7.89%)
Venustiano Carranza	Leptosol (41.09%), Phaeozem (16.49%), Luvisol (14.27%), Vertisol (13.05%), Regosol (2.82%), Fluvisol (1.50%), Alisol (0.44%) y Gleysol (0.15%)	Ígnea extrusiva: Toba intermedia (4.30%) Sedimentaria: Caliza (50.80%), limolita-arenisca (14.13%), conglomerado (3.63%), travertino (2.80%) y lutitaarenisca (2.43%) Suelo: Aluvial (11.72%)

Cuadro 8. Uso de suelo y Tipo de vegetación, % indica la proporción de territorio municipal

Municipio	Uso del suelo	Vegetación
Tuxtla Gutierrez	Agricultura (23.91%), zona urbana (41.67%) y pastizal cultivado (0.30%)	Bosque caducifolio (29.80%), pastizal inducido (3.48%) y área sin vegetación (0.84%)
Berriozábal	Pastizal cultivado (33.09%), agricultura (12.74%) y zona urbana (2.01%)	Bosque caducifolio (51.62%) y bosque de <i>Quercus</i> (0.54%)
Venustiano Carranza	Agricultura (53.58%), pastizal cultivado (3.52%) y zona urbana (0.74%)	Pastizal inducido (13.57%), selva (12.76%), bosque (6.37%) y área sin vegetación (0.01%)
Chiapa de Corzo	Agricultura (41.52%), pastizal cultivado (11.63%) y zona urbana (1.90%)	Bosque caducifolio (26.05%), bosque de <i>Quercus</i> (11.15%), pastizal inducido (3.39%), sabana (2.81%) y área sin vegetación (0.42%)

Cuadro 9. Datos de las localidades de estudio

Localidades de estudio	Coordenadas y municipio donde se encuentra	Altura sobre el nivel del mar
Zona Sujeta a Conservación Ecológica "Cerro Mactumatzá	16° 42' 06" N; 93° 03' 20" O . Tuxtla Gutiérrez.	871 m.s.n.m
El Cebollal	16° 42' 06" N; 93° 03' 20" O. Tuxtla Gutiérrez.	862 m.s.n.m
Selva los Sabinos	16° 48' 09" N; 93° 13' 28" O. Berriozábal.	774 m.s.n.m
Carrillo Puerto	16° 38' 58" N; 93° 03' 25" O. Chiapa de Corzo.	803 m.s.n.m
Rancho Maria Esperanza	16° 21' 00" N; 92° 36' 11" O. Venustiano Carranza	611 m.s.n.m

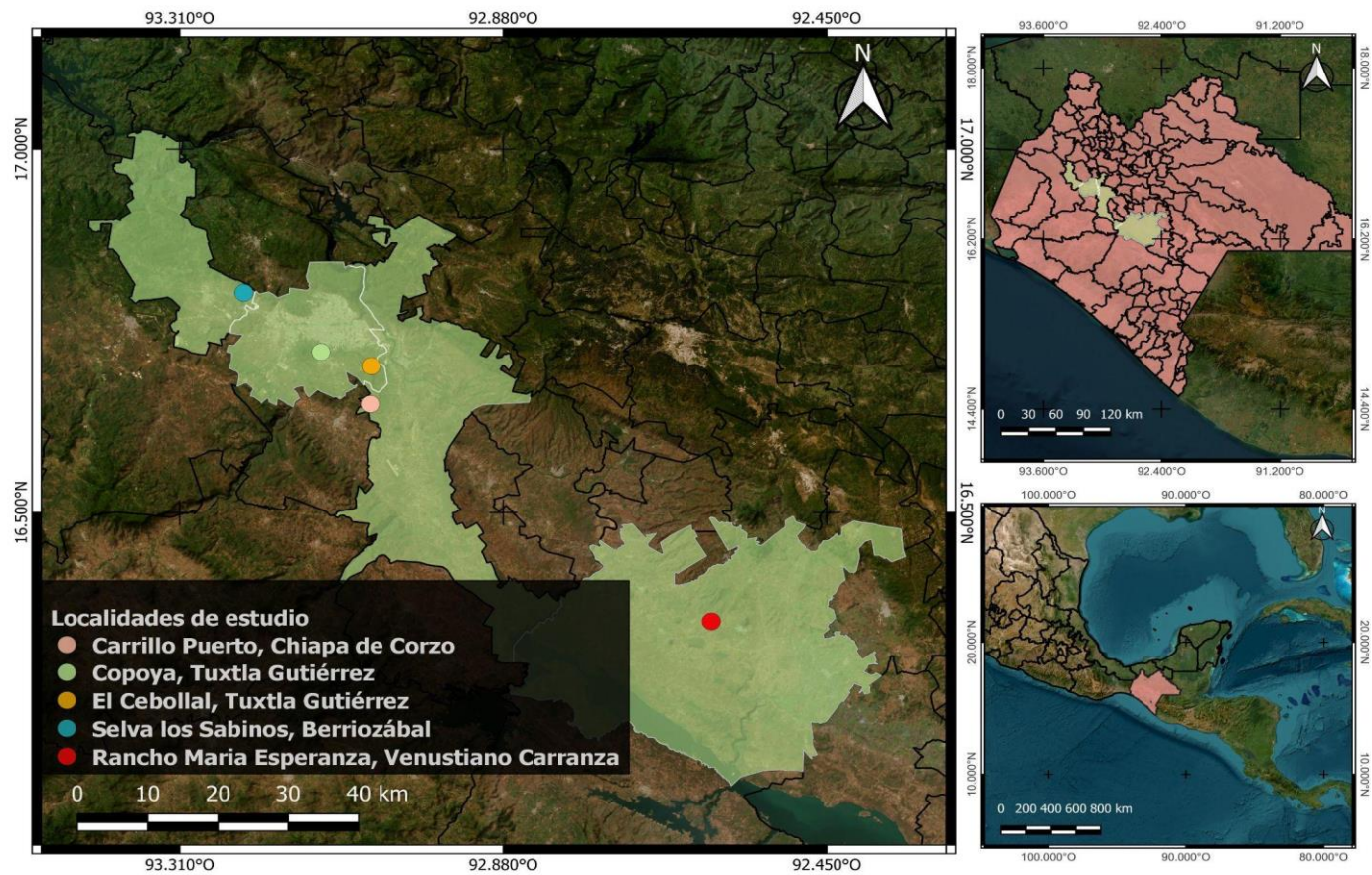


Figura 5. Mapa de las localidades incluidas en el presente estudio

VI. MÉTODOS

6.1 Trabajo de campo

Para el trabajo de campo, se realizaron visitas prospectivas con el objetivo de determinar las localidades de estudio. La selección de las localidades se planteó en función de los muestreos y hallazgos de los ejemplares de la especie objetivo. Una vez determinadas las localidades, se realizaron recolectas oportunísticas durante el periodo de junio a noviembre de 2020 a 2025, donde se recolectaron esporomas en todas las etapas de desarrollo, priorizando los basidiocarpos maduros y excluyendo aquellos ejemplares en mal estado.

Cada ejemplar fue fotografiado *in situ*, procurando capturar las características morfológicas más relevantes, tales como: láminas, estípites, píleo y estructuras efímeras, siguiendo las recomendaciones de Tullos (2008). Las fotografías se tomaron con una cámara Canon EOS 1300D y Canon EOS Rebel T7. Posteriormente, los ejemplares fueron envueltos en papel encerado y colocados en una canasta de mimbre para evitar su deterioro. En una libreta de campo se registraron las coordenadas geográficas de cada ejemplar y el número de recolecta.

6.2. Trabajo de gabinete y caracterización macroscópica

Una vez recolectados los esporomas, se registraron todas las características macroscópicas de cada ejemplar en etiquetas, siguiendo las indicaciones de Bas (1969) y Tullos (2008), como el tamaño (en mm) y la forma de cada una de las estructuras (píleo, láminas, lamélulas, estípites, contexto, velo parcial, velo universal y bulbo). Además, se documentó la variación de color de las estructuras, utilizando como referencia el sistema de Munsell, utilizando la aplicación de Munsell Color Chart v.2, disponible en sistemas operativos de Android e IOS. Además se tomaron en cuenta el olor y el sabor de los ejemplares.

Finalmente, los esporomas fueron deshidratados en un deshidratador de alimentos modelo Hamilton Beach 32100A, a una temperatura de entre 45°C a 55°C, con la finalidad de preservar el DNA. Una vez deshidratados, se almacenaron en bolsas de papel estraza con su respectiva etiqueta y luego se colocaron en bolsas herméticas para evitar la humedad. Después del procesamiento de las muestras, los especímenes fueron depositados en la Colección de Hongos del Herbario MEXU del Instituto de Biología (IB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), y en la Colección Etnomicológica del Laboratorio-Taller de Procesos Bioculturales, Educación Y Sustentabilidad en la Universidad Autónoma de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH).

6.3. Trabajo de laboratorio

El trabajo de laboratorio se llevó a cabo en la UNICACH, en el Laboratorio-Taller de Procesos Bioculturales, Educación Y Sustentabilidad del Instituto de Ciencias Biológicas, y en el IB-UNAM, en los Laboratorios de sistemática molecular botánica, secuenciación genómica de la biodiversidad y la de la salud y de Micología Integral.

6.3.1. Caracterización microscópica

Para la observación microscópica, se realizaron cortes finos a mano alzada en el píleo de los basidiomas, mismos que fueron humectados con hidróxido de potasio (KOH) a una concentración del 10%, para ser posteriormente montados con la misma solución. Se utilizó un microscopio compuesto modelo OMAX M82ES10, con un aumento total de $\times 1000$, y mediante el uso de un micrómetro ocular se realizaron 30 mediciones de las siguientes estructuras microscópicas: largo y ancho de basidiosporas en vista lateral, excluyendo el apéndice hilar; longitud del basidio desde el ápice (excluyendo esterigmas) hasta el septo basal y ancho de la parte más amplia; longitud de los esterigmas desde la base hasta la punta, y ancho de la parte más ancha cercana a la base; anchura del subhimenio.

Para las técnicas de observación y los términos empleados, se siguieron los trabajos de Corner y Bas (1962). Todas las estructuras micromorfológicas relevantes para la clasificación y determinación de las especies (esporas, basidios y subhimenio) fueron analizadas, medidas y descritas de acuerdo con las indicaciones de los autores mencionados. Cada estructura fue fotografiada con ayuda del microscopio anteriormente mencionado, empleando el software el programa ScopeImage v.9.3.4.

6.3.2 Extracción y cuantificación de ADN

La extracción y cuantificación de ADN se realizó en los laboratorios de Sistemática Molecular Botánica del Instituto de Biología UNAM. Se extrajo DNA genómico con el protocolo de CTAB-SEVAG, modificado por Hernández-Navarro *et al.* (2018) y Cubero *et al.* (1999). Para ello se molieron aproximadamente 100mg de material fúngico por ejemplar con ayuda de un molino mecánico de la marca Qiagen®, modelo TissueLyser LT™ y se refrigeró a -80 °C por al menos 12 h. Posteriormente, se colocó el tejido previamente procesado en tubos de 2 mL, a los cuales se les añadió 500 µL de CTAB y 2 µL de β-mercaptoetanol, y dichos tubos se incubaron a 55 °C por 30 min en un termoblock Eppendorf®, modelo Thermomixer™, agitando los mismos de manera manual cada 10 min. Tras este procedimiento, se añadió a cada tubo 500 µL de reactivo SEVAG (cloroformo alcohol isoamílico 24:1), procurando mantener el tubo abierto para dejar escapar el gas formado por la reacción.

Después de esto, se incubaron los tubos a temperatura ambiente durante 30 min, mezclando suavemente de forma manual, para luego centrifugar a 9000 rpm por 10 min, con ayuda de una centrífuga modelo Centrifuge 5420™ de Eppendorf®: posteriormente se recuperó la fase acuosa, a la cual se le añadió isopropanol frío a una relación de 2:3 (~ 350 µL), y se incubó a -20 °C durante al menos 1 h. Tras la incubación, esta mezcla se centrifugó por 5 min a capacidad máxima, y se desechó el sobrenadante. El pellet resultante se lavó con 300 - 500 µL de etanol frío al 70%, y se centrifugó a 13000 rpm por 3 min, para retirar el sobrenadante y dejar evaporar el

etanol de la mezcla durante 5 min, con el concentrador modelo Vacufuge plus V-AL” de Eppendorf®: Aquellas muestras que aún presentaban residuos de etanol se dejaron evaporar durante 5 min más. Por último, el material genómico resultante se resuspendió en 50 µL Buffer AE (Tris-Cl-EDTA) de la marca Qiagen®.

El ADN genómico obtenido se cuantificó con ayuda de un espectrofotómetro de UV de la marca ThermoScientific®, modelo NanoDrop 2000™ y el software NanoDrop 2000 v. 1.0™ de la misma compañía. Aquellas extracciones con concentraciones elevadas de ADN genómico se diluyeron en agua ultrapura hasta una concentración de 10 ng/µL. Por último, se verificó su integridad mediante electroforesis en gel de agarosa al 1% diluida en TBE 1X (Tris-borato-EDTA y agua destilada), teñido con GelRed 1000x en DMSO de la marca Sigma-Aldrich®. Este se cargó con 3 µL de buffer de carga y 5 µL de ADN extraído por cada pozo del gel, añadiendo 8 µL de marcador de peso molecular de 100 pb de la marca 5'BIO® al inicio de cada carril de carga en el gel. Posteriormente, se dispuso en una cámara electroforética con TBE 1X, y se dejó correr a 100 voltios durante 30 min.

Tras la finalización, el gel se visualizó con un transiluminador y fotodocumentador de la marca Analytik Jena®, modelos UVP Transiluminator Analytik Jena™ y UVP MultiDoc-It Imaging System™ respectivamente. Las fotografías obtenidas se procesaron con el software VisionWorks v. 8.20™ de Analytik Jena®.

6.3.3 PCR y secuenciación de las regiones ITS y LSU rADN

La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y purificación de sus productos se efectuó en los laboratorios de Sistemática Molecular Botánica del Instituto de Biología de la UNAM. Esta se utilizó para amplificar las regiones ITS y LSU rADN, dado que dichos genes han sido ampliamente utilizados para estudios contemporáneos de sistemática molecular de especies del género a examinar (Cui *et al.*, 2018; Codjia *et al.*, 2023; Varga *et al.*, 2024). Los *primers forward* (Fwd) y *reverse* (Rv) empleados

para obtener estas regiones fueron los siguientes: ITS1F e ITS4B para la región ITS (Gardes y Bruns, 1993); LR0R y LR5 para LSU (Vigalys y Hester, 1990).

Las reacciones de PCR se efectuaron con una *master mix* de 20 µL por reacción, misma que contuvo los reactivos mostrados en el Cuadro 10, preparándose en el orden de aparición señalado.

Cuadro 10. Fórmula de la *master mix* para la PCR de las regiones ITS y LSU del DNA fúngico.

Reactivo	Volumen por reacción (µL)
Agua libre de nucleasas	7.0
Primer Fwd (10 µM) [ITS1F, LR0R]	0.5
Primer Rv (10 µM) [ITS4B, LR5]	0.5
Easy PCR mix	10.0
DNA	2.0
Total	20.0

Las amplificaciones de los loci se efectuaron con ayuda de un termociclador modelo Veriti™ de la marca Applied Biosystems®, empleando un protocolo único para la los *primers* de las regiones ITS y LSU (Gardes y Bruns, 1993; Vigalys y Hester, 1990). El protocolo compartido para las regiones ITS y LSU consistió en los siguientes (Figura 6) 35 ciclos sucesivos de 95 °C durante 1 min para la desnaturalización inicial y 15 seg para la desnaturalización; 51 °C por 15 seg para el alineamiento; 72 °C por 30 seg para iniciar la elongación y 7 min para la elongación final; 4 °C por tiempo indefinido para la preservación del producto resultante.

Los productos obtenidos tras la PCR se observaron en gel de agarosa al 1% diluida en TBE 1X (Tris-borato-EDTA y agua destilada), teñido con GelRed 1000x en DMSO de la marca Sigma-Aldrich®. Este se cargó con 5 µL de producto de PCR por cada pozo del gel, añadiendo 5 µL de marcador de peso molecular de 100 pb de la marca 5'BIO® al inicio de cada carril de carga en el gel. Posteriormente, se dispuso en una cámara electroforética con TBE 1X, y se dejó correr a 100 volts durante 30 min. Tras la finalización, el gel se visualizó con un transiluminador y fotodocumentador de la marca Analytik Jena®, modelos “UVP Transiluminator Analytik Jena™” y “UVP MultiDoc-It Imaging System™” respectivamente. Las fotografías obtenidas se procesaron con el software VisionWorks v. 8.20™ de Analytik Jena®.

Aquellos productos que tuvieron una amplificación óptima fueron purificados por limpieza enzimática de cebadores y dímeros de ADN, con ayuda del reactivo USB ExoSAP IT PCR Product Cleanup™ de ThermoFisher Scientific. Para ello se diluyó el reactivo anterior en agua ultrapura en proporción 1:1, y posteriormente se prepararon tubos con 3 µL de reactivo ExoSAP diluido y 4 µL de producto de PCR, y los mismos fueron sometidos al siguiente protocolo de termociclado: 45 min a 37 °C, 15 min a 80 °C y 4 °C por tiempo indefinido para la preservación del producto resultante (Figura 7).

Tras la purificación, los productos de PCR resultantes fueron secuenciados en el Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la salud del Instituto de Biología de la UNAM, con un equipo de lectura de secuencias de la marca Applied Biosystems®, modelo ABI 3100™, obteniéndose dos secuencias por muestra; una para el primer Fwd y otra para el Rv. Las secuencias Fwd y Rv obtenidas por cada muestra fueron analizadas, editadas y ensambladas manualmente con el software *Geneious prime* v.2019.0.4. (Kearse *et al.*, 2012), ensamblando con valor de 60% de similitud entre las secuencias (Alvarez-Manjarrez, 2014).

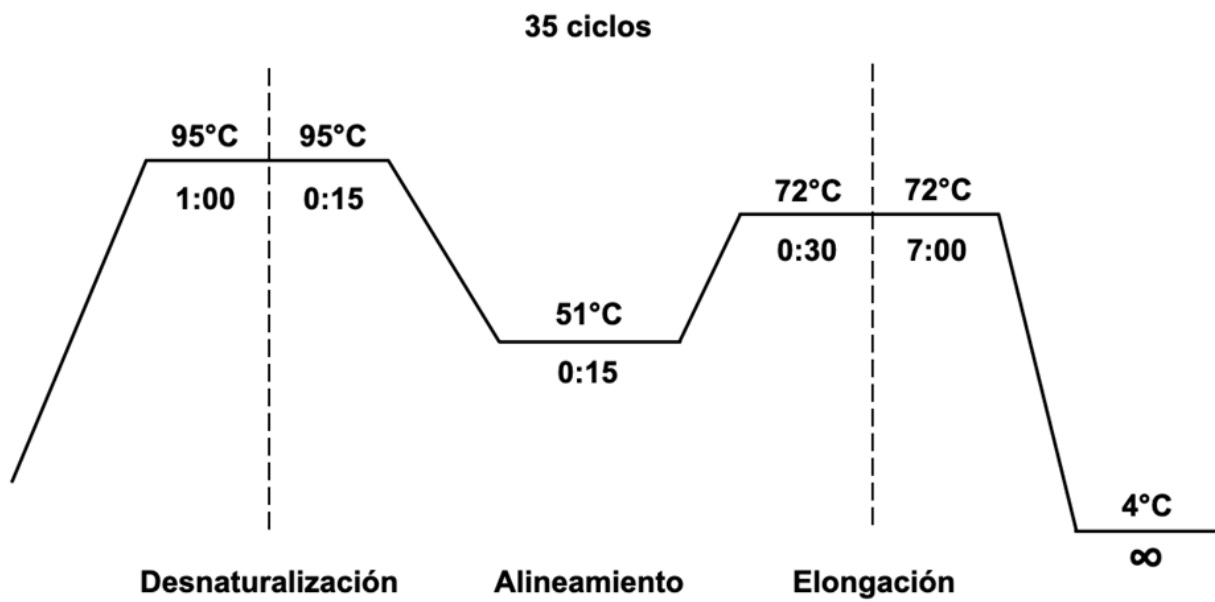


Figura 6. Programa de PCR para la amplificación de las regiones ITS y LSU del material genómico extraído.

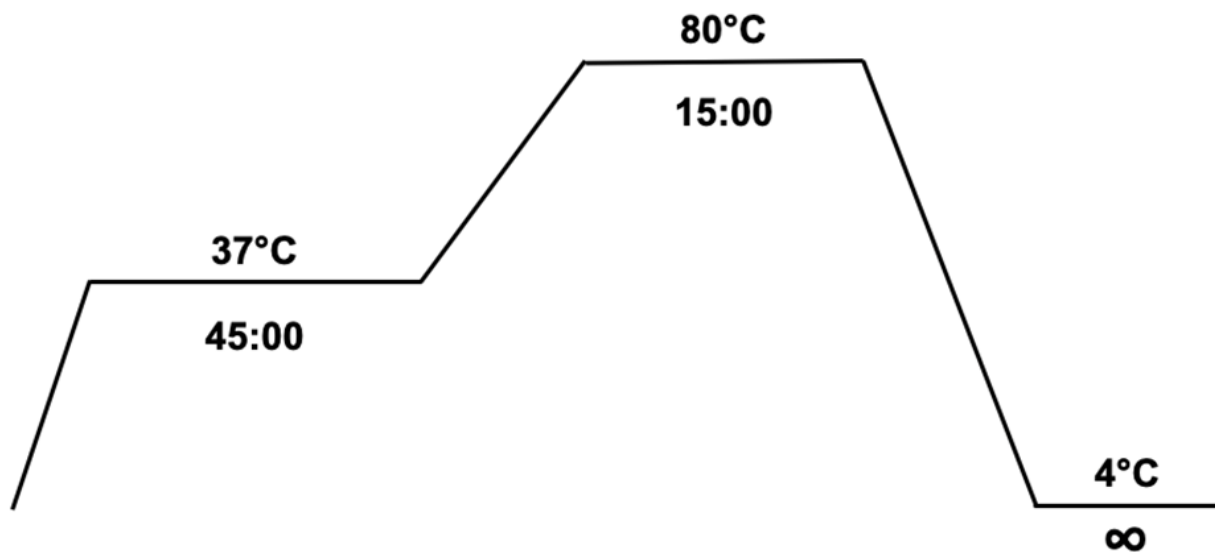


Figura 7. Programa de termociclado para la purificación de productos de PCR con USB ExoSAP IT PCR Product Cleanup™.

Finalmente, las secuencias obtenidas se compararon mediante el algoritmo BLASTn, con la finalidad de hallar la similitud con secuencias previamente depositadas.

6.3.4. Conjuntos de datos y alineamientos de secuencias

Para los análisis filogenéticos se elaboraron matrices de secuencias de nrITS y nrLSU especies de *Amanita* de la sección *Vaginatae*, basándose en los artículos de Codjia *et al.* (2023) y Varga *et al.* (2024). Se utilizaron secuencias de la sección *Caesareae* de *Amanita* para fungir como grupo hermano del grupo interno, y del género *Limacella* como grupo externo, mismas que fueron obtenidas directamente del repositorio internacional de GenBank (Sayers *et al.*, 2024). En total se incluyeron 112 secuencias de ITS y 76 de LSU (Cuadro 11 de anexos), priorizando aquellas marcadas como tipo-voucher con identificación a nivel de especie. También se incorporaron secuencias sin identificación a nivel de especie que se recuperaron como parte del clado correspondiente. Los conjuntos de datos resultantes se alinearon utilizando el servidor en línea de MAFFT versión 7, aplicando el algoritmo E-INS-i para la estrategia de refinamiento, manteniendo el resto de los parámetros por defecto (Katoh *et al.* 2017).

La curación de las secuencias se realizó utilizando diferentes softwares según el marcador genético. Para las secuencias de LSU se empleó el programa Gblocks (Dereeper *et al.*, 2008; Castresana, 2000) mediante el cual, de un total de 1558 caracteres, se recuperaron 769 (54%). Para las secuencias ITS la curación de datos se realizó manualmente en el programa Mesquite versión 3.81 (Maddison y Maddison, 2003), con el cual de un total de 2292 posiciones iniciales se conservaron 1163. Una vez realizada la curación de los datos, se procedió a realizar una única matriz concatenada, a partir de las matrices únicas ITS y LSU, con ayuda de Mesquite, obteniendo una matriz combinada de 112 secuencias y 1993 caracteres.

6.3.5. Selección de modelos de sustitución

Previo a la realización de los análisis filogenéticos, los alineamientos curados de ITS y LSU fueron convertidos al formato Phylip y cargados en la plataforma CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2015), donde para cada marcador se evaluaron los modelos de evolución molecular utilizando el programa jModelTest 2.0 (Santorum *et al.*, 2014), con el fin de identificar el modelo más adecuado que se ajustara a los patrones de sustitución nucleotídica de cada gen, bajo los estadísticos siguientes: Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike, 1974, 1998), Akaike corregido (AICc) (Hurvich y Tsai, 1989), Criterio Bayesiano de Información (BIC) (Schwarz, 1978) y enfoque de teoría de decisión (Decision Theory) (Minin *et al.*, 2003).

En función de los resultados obtenidos y de los objetivos específicos del estudio, se seleccionaron los modelos de sustitución de TIM1+I+G para LSU y el modelo HKY+I+G para ITS, los cuales fueron posteriormente utilizados en las especificaciones de los análisis filogenéticos.

6.3.6. Análisis Filogenéticos

Los análisis filogenéticos se realizaron bajo aproximaciones de máxima verosimilitud (ML) e inferencia bayesiana (IB). Para el análisis ML, utilizó el software de IQTREE v.2.1, seleccionando 1,000 réplicas de remuestreo de bootstrap ultrarápido, y el resto de los parámetros se mantuvieron por defecto. El análisis de IB se ejecutó en Mr. Bayes v.3.2.7 (Ronquist *et al.* 2012), mediante la plataforma CIPRES (Miller *et al.*, 2015). El bloque de información para la matriz incluyó dos ejecuciones simultáneas con cuatro Cadenas Markovianas de Monte Carlo, siendo dos de ellas frías y dos calientes. La temperatura fue establecida en 0.2, y se definió un tiempo de corrida de 10 millones de generaciones (desviación estándar ≤ 0.1) con árboles muestreados cada 1,000 generaciones. Las dos ejecuciones bayesianas simultáneas continuaron hasta que se cumplieron los parámetros de convergencia y la desviación estándar cayó

por debajo de 0.0001 después de 10 millones de generaciones. Posterior a esto, se verificó mezclado y convergencia de las corridas simultáneas con Tracer v.1.7.2 (Rambaut, 2018).

Finalmente, los árboles resultantes fueron visualizados en el software FigTree V1.4.4 (Rambaut, 2018) y se seleccionó la topología inferida por ML para edición, utilizando para ello el software de Inkscape V1.3.2, incluyendo en dicho filograma valores de soporte correspondientes de ML e IB.

6.4 Mapa de distribución

Para el mapeo de distribución de la especie de estudio, se tomaron en cuenta las localidades recuperadas en el presente estudio, así como también registros realizados en inventarios y bases de datos que contarán con secuencias que confirmaran la identificación (BioGator. S.d; Crous *et al.*, 2020; Atlas del Suelo de México, *en prensa.*). A partir de la información obtenida, se recopilaron las coordenadas geográficas con el fin de construir una base de datos de las localidades.

Para tener un contexto espacial de la distribución de la especie, se descargaron capas vectoriales shapefiles, correspondientes a las provincias fisiográficas del Neotrópico, de acuerdo con las propuestas Wiken *et al.*, (2011) y Morrone *et al.* (2022). Finalmente, la elaboración y edición del mapa se realizó utilizando el software QGIS versión 3.22.

VII. RESULTADOS

7.1 Taxonomía

Amanita domingensis var. *domingensis* Angelini & Vizzini (Autonimo)

Con el establecimiento de una nueva variedad dentro de la especie, se reconoce la variedad nominotípica *A. domingensis* var. *domingensis*. La variedad autónoma de *Amanita domingensis* conserva la circunscripción original propuesta por Angelini y Vizzini en Crous *et al.* (2020), la cual corresponde al taxón que incluye al espécimen tipo original de Voucher: JBSD-130784. Genbank: 837379.

Amanita domingensis var. *gymnopodiae* Rivera-Sánchez, Cruz-Campuzano & Perez-Ovando, var. nov. Figura 8-9.

Tipificación: MÉXICO, CHIAPAS: Municipio de Tuxtla Gutiérrez, zona de amortiguamiento de la Zona Sujeta a Conservación Ecológica (ZSCE) “Cerro Mactumatza”, entrada a un costado del cristo de copoya, 16° 42' 06" N, 93° 03' 20" O, altitud: 871 m.s.n.m., 06 de septiembre de 2022, encontrado bajo ejemplares de *Gymnopodium floribundum*, recolectado por Cruz-Campuzano, E (Holotipo: EACC, 2022-110).

Etimología: En referencia al ecosistema donde ocurre este taxon “de *Gymnopodium*”

Diagnosis: Basidiomas completamente blanquecinos, pileo de 40-64 mm de diámetro y estípite de hasta 168 mm de altura; Esporas de 9.5–12.5 [L] × 8.5–10 [A], µm, Basidios 38–53 [L] × 12–15 [A] µm, claviformes, predominantemente tetraspóricos; Subhimenio cúbico 6-9(-11) µm de diámetro.

Descripción: Píleo de 40-64(-75) mm de diámetro, campanulado, posteriormente convexo, finalmente plano convexo, deprimido en el centro en la madurez, con un umbón poco prominente al centro, margen estriado-surcado de hasta

14 de radio; superficie glabra, ligeramente brillante, húmeda a subviscosa, a veces aceitosa, de color blanco, con algunos parches membranosos blanquecinos, algo gruesos (aprox 1mm) (Fig. 10). **Láminas:** Juntas, libres, anchas, borde pruinoso, de 5-8 mm de ancho, lamélulas truncadas de longitud variable; color blanco, luego blanco-amarillentas y finalmente marrón-amarillentas en estadio avanzado. **Estípite:** De 90-140(-168) [L] x (5-)9-10(-11.5) [A] mm, de unión central al pileo, cilíndrico, recto a ligeramente sinuoso, superficie blanca cubierta de fibrillas blanco-grisáceas friables, base sub bulbosa, consistencia carnosa-fibrosa, contexto hueco de color blanco; anillo ausente. **Volva:** más o menos circuncisil, friable, de color blanco.

Esporas: (8.5-)9.5–12.5(-13) [L] x (8-)8.5–10(-11) [A] μm , $Q=1-1.4$ (promedio: $11.31 \times 9.1 \mu\text{m}$, $Q_m = 1.24$), Mayormente elipsoides y rara vez oblongas, pared delgada, contienen una gran gotula lipídica al centro, hialinas en KOH 10%, inamiloides. **Basidios:** (36-)38–53(-61) [L] x (11.3-)12–15(-16) [A] μm , claviformes, mayormente tetrasporicos, aun que a veces trisporicos o bisporicos con esterigmas de 2 a 5.5 μm de largo (Fig. 9). **Subhimenio:** Células cúbico-multifacéticas de 6-9(-11) μm de diámetro. **Olor y Sabor:** No distintivo.

Hábito y Hábitat: Ejemplares solitarios o dispersos, creciendo en bosques caducifolios como posible ectomicorrícico (Probablemente asociado con *Gymnopodium floribundum*). Fructifica de julio a septiembre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. **CHIAPAS:** Tuxtla Gutiérrez, zona de amortiguamiento de la ZSCE “Cerro Mactumatza”, localidades de Copoya y Rancho Guadalupe, terrícola bajo árboles de *Gymnopodium floribundum* (“nangaño”): Copoya, 7 de septiembre de 2022, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2022-110; 10 de julio de 2023, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2023-116; 20 de julio de 2023, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2023-42; 25 de julio de 2023, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2023-66; 5 de septiembre de 2023, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2023-85; 3 de julio de 2024, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2024-66; 15 de julio de 2024, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2024-76; 15 de julio

de 2024, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2025-02; 15 de julio de 2024, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2025-12; 25 de julio de 2024, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2025-23; 3 de julio de 2025, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2024-12; 10 de julio de 2025, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2024-56. Rancho Guadalupe, 5 de julio de 2025, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2024-207; 14 de septiembre de 2024, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2025-26. Chiapa de Corzo, Carrillo Puerto, terrícola bajo *Gymnopodium floribundum*, 8 de julio de 2022, Cruz-Campuzano E.A.C.C. 2022-SN. 12 de septiembre de 2025, Rivera-Sánchez A.S.R.S. 01-25; septiembre de 2025, Tuxtla Gutiérrez, 18 de agosto de 2025, Rivera-Sánchez A.S.R.S. 022-25. Berriozábal, 16°48'09" N, 93°13'28" O, 774 m s.n.m.,

Notas taxonómicas:

Amanita domingensis var. *gymnopodiae*, presenta diferencias morfológicas con respecto a la descripción original de *Amanita domingensis* segun Crous *et al.* (2020), Macromorfológicamente la variedad *gymnopodiae* se distingue por su pileo completamente blanco, el cual contrasta con el píleo gris cenizo característico de la variedad típica. Las diferencias del diámetro del píleo entre ambas variedades son prácticamente nulas (Cuadro 12), la disimilitud principal más relevante se observa en el estípite, el cual es casi el doble de largo en la variedad *gymnopodiae*, en ambas variedades el estípite es de color blanco; sin embargo, en los ejemplares mexicanos es mas palido, es posible que este aspecto se deba a la falta de coloración en la ornamentación que presenta esta estructura, el cual en la variedad *domingensis* es de color gris cenizo.

Las comparaciones micromorfológicas marcan diferencias únicamente en el tamaño de las estructuras: las esporas de la variedad *gymnopodiae* se encuentran dentro del intervalo reportado por Crous *et al.*, (2020). No obstante, el valor Q del material revisado en este trabajo es ligeramente menor. Los basidios de la variedad *gymnopodiae* son considerablemente más largos. Finalmente, las células del subhimenio en el material examinado son hasta cinco veces más pequeñas en diámetro en comparación con lo descrito para la variedad típica (Cuadro 12).

Amanita domingensis var. *gymnopodiae*, presenta ciertas similitudes morfológicas con *Amanita yucatanensis* Guzmán, particularmente en la coloración del basidioma. Sin embargo, las medidas macromorfológicas reportadas por Guzmán (1982), proporcionan datos poco informativos, tanto para el píleo como para el estípite, lo que dificulta una comparación macromorfológica detallada (Cuadro 12). Las coincidencias entre ambos taxones se observan a nivel microscópico, ya que las esporas de ambas especies coinciden en rango de medidas y forma de las estructuras. En cuanto a los basidios, aunque existen ligeras diferencias en los rangos de medida, estos son comparables entre ambos taxones (Cuadro 12). Guzmán (1982) no reporta medidas para las células del subhimenio.

Cuadro 12. Comparación de caracteres de *Amanita domingensis* var. *gymnopodiae*

Estructura	<i>A. domingensis</i> var. <i>gymnopodiae</i>	<i>A. domingensis</i> var. <i>domingensis</i>	<i>A. yucatanensis</i>
Pileo	40-64(-75) mm	(45-)55-60(-85) mm	25 mm
Estípite	[90-140(-168) (L) x (5-)9-10(-11.5) (A)] mm	[80-100(L) x 7-9(A)] mm	[12 (L) x 5 (A)] mm
Espora	[(8.5-)9.5-12.5(-14) (L) x (8-)8.5-10(-11) (A)] µm, Q=1-1.44 (promedio 11.31 x 9.1 µm, Qm =1.24)	[(10-)11-12(-13,5) (L) x 8-9 (A)] µm (promedio 11,4 x 8,5 µm, Qm = 1,35)	[(7.5-)9-12(12.7) (L) x (7.1-)8.2-9(-10.5) (A)] µm Q no reportado
Basidio	[(36-)38-53(-61) (L) x (11.3-)12-15(-16) (A)] µm	[30-50 (L) x 13-15 (A)] µm	[42-54 (L) x 10.5-13.5 (A)] µm
Subhimenio	6-9(-11) µm	50 µm	----

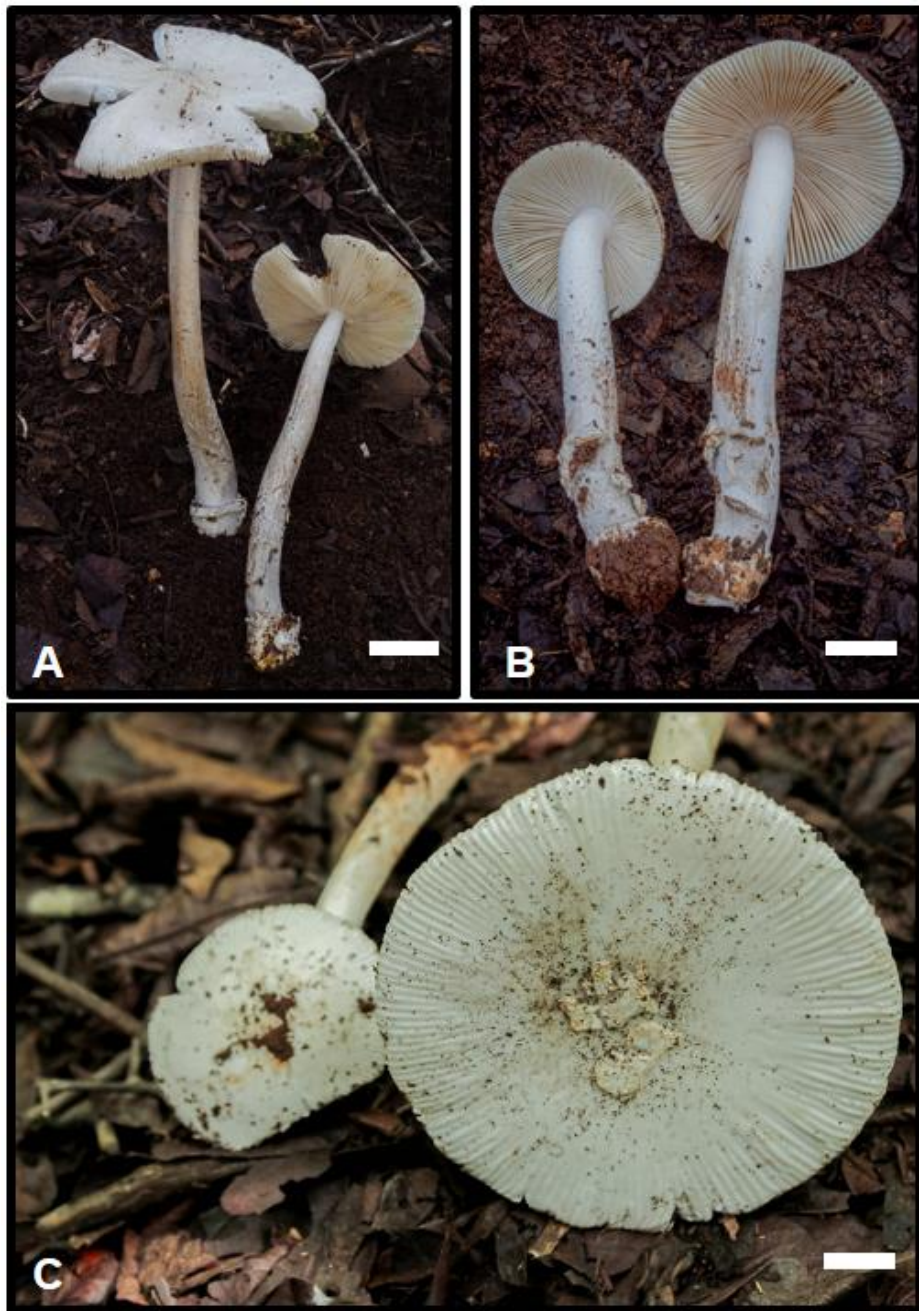


Figura 8. *A. domingensis* var. *gymnopodiae*. A) Vista general del cuerpo fructífero; B) Vista enfocada en láminas, estípite y volva; C) Vista enfocada del pileo y sus estructuras como estrías, surcos y escamas; Escala= 10 mm. Fotos de Cruz-Campuzano (A, B) y Estrada-Avendaño (C).

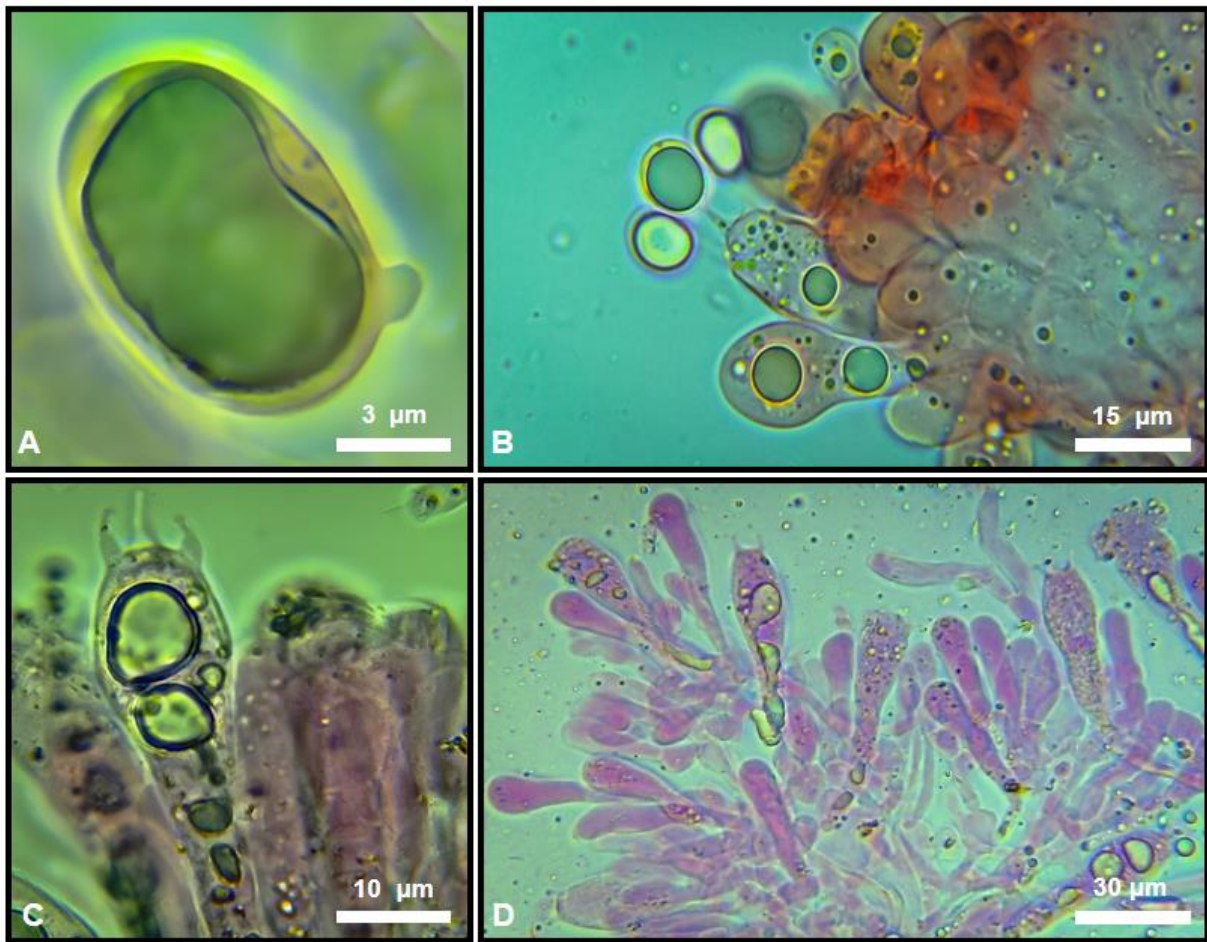


Figura 9. Estructuras microscópicas de *A. domingensis* var. *gymnopodiae*, A) Basidiospora; B) Basidio conteniendo esporas; C) Basidio; D) Basidios, basidiolos y células cúbicas del subhimenio.

Amanita domingensis var. *domingensis* presenta similitudes micromorfológicas con otras especies neotropicales de *Amanita*, particularmente con *A. antillana* y *A. arenicola*, aun que en macroscopia y ecología difieren, comparten rangos morfométricos parcialmente traslapados en caracteres microscópicos que pueden causar confusión al momento de identificar. En *A. domingensis* var. *domingensis* las esporas miden $11\text{--}12 \times 8\text{--}9 \mu\text{m}$, los basidios $30\text{--}50 \times 13\text{--}15 \mu\text{m}$ y el subhimenio alcanza aproximadamente $50 \mu\text{m}$ de ancho. Por su parte *Amanita antillana*, según Crous *et al.* (2020) comparte dimensiones esporales similares ($10\text{--}13 \times 7\text{--}11 \mu\text{m}$) y

basidios de tamaño comparable ($42\text{--}54 \times 10\text{--}13 \mu\text{m}$). Sin embargo, *A. antillana* difiere por presentar un subhimenio considerablemente más delgado, con un ancho de $19\text{--}25 \mu\text{m}$, en contraste con el subhimenio más grande observado en *A. domingensis* var. *domingensis*.

Amanita arenicola, según Miller *et al.*, (2000) presenta esporas de $9\text{--}12.5 \times 7\text{--}10 \mu\text{m}$ y basidios de $35\text{--}55 \times 12\text{--}14 \mu\text{m}$, dimensiones que también se superponen parcialmente con las observadas en *A. domingensis* var. *domingensis*.

7.2 Similitud intraespecífica

Las comparaciones BLAST-N de las secuencias generadas en este estudio contra la base de datos de nucleótidos del NCBI mostraron que las secuencias de la región ITS presentaron coincidencias superiores al 99% con seis secuencias etiquetadas como *A. domingensis*. La mayor similitud se observó con un ejemplar procedente de Florida, Estados Unidos (voucher iNaturalist 6145110), con el cual se obtuvo una coincidencia del 100%. Asimismo, se registraron similitudes del 99.83% y 99.65% con secuencias correspondientes al material tipo de la especie JBSD130784 y al ejemplar JBSD130785, respectivamente. Por otra parte, se observó una similitud del 99.11% con la secuencia del ejemplar JBSD130786, todos estos procedentes de ejemplares de República Dominicana.

La secuencia ambiental incluida en el análisis también mostró una alta afinidad con *A. domingensis*, coincidiendo con seis secuencias previamente depositadas para la especie. En particular, presentó una similitud del 100% con las secuencias correspondientes al ejemplar tipo JBSD130784, así como con los ejemplares RET 692-4, JBSD130784 y JBSD130785. Además, mostró una similitud del 99.81% con el ejemplar de Florida INAT61451110, y del 98.88% con el ejemplar JBSD130786. En el caso de la región LSU, las secuencias obtenidas mostraron una similitud del 99.56%

con la secuencia tipo de *A. domingensis* y del 99.67% con la secuencia correspondiente al ejemplar JBSD130785.

7.3 Filogenia

Los análisis filogenéticos recuperaron a las secuencias generadas en este estudio dentro del clado de *Amanita domingensis*. Los ejemplares analizados formaron un grupo monofilético junto con secuencias previamente reportadas para la especie, incluyendo aquellas correspondientes al material tipo y otros ejemplares registrados previamente en Florida, Estados Unidos. Este clado se recuperó con valores máximos de soporte estadístico (BS/BPP: 100/1), lo que indica una fuerte evidencia filogenética para la afinidad de los ejemplares estudiados con *A. domingensis* (Figura 10).

7.4 Distribución

Los registros formales de la especie corresponden al artículo donde fue descrita, quienes documentaron la especie en República Dominicana, constituyendo el primer registro confirmado del taxón. Adicionalmente, existen registros basados en secuencias y observaciones provenientes de Florida, Estados Unidos, localizados en las costas de ese estado; sin embargo, estos corresponden hasta el momento a observaciones informales. En México, la presencia de *A. domingensis* es documentada por primera vez en este trabajo en los estados de Yucatán y Chiapas (Figura 11).

Amanita domingensis presenta una distribución neotropical, en conjunto, los datos disponibles indican que el taxón se distribuye en las islas del Caribe, las planicies costeras de Florida, la provincia veracruzana y la Península de Yucatán, dentro de un contexto biogeográfico predominantemente tropical. Los ejemplares analizados en este estudio representan poblaciones localizadas en la periferia occidental del rango de distribución actualmente conocido para la especie (Figura 11).

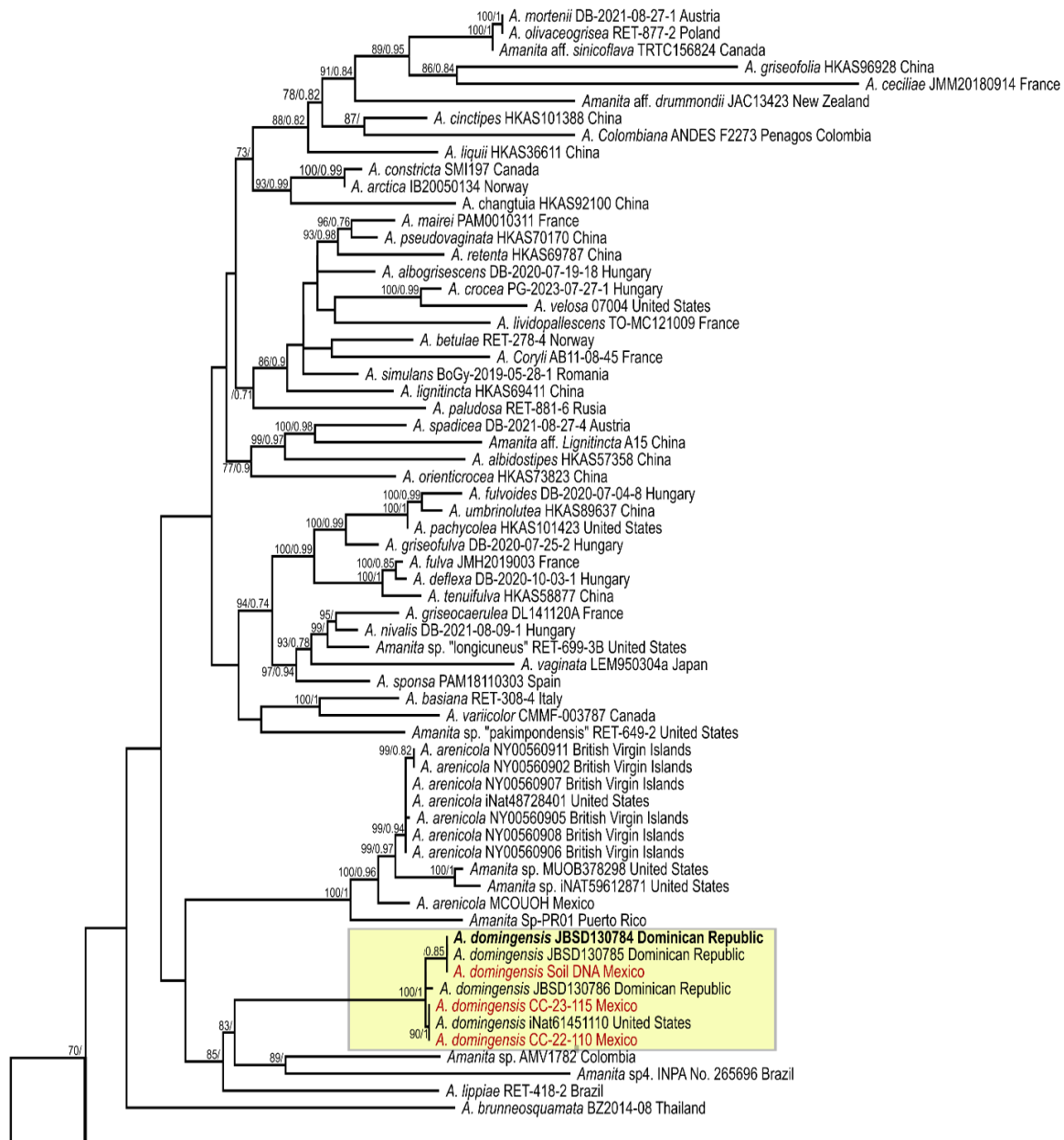


Figura 10. Filograma de la sección *Vaginatae* obtenida por máxima verosimilitud (ML), inferido a partir de 2 loci (ITS, LSU). El clado de *A. domingensis* se muestra en el recuadro amarillo, con negritas para la secuencia tipo de la especie, y rojo para las secuencias generadas para este estudio. Los valores bootstrap de ML ($\leq 70\%$) y las probabilidades posteriores de IB (≤ 0.7), se en los nodos.

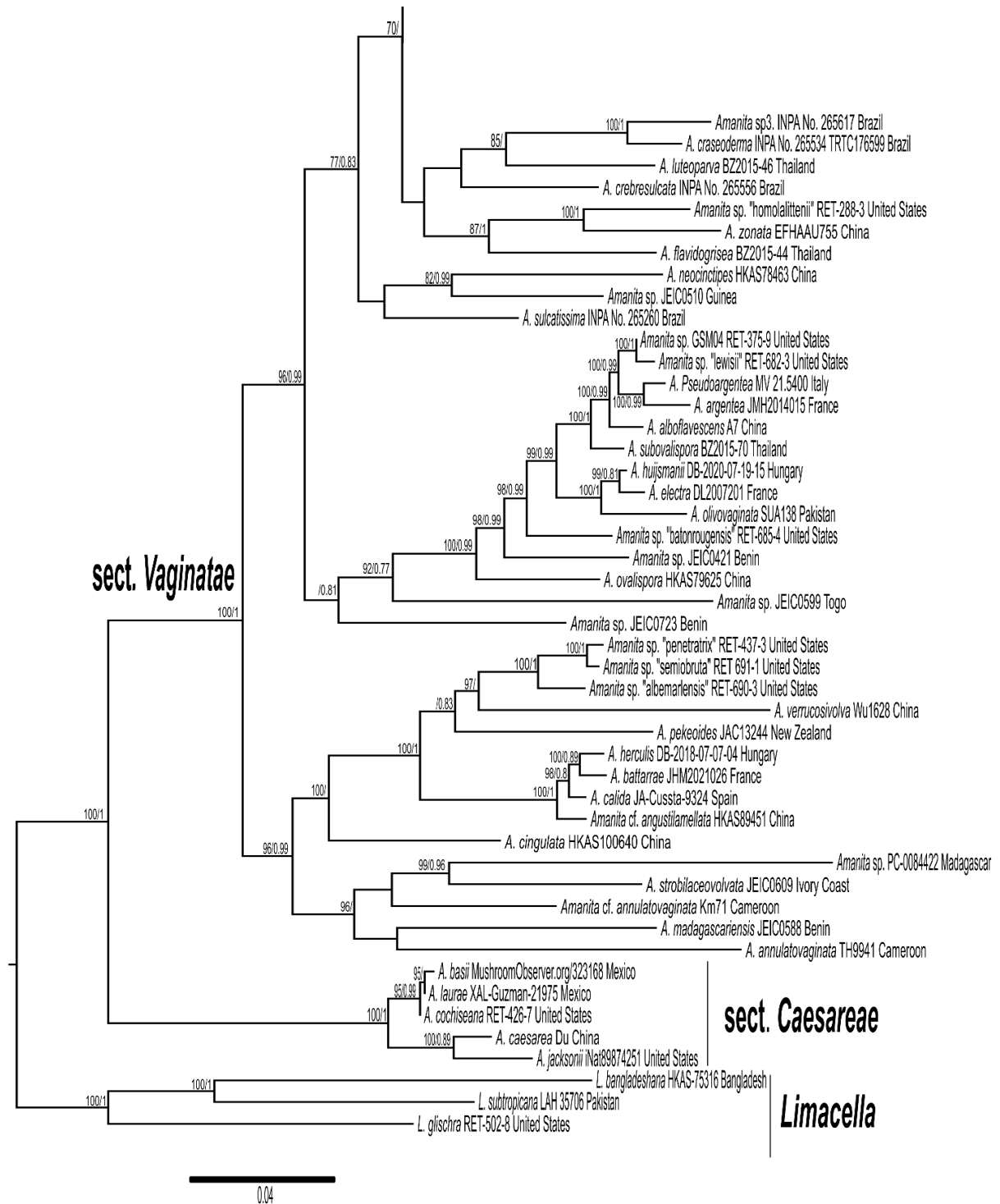


Figura 10. Continuación

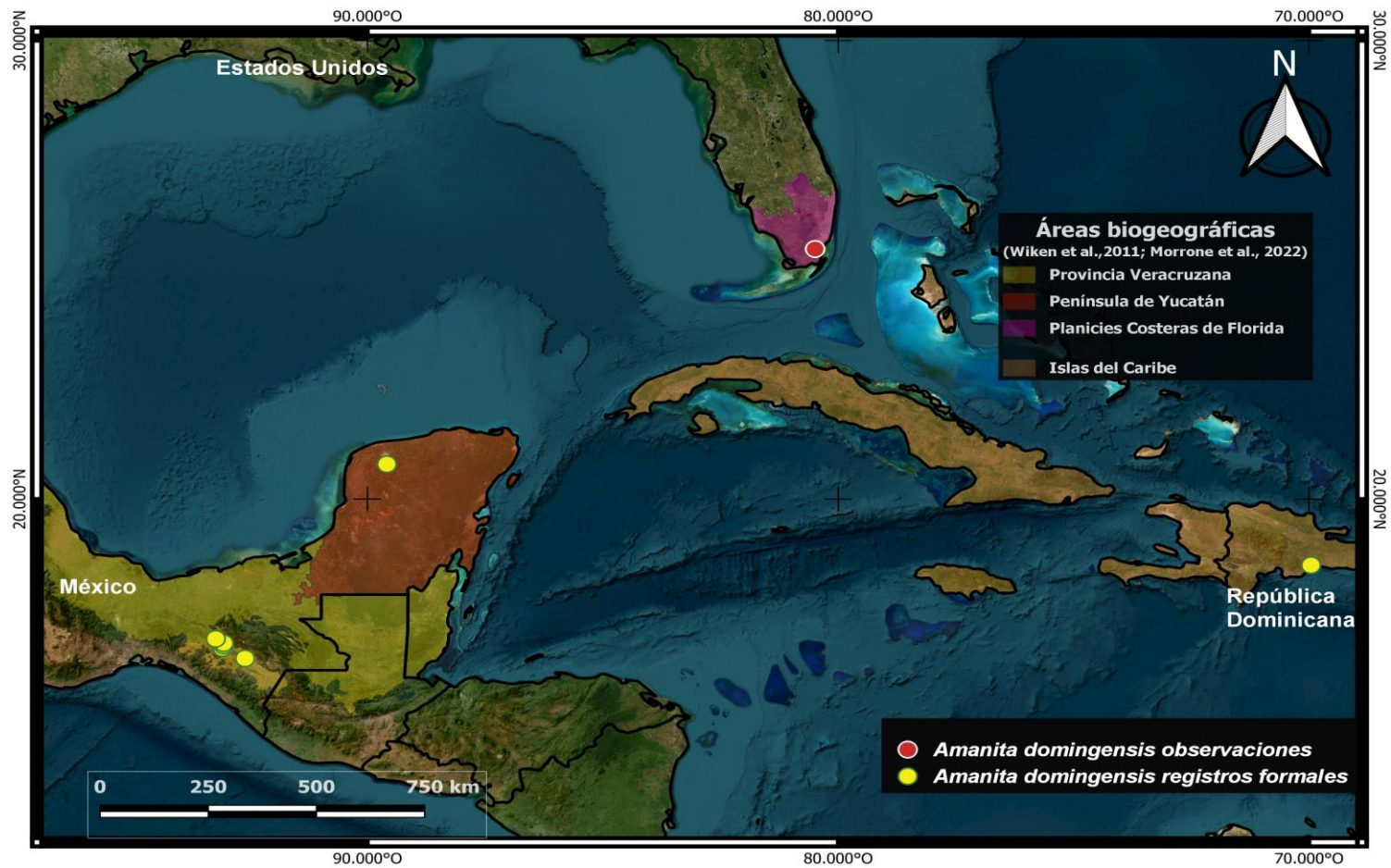


Figura 11. Mapa de distribución de *Amanita domin*

VIII. DISCUSIÓN

La incertidumbre taxonómica es un fenómeno documentado en diversos linajes de hongos, entre ellos, el género *Amanita* (Cui *et al.*, 2018; Janowski y Leski, 2022). Esta problemática se debe mayormente a que los caracteres morfológicos pueden ser controvertidos debido a sus limitaciones, sobre todo tomando en cuenta fenómenos como la especiación críptica, y la plasticidad fenotípica (Raja *et al.*, 2017; Ekanayaka *et al.*, 2025). Estos fenómenos complican la identificación de especies basada únicamente en la morfología, generando ambigüedades en la determinación taxonómica (Ekanayaka *et al.*, 2025).

En este contexto, las herramientas filogenéticas moleculares son los únicos métodos rápidos, confiables y eficientes para enfrentar los problemas taxonómicos causados por las especies crípticas (Jörger y Schrödl, 2013; Korshunova *et al.*, 2019). Esto es aplicable nuevamente al concepto de plasticidad fenotípica. Las herramientas filogenéticas moleculares reconocen claramente los diferentes fenotipos influenciados por el ambiente en la misma especie, de diferencias genéticamente sustentadas (Ekanayaka *et al.*, 2025)

Como se observa en este estudio, los análisis permitieron confirmar la identidad específica del material examinado, relacionando los ejemplares de estudio en el clado de *A. domingensis*, pese a las diferencias observadas con respecto a la descripción original de Crous *et al.* (2020). Las variaciones morfológicas observadas, particularmente relacionados con tamaño de estructuras y coloración del basidioma, se interpretan como un caso de plasticidad fenotípica.

8.1 Plasticidad fenotípica en *Amanita domingensis*

El ruido fenotípico o también conocido como plasticidad fenotípica, se refiere a las variaciones en un fenotipo desarrollado por un genotipo individual (West-Eberhard,

2008). Este concepto describe la manera en la que el ambiente ejerce un efecto sobre la expresión génica y luego cómo los fenotipos varían según las condiciones ambientales (West-Eberhard, 2008; Levin, 2013). En el ámbito taxonómico, este fenómeno ya representa un problema, debido a que a una sola especie se le pueden dar diferentes nombres.

Amanita domingensis es un ejemplo ilustrativo de este fenómeno. El concepto original de la especie propuesta por Crous *et al.*, (2020), presenta diferencias morfológicas con respecto a los ejemplares analizados de este estudio, y también con los ejemplares reportados por Franck en Florida (Biogator, s.d) (Figura 13 de anexos). Los ejemplares floridanos exhiben lo que se puede catalogar como variaciones leves (Frank, 2020), principalmente en la coloración, siendo más afines a los ejemplares analizados de este estudio, en la ausencia del color grisáceo característico de la especie, mientras que, en otros rasgos, como el tamaño general, muestran mayor similitud con los especímenes reportados de República Dominicana. No obstante, la ausencia de una descripción morfológica estructurada en dichos registros limita una comparación detallada con los ejemplares mexicanos y los caribeños.

Las causas que expliquen las variaciones morfológicas de la especie aún no son esclarecidas. Sin embargo, se ha señalado que factores como el nicho ecológico y la distribución geográfica ejercen una influencia significativa sobre la expresión fenotípica en las especies (Ekanayaka *et al.*, 2025). En el caso de los hongos ectomicorrizógenos, el huésped vegetal representa un factor adicional de gran relevancia. La asociación ectomicorrízica promueve la expresión de genes tanto del hongo como de la planta involucrados, lo que se vería expresado en cambios tanto fisiológicos como morfológicos (Peintner *et al.*, 2019; Carrillo-Saucedo *et al.*, 2022). En consecuencia, la misma especie puede tener fenotipos diferentes al asociarse con huéspedes diferentes (Ekanayaka *et al.*, 2025).

El aspecto de la influencia del huésped vegetal resulta particularmente relevante para *A. domingensis*. Tanto Crous *et al.*, (2020) como Alan frank (Biogator, s.d), reportan a la especie asociada con *Coccoloba diversifolia*, lo que podría explicar la mayor similitud morfológica entre los ejemplares caribeños y floridanos, sugiriendo que las variaciones observadas en dichos casos responden principalmente a factores ambientales. En contraste, los ejemplares mexicanos han sido registrados bajo *Gymnopodium floribundum*. Aunque la asociación ectomicorrízica específica aún no ha sido demostrada formalmente, existe evidencia que respalda el carácter ectomicorrizógeno de la especie vegetal (Bandala y Montoya, 2015; Uitzil-Colli, 2019; Lopez *et al.*, 2019; Guzman-Davalos *et al.*, 2020; Colli *et al.*, 2021). Este posible cambio de huésped, en conjunto con las condiciones particulares del nicho ecológico, podría explicar la variación morfológica más marcada observada en los ejemplares mexicanos.

8.2 Aspectos genéticos del albinismo en *Amanita*

En el género *Amanita*, se han documentado en repetidas ocasiones casos de albinismo en distintas especies, que usualmente son reconocidas como taxones infra-específicos a nivel de variedad o forma. Algunos ejemplos de lo anterior pueden encontrarse en *Amanita alboumbelliformis*, *Amanita vaginata* var. *alba*, *Amanita fulva* var. *alba*, *Amanita spissa* var. *alba*, *Amanita microspora*, *Amanita chrysoblema*, *Amanita paelongipes*, *Amanita albida*, *Amanita calyptra* var. *alba*, *Amanita chepangiana*, *Amanita tuza*, *Amanita muscaria* var. *alba*, *Amanita rubescens* f. *alba*, *Amanita proxima*, *Amanita phalloides* var. *alba*, *Amanita pantherina* f. *albida*, *Amanita citrina* f. *alba*, y *Amanita bulbosa* var. *alba* en otras (Curreli y Orrù, 1987; Neville y Poumarat, 2004; Gonou-Zagou y Delivorias, 2011; Cui *et al.*, 2018; Varga *et al.*, 2024). No obstante, las causas de este fenómeno no han sido claramente explicadas para HECM. Neville y Poumarat, (2004) mencionan que podría deberse a variabilidad genética, aunque no profundizan en los mecanismos involucrados.

Aun que por otra parte el contexto en hongos de cultivo es muy distinto, diversos estudios sugieren que el albinismo en hongos se debe principalmente a mutaciones en genes asociados con la síntesis de pigmentos. Observaciones tempranas en cultivos de *Psilocybe* indican que este rasgo puede explicarse por la segregación de un solo gen recesivo heredado de forma mendeliana, de manera similar a lo observado en plantas y animales (McKnight, 1955; Curtis, 1964). Investigaciones posteriores han relacionado el color en hongos con genes involucrados en la vía de síntesis de melanina, particularmente aquellos que codifican enzimas como la tirosinasa y otras polifenol oxidasas, incluidas lacasas (Jolivet y Arpin, 1998; Weijin *et al.*, 2013; Kawaguchi *et al.*, 2019). En este contexto, Kawaguchi *et al.* (2019) demostraron que en *Grifola frondosa* el albinismo puede originarse por una mutación en el gen *tyr2*, la cual produce una proteína no funcional; este carácter se expresa únicamente en individuos homocigotos para el alelo mutante, confirmando su naturaleza recesiva.

8.3 Distribución

Los patrones de distribución de todos los organismos están ligados a su ecología. La disponibilidad espacial y temporal de recursos, por ejemplo, agua o nutrientes, limita la distribución de las especies individuales de manera diferente, dependiendo de su demanda de estos recursos (Lomolino *et al.*, 2017). Para los HECM, se ha reconocido que múltiples factores influyen en su distribución, tales como, las propiedades del suelo como el tipo de pH. La disponibilidad de nutrientes minerales, la presencia de iones intercambiables como el calcio (Ca), así como niveles de humedad, la estructura y la estratificación del suelo (Janowski y Leski, 2022).

Aunque los factores edáficos son relevantes, estudios señalan que los HECM son notablemente resistentes frente a fluctuaciones considerables en la humedad, pH y la composición iónica del suelo. En este sentido, los factores mencionados anteriormente no suelen actuar como límites estrictos de distribución, sino más bien, suelen ser

catalogados en rangos óptimos de desarrollo donde se ha visto mayor preferencia por parte de estos organismos (Janowski y Leski, 2022).

Por otro lado, se consideran otros factores en la distribución de los hongos del suelo tales como, los límites de dispersión, los vectores de propagación (viento, animales y agua), así como por otras variables tales como el clima, la elevación y la orientación de la pendiente. No obstante, dentro de los HECM se ha observado que estos casi siempre siguen un patrón de distribución similar al de su hospedero vegetal (Janowski y Leski, 2022). Aun así, la identidad del huésped no constituye el único factor vegetal determinante, ya que se ha documentado que la edad de los árboles asociados también desempeña un papel significativo en la composición de las comunidades ectomicorrícicas. Aunque no se ha estudiado en la misma medida, se ha reportado que la edad de los árboles con los que interactúan es significativamente importante para la composición de las comunidades fúngicas ectomicorrícicas asociadas (Hagenbo *et al.*, 2018; Rudawska *et al.*, 2018).

En este sentido, *Amanita domingensis* ha sido reportada únicamente en tres países: República Dominicana (Crous *et al.*, 2020), Estados Unidos (limitada al estado de Florida) (Biogator, s.d.) y México (solamente en el sureste). Este patrón muestra una distribución disyuntiva, sin embargo, no se descarta que el taxon este presente en las zonas intermedias de las areas registradas, como se ha mencionado, en ecosistemas tropicales no montañosos, existe un considerable sesgo de muestreo de hongos, por lo que esta aparente discontinuidad refleje un vacío de exploración micologica más que una verdadera ausencia de la especie en estas zonas. A ello se suma el posible sesgo de información taxonómica con respecto a la especie, en contextos donde los estudios moleculares son limitados, es probable que la especie haya sido recolectada previamente pero determinada bajo otro nombre (Mikryukov *et al.*, 2019; Ekanayaka *et al.*, 2025).

En este contexto, conociéndose los factores que determinan la distribución de los HECM, se puede intuir que, en base a la distribución conocida de *Coccoloba diversifolia* y *Gymnopodium floribundum* reportada por Institute for Regional Conservation (s.d.) y Ancona *et al.* (2019), no se descarta que *Amanita domingensis* pueda encontrarse en otros países del Caribe, como Haití, Puerto Rico, Jamaica, Bahamas y Cuba, así como en regiones de Centroamérica, incluyendo Belice y Guatemala. Esta posible distribución estaría condicionada a la presencia de hospederos y a que las condiciones ambientales del nicho ecológico resulten favorables a las necesidades de la especie (Janowski y Leski, 2022). Asimismo, no se descarta, que en estas áreas potenciales de ocurrencia, *A. domingensis* pueda asociarse a otros taxones de PECM de la familia Polygonaceae distintos a los documentados hasta ahora.

8.3.1 Notas biogeográficas

El área de distribución de una especie corresponde a la fracción del espacio geográfico donde esta se encuentra presente e interactúa de manera no efímera con el ecosistema (Zunino y Palestrini, 1991). Bajo este marco conceptual, la distribución actualmente conocida de *Amanita domingensis* configura un patrón geográfico asociado a ambientes mayormente tropicales y subtropicales solo para su registro en Florida, Estados Unidos. Este patrón puede interpretarse a partir del concepto de nicho ecológico propuesto por Hutchinson (1957), entendido como el conjunto multidimensional de condiciones bióticas y abióticas que permiten la persistencia de una especie.

Por otra parte, los registros documentados en Chiapas representan poblaciones localizadas en la periferia occidental del rango de distribución actualmente conocido para la especie. En muchas especies, las poblaciones periféricas suelen encontrarse más aisladas y sometidas a condiciones ambientales ligeramente diferentes a las de las poblaciones centrales, lo que puede favorecer procesos de diferenciación

poblacional (Brown, 1984; Avise, 2004). Este tipo de configuraciones geográficas se ha relacionado con escenarios de dispersión o colonización peripátrica, en los cuales pequeñas poblaciones se establecen en los márgenes del área de distribución original (Bridle y Vines, 2006).

Considerando que el registro tipo de *A. domingensis* proviene de República Dominicana (Crous et al., 2020) y que los registros posteriores incluyen poblaciones de Florida y ahora del sureste de México, es posible interpretar que las poblaciones de la nueva variedad descrita por este trabajo representan una expansión periférica del rango conocido del taxón.

8.4 Justificación de la clasificación infraespecífica variedad y casos parecidos

En el contexto previamente planteado, en el presente estudio la clasificación a nivel de variedad fue establecida con base en los criterios propuestos por Lücking *et al.* (2021) para el reconocimiento de taxones infraespecíficos. Bajo este marco, el taxón estudiado se propone como una novedad a nivel de variedad, ya que en la hipótesis filogenética recuperada se encuentra anidado dentro del clado de *Amanita domingensis*, formando una politomía con las secuencias previamente conocidas de la especie.

Adicionalmente, su distribución geográfica se encuentra circunscrita dentro del rango conocido para el taxón, aunque hasta el momento las poblaciones de este estudio cuentan con una ubicación en la periferia del rango de distribución conocido para la especie, pudiéndose clasificar como peripatrada (Hardin, 1960). Asimismo, los ejemplares analizados presentan diferencias morfológicas con respecto a las características reportadas originalmente para la especie por Crous *et al.* (2020). En conjunto, estos aspectos —afinidad filogenética, distribución periférica y diferenciación morfológica— ha sido señalado por Lücking *et al.* (2021) como criterios relevantes para el reconocimiento de taxones a nivel de variedad.

Hasta el momento, dentro del género *Amanita* son relativamente pocos los estudios que han utilizado evidencia filogenética para proponer clasificaciones infraespecíficas. No obstante, un ejemplo reciente y sólido es el trabajo de Varga *et al.* (2024), quienes describieron *Amanita griseofulva* y *Amanita griseofulva* f. *albida*. En ese estudio, los autores utilizaron el rango forma debido a que la principal diferencia observada correspondía únicamente a un cambio en la coloración del basidioma, sin detectar divergencia genética entre la forma típica y la forma albina, ambas anidadas dentro del clado de *A. griseofulva*. Sin embargo, desde el punto de vista biogeográfico, se menciona que *A. griseofulva* presenta una distribución amplia que se extiende desde el Reino Unido hasta Hungría, mientras que *A. griseofulva* f. *albida* solo ha sido registrada en Hungría, asimismo, algunos de los posibles hospederos ectomicorrizógenos reportados difieren entre ambas entidades (Varga *et al.*, 2024).

Bajo estos criterios, la comparación entre este caso y el reportado en ese estudio muestran paralelismos. De acuerdo con los criterios discutidos por Lücking *et al.* (2021), esto constituye evidencia suficiente para sustentar el reconocimiento de un taxón a nivel de variedad. En este sentido, los criterios utilizados por Varga *et al.* (2024) podrían también interpretarse bajo el rango de variedad, por lo que *A. griseofulva* f. *albida* podría considerarse más apropiadamente como *Amanita griseofulva* var. *albida*.

Otro caso discutido en Varga *et al.* (2024) corresponde a *Amanita opacca* y *Amanita opacca* f. *cettoi*, esta última descrita como una forma albina. En este caso, los análisis filogenéticos muestran que ambos taxones no presentan diferenciación genética, encontrándose anidados dentro del mismo clado. A diferencia del caso anterior, el rango forma resulta aquí justificable debido a que el conocimiento sobre la distribución y ecología de *A. opacca* f. *cettoi* es aún limitado, y la distinción se basa principalmente en una diferencia morfológica evidente, particularmente en la ausencia de pigmentación. Este uso del rango forma, centrado en diferencias morfológicas sin considerar necesariamente aspectos ecológicos o distributivos, ha sido empleado por

diversos autores en la clasificación infraespecífica (Du Rietz, 1930; Hanss y Moreau, 2021) sin embargo si se siguiera el criterio de Lucking *et al.* (2021), este caso sería un reconocimiento de rango infraespecífico informal.

IX. CONCLUSIÓN

Este estudio demuestra cómo la integración de datos morfológicos, ecológicos y moleculares representa una herramienta sólida para resolver problemas taxonómicos en la micología. A partir de este enfoque integral, fue posible confirmar la identidad específica de los ejemplares trabajados y también abonar a la comprensión del concepto específico de *Amanita domingensis*. A su vez esto permitió respaldar su presencia por primera vez en México, ampliando así el conocimiento de la diversidad de hongos en el país. En este contexto, conocer a fondo cada uno de los componentes biológicos de un ecosistema permite comprender mejor su funcionamiento.

Por otra parte, *Amanita domingensis* presenta una mayor amplitud de hospederos vegetales de los que se había documentado previamente. Si bien su asociación con *Gymnopodium floribundum* no se ha demostrado de manera formal, la evidencia existente sobre la naturaleza ectomicorriza de este hospedero respalda la asociación. Asimismo, no se descarta que *A. domingensis* pueda establecer asociaciones con otras especies de plantas ectomicorrizógenas dentro de la familia Polygonaceae.

Finalmente, aunque la distribución de *A. domingensis* presenta un patrón aparentemente disyuntivo, dado que las poblaciones registradas entre los tres países que la reportan se encuentran geográficamente separadas, esta condición no necesariamente refleja su distribución real. Considerando la disponibilidad de hospederos compatibles y la continuidad de condiciones ambientales favorables en áreas intermedias, es probable que la especie posea una distribución más amplia de la actualmente documentada. Lo que pone de manifiesto el posible poco muestreo en

los Bosques tropicales secos o el no poder determinar con precisión la identidad específica. Es por ello que se recomienda la necesidad de intensificar los estudios micológicos y los esfuerzos de muestreo en regiones poco exploradas.

X. RECOMENDACIONES

- Realizar mayores esfuerzos de muestreo y trabajos micológicos en los bosques caducifolios de tierras bajas de México, Caribe y Centroamérica, incorporando herramientas filogenéticas. Esto no solo permitirá delimitar con mayor exactitud la distribución de *Amanita domingensis*, si no también ayudará a comprender la composición fúngica de regiones poco exploradas.
- Ampliar la investigación sobre la plasticidad fenotípica en los hongos ectomicorrizógenos, pues esto contribuiría a entender de los conceptos de especie de organismos, y su morfoespacio posible.
- Evaluar factores de suelo y clima en las otras localidades conocidas para la especie, lo cual permitirá identificar los factores ambientales a los que están sometidas ambas variedades, y así poder elucidar si dichos factores promueven la variabilidad fenotípica observada.
- Realizar estudios anatómicos y moleculares de las raíces de *Gymnopodium floribundum* para confirmar su condición ectomicorrízica y evaluar su asociación con *Amanita domingensis*. A su vez esto permitirá determinar a fondo la diversidad de hospederos con los que la especie establece relaciones simbióticas.
- Incitar a la investigación micológica en ecosistemas de bosques caducifolios tropicales de Chiapas y otras regiones de México, ya que existe un rezago de conocimiento micológico en estas regiones en comparación con ambientes de bosque templado.

XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Adl, S.M., Simpson, A.G., Lane, C.E., Lukeš, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Le Gall, L., y Lynn, D.H. 2012. The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 59: 1–45.
- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C.E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., Agatha, S., Berney, C., Brown, M.W., Burki, F., Cárdenas, P., Čepička, I., Chistyakova, L., del Campo, J., y Dunthorn, M. 2018. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 66: 4–119.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*. 19(6): 716–723.
- Akaike, H. 1998. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: Parzen, E. (Ed.). *Selected papers of Hirotugu Akaike*. Springer. Nueva York. Pp. 199–213.
- Álvarez-Manjarrez, J., Garibay-Orijel, R. y Smith, M.E. 2018. Caryophyllales are the main hosts of a unique set of ectomycorrhizal fungi in a Neotropical dry forest. *Mycorrhiza*. 28: 103–115.
- Álvarez-Manjarrez, J., Solís-Rodríguez, A.U., Villarruel-Ordaz, J. L., Ortega-Larrocea, M. del P. y Garibay-Orijel, R. 2021. Micorrizas del bosque tropical caducifolio y otras simbiosis fúngicas. *Acta Botánica Mexicana*. 128: e1906. <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1906>
- Ancona, J.J., Ortiz-Díaz, J.J., De Luna, E., Tun-Garrido, J. y Barrientos-Medina, R.C. 2019. Statistical analyses of morphological variation in the *Gymnopodium*

- floribundum* complex (Polygonaceae): definition of three subspecies. *Acta Botanica Mexicana*, 126, e1517. <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1517>
- Angelini, C. 2022. Macrohongos de la República Dominicana: una primera lista de verificación e introducción a www.neotropicalfungi.com. *Current Research in Environmental & Applied Mycology (Journal of Fungal Biology)*. 12(1): 238–258. <https://doi.org/10.5943/cream/12/1/15>
- Arnold, A.E., Gilbert, G.S., Coley, P.D. y Thomas, A. 2000. Are tropical fungal endophytes hyperdiverse? *Ecology Letters*. 3: 267–274.
- Asif, M., Saba, M., Maula, F., Akram, W., Kamal, A. y Raza, M. 2025. Multilocus phylogeny contributes to fungal taxonomy with three novel species of *Conocybe* (Bolbitiaceae) from southern Punjab, Pakistan. *Mycologia*. (en prensa): 1–17. <https://doi.org/10.1080/00275514.2025.2463279>
- Avisé, J. C. 2004. *Molecular markers, natural history and evolution*. 2ª ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Bandala, V.M., Montoya, L., Villegas, R., Cabrera, T.G., Gutiérrez, M.J. y Acero, T. 2014. "Nangañaña" (*Tremelloscypha gelatinosa*, Sebacinaceae), hongo silvestre comestible del bosque tropical deciduo en la depresión central de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*. 106: 149–159.
- Bandala, V.M. y Montoya, L. 2015. *Gymnopodium floribundum* trees (Polygonaceae) harbour a diverse ectomycorrhizal fungal community in the tropical deciduous forest of southeastern Mexico. *Research & Reviews: Journal of Botanical Sciences*, 4(3), 73–77.
- Barea, J.M. y Honrubia, M. 2004. La micorrización dirigida de la planta forestal. En: Vallejo, R. et al. (eds.). *Avances en el estudio de la gestión del monte mediterráneo*. CEAM, Valencia. pp. 215–260.

- Bas, C. 1969. Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*. *Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 5(4): 285-573.
- Bas, C. 1978. Studies in *Amanita* Some species from Amazonia. *Persoonia*. 10(1): 1–22.
- Bever, J.D. 1999. Dynamics within mutualism and the maintenance of diversity: Inference from a model of interguild frequency dependence. *Ecology Letters*. 2: 52–61. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.21050.x>
- Bever, J.D., Dickie, I.A., Facelli, E., Facelli, J.M., Klironomos, J., Moora, M. y Zobel, M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology & Evolution*. 25: 468–478.
- BioGator. s.d. *Amanita domingensis* – registros de Alan R. Franck. <https://biogator.org/taxa/index.php?taxon=44023> Consultado el 2 de diciembre de 2025.
- Bridle, J. R. y Vines, T. H. 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends in Ecology & Evolution*. 22(3): 140–147. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.002>
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*. 124(2): 255–279.
- Brundrett, M.C. y Tedersoo, L. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*. 220(4): 1108–1115.
- Buée, M., De Boer, W., Martin, F., van Overbeek, L. y Jurkevitch, E. 2009. The rhizosphere zoo: An overview of plant-associated communities of

microorganisms, including phages, bacteria, archaea, and fungi, and some of their structuring factors. *Plant and Soil*. 321: 189–212.

Carrillo-Saucedo, S.M., Puente-Rivera, J., Montes-Recinas, S. y Cruz-Ortega, R. 2022. Las micorrizas como una herramienta para la restauración ecológica. *Acta Botánica Mexicana*. 129: e1932.

Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution*. 17(4): 540–552.

Chethana, K.W.T., Manawasinghe, I.S., Hurdeal, V.G., Bhunjun, C.S., Appadoo, M.A., Gentekaki, E., Raspé, O., Promputtha, I. y Hyde, K.D. 2021. What are fungal species and how to delineate them? *Fungal Diversity*. 109: 1–25. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00483-9>

Codjia, J.E.I., Sánchez-Ramírez, S., Ebika, S.T.N., Wu, G., Margarit Escu, S., Komura, D.L. y Yang, Z.L. 2023. Historical biogeography and diversification of ringless *Amanita* (section *Vaginatae*) support an African origin and suggest niche conservatism in the Americas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 178(1).

Corner, E.J.H. y Bas, C. 1962. The genus *Amanita* in Singapore and Malaya. *Persoonia*, 2(3): 241-304.

Corrales, A., Mangan, S.A., Turner, B.L. y Dalling, J.W. 2016. An ectomycorrhizal nitrogen economy facilitates monodominance in a neotropical forest. *Ecology Letters*. 19: 383–392.

Corrales, A., Henkel, T.W. y Smith, M.E. 2018. Ectomycorrhizal associations in the tropics: biogeography, diversity patterns and ecosystem roles. *New Phytologist*. 220(4): 1076–1091.

Corrales, A., Koch, R. A., Vasco-Palacios, A. M., Smith, M. E., Ge, Z. W. y Henkel, T.

W. 2022. Diversity and distribution of tropical ectomycorrhizal fungi. *Mycologia*. 114(6): 919–933.

Crous, P.W., Cowan, D.A., Maggs-Kölling, N., Yilmaz, N., Larsson, E., Angelini, C., Brandrud, T.E., Dearnaley, J.D.W., Dima, B., Dovana, F., Fechner, N., García, D., Gené, J., Halling, R.E., Houbraken, J., Leonard, P., Luangsa-ard, J.J., Noisripoom, W., Rea-Ireland, A.E., Ševčíková, H., Smyth, C.W., Vizzini, A., Adam, J.D., Adams, G.C., Alexandrova, A.V., Alizadeh, A., Álvarez Duarte, E., Andjic, V., Antonín, V., Arenas, F., Assabgui, R., Ballarà, J., Banwell, A., Berraf-Tebbal, A., Bhatt, V.K., Bonito, G., Botha, W., Burgess, T.I., Caboň, M., Calvert, J., Carvalhais, L.C., Courtecuisse, R., Cullington, P., Davoodian, N., Decock, C.A., Dimitrov, R., Di Piazza, S., Drenth, A., Dumez, S., Eichmeier, A., Etayo, J., Fernández, I., Fiard, J.-P., Fournier, J., Fuentes-Aponte, S., Ghanbary, M.A.T., Ghorbani, G., Giraldo, A., Glushakova, A.M., Gouliamova, D.E., Guarro, J., Halleen, F., Hampe, F., Hernández-Restrepo, M., Iturrieta-González, I., Jeppson, M., Kachalkin, A.V., Karimi, O., Khalid, A.N., Khonsanit, A., Kim, J.I., Kim, K., Kiran, M., Krisai-Greilhuber, I., Kučera, V., Kušan, I., Langenhoven, S.D., Lebel, T., Lebeuf, R., Liimatainen, K., Linde, C., Lindner, D.L., Lombard, L., Mahamedi, A.E., Matočec, N., Maxwell, A., May, T.W., McTaggart, A.R., Meijer, M., Mešić, A., Mileto, A.J., Miller, A.N., Molia, A., Mongkolsamrit, S., Muñoz Cortés, C., Muñoz-Mohedano, J., Morte, A., Morozova, O.V., Mostert, L., Mostowfizadeh-Ghalamfarsa, R., Nagy, L.G., Navarro-Ródenas, A., Örstadius, L., Overton, B.E., Papp, V., Para, R., Peintner, U., Pham, T.H.G., Pordel, A., Pošta, A., Rodríguez, A., Romberg, M., Sandoval-Denis, M., Seifert, K.A., Semwal, K.C., Sewall, B.J., Shivas, R.G., Slovák, M., Smith, K., Spetik, M., Spies, C.F.J., Syme, K., Tasanathai, K., Thorn, R.G., Tkalčec, Z., Tomashevskaya, M.A., Torres-García, D., Ullah, Z., Visagie, C.M., Voitek, A., Winton, L.M. y Groenewald, J.Z. 2020. Fungal Planet description sheets: 1112–1181. *Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution*

of Fungi. 45: 251–409.

Cubero, O.F., Crespo, A., Fatehi, J. y Bridge, P.D. 1999. DNA extraction and PCR amplification method suitable for fresh, herbarium-stored, lichenized, and other fungi. *Plant Systematics and Evolution*, 216(3-4): 243-249.

Cui, Y.Y., Cai, Q., Tang, L.P., Liu, J.W. y Yang, Z.L. 2018. The family Amanitaceae: molecular phylogeny, higher-rank taxonomy and the species in China. *Fungal Diversity*. 91(1): 5–230.

Cui, Y.Y., Hao, Y.J., Guo, T., Yang, Z.L. y Cai, Q. 2023. Species diversity of *Amanita* section *Vaginatae* in eastern China, with a description of four new species. *Journal of Fungi*. 9(8): 1–23.

Curreli, S. y Orrú, G. 1987. *Amanita muscaria* var. *alba* Peck. Entità nuova per l'Italia. *Micologia italiana*. 16(3): 173-176

Curtis, M. A. 1964. Albino mutants of *Psilocybe cubensis*. *Mycologia*. 56(4): 540–544.

De la Fuente, J. I., García-Jiménez, J., López, C. Y., Oros-Ortega, I., Vela-Hernández, R. Y., Guevara-Guerrero, G., Garza-Ocañas, F., Chay-Casanova, J. A., Ibarra-Garbai, L. E. y Bandala, V. M. 2019. An annotated checklist of the macrofungi (Ascomycota, Basidiomycota, and Glomeromycota) from Quintana Roo, Mexico. *Check List: The Journal of Biodiversity Data*. 16(3): 627–648. <https://doi.org/10.15560/16.3.627>

Dereeper, A., Guignon, V., Blanc, G., Audic, S., Buffet, S., Chevenet, F., Dufayard, J. F., Guindon, S., Lefort, V., Lescot, M., Claverie, J. M. y Gascuel, O. 2008. Phylogeny.fr: robust phylogenetic analysis for the non-specialist. *Nucleic Acids Research*. 36(Web Server issue): 465–469.

Dillenius, J.J. 1719. *Catalogus plantarum sponte circa Gissam nascentium, cum appendice. Pro supplementis Institutionibus rei herbariae Josephi Pitton Tournefort*. Typis Academicis, Gissae.

Du Rietz, G.E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 24: 333–428.

Ekanayaka, A. H., Karunarathna, S. C., Tibpromma, S., Dutta, A. K., Tennakoon, D. S., Karunarathna, A., Chukeatirote, E., Dai, D.-Q., Stephenson, S. L., Maharachchikumbura, S. S. N., Liu, C. y Phillips, A. J. L. 2025. Species evolution: cryptic species and phenotypic noise with a particular focus on fungal systematics. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. 15: 1497085. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2025.1497085>

Estrada Avendaño, A. 2023. Las especies del género *Amanita* subgénero *Amanitina* en bosques templados de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Freeman, K.R., Martin, A.P., Karki, D., Lynch, R.C., Mitter, M.S., Meyer, A.F., Longcore, J.E., Simmons, D.R. y Schmidt, S.K. 2009. Evidence that chytrids dominate fungal communities in high-elevation soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106: 18315–18320.

Fries, E.M. 1815. *Observationes mycologicae*. Vol. 1. Gerhard Bonnier, Havniae (Copenhagen). 230 pp.

Fries, E.M. 1821. *Systema mycologicum*. Vol. 1. Ex Officina Berlingiana, Lund. 520 pp.

Founoune, H., Duponnois, R., Bâ, A.M. y El Bouami, F. 2002. Influence of the dual arbuscular endomycorrhizal / ectomycorrhizal symbiosis on the growth of

Acacia holosericea. *Annals of Forest Science*. 59: 93–98.

Furtado, A.N.M., Comandini, O., Leonardi, M., Rinaldi, A.C. y Neves, M.A. 2022. Morpho-anatomical and molecular characterization of a native mycorrhizal *Amanita* species associated with *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Mycoscience*. 63(2): 73–78.

Gardes, M. y Bruns, T.D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2(2): 113-118.

Garibay-Orijel, R., Caballero, J., Estrada-Torres, A., y Cifuentes, J. 2007. Understanding cultural significance, the edible mushrooms of Oaxaca. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 3(1): 1-18.

Geml, J., Laursen, G.A., O'Neill, K., Nusbaum, H.C. y Taylor, D.L. 2006. Phylogeographic structure and evolutionary history of the *Amanita muscaria* species complex. *Molecular Ecology*. 15(2):463–478.

Gonçalves, V.N., Cantrell, C.L., Wedge, D.E., Ferreira, M.C., Soares, M.A., Jacob, M.R., Oliveira, F.S., Galante, D., Rodrigues, F., Alves, T.M.A., Zani, C.L., Junior, P.A.S., Murta, S., Romanha, A.J., Barbosa, E.C., Kroon, E.G., Oliveira, J.G., Gomez-Silva, B., Galetovic, A., Rosa, C.A. y Rosa, L.H. 2016. Fungi associated with rocks of the Atacama Desert: taxonomy, distribution, diversity, ecology and bioprospection for bioactive compounds. *Environmental Microbiology*, 18: 232–245.

Gonou-Zagou, Z. y Delivoria, P. 2011. Two rare White forms of common *Amanita* species. *Field Mycology*, 12(1):9.

González-Mendoza, A.E. 2015. Estudio preliminar de la biodiversidad del género

Amanita en las zonas boscosas de la delegación Milpa Alta, D.F., México.
Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma
de México. México D.F.

Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A. y
Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—Approaches,
patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87: 111–127.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>

Guzmán, G. 1982. New species of fungi from the Yucatan Peninsula. *Mycotaxon*, 1:
249–261.

Guzmán, G. 1986. Distribución de los hongos en la región del Caribe y zonas vecinas.
Caldasia, pp. 103–120.

Guzmán G. 2003. Los Hongos de El Edén Quintana Roo. Introducción a la micobiota
tropical de México. INECOL – CONABIO. México. 316 pp.

Guzmán-Dávalos, L., Uitzil-Colli, M.O. y Pinzón, J.P. 2020. *Thelephora dominicana*
(Agaricomycetes, Fungi), un nuevo registro para México. *Acta Botanica
Mexicana*, 127, e1679. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1679>

Hagenbo, A., Kyaschenko, J., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D. y Fransson, P. 2018.
Fungal community shifts underpin declining mycelial production and turnover
across a *Pinus sylvestris* chronosequence. *Journal of Ecology*. 106: 490–501.

Halling, R.E. 2001. Ectomycorrhizae: Co-evolution, significance, and biogeography.
Annals of the Missouri Botanical Garden, 88(1): 5–13.

Hanss, J. M. y Moreau, P. A. 2022. Une révision des Amanites “vaginées” (*Amanita*
sect. *Vaginatae*) en Europe. 2e partie: validations et typifications. *Bulletin de la
Société Mycologique de France*. 138(3–4): 249–250.

- Hardin, G. 1957. The competitive exclusion principle. *Science*. 131(3409): 1292–1297.
- Hardion, L., Verlaque, R., Vorontsova, M.S., Combroux, I., Chen, C-W., Takamizo, T. y Vila, B. 2017. Does infraspecific taxonomy match species evolutionary history? A phylogeographic study of *Arundo formosana* (Poaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183(2): 236–249.
- Hart, T.B., Hart, J.A. y Murphy, P.G. 1989. Monodominant and species-rich forests in the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist*, 133: 613–633.
- Hawksworth, D.L. y Lücking, R. 2017. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiology Spectrum*, 5(4): 10–1128.
- He, M.-Q., Cao, B., Liu, F., Boekhout, T., Denchev, T. T., Schoutteten, N., Denchev, C. M., Kemler, M., Gorjón, S. P., Begerow, D., Valenzuela, R., Davoodian, N., Niskanen, T., Vizzini, A., Redhead, S. A., Ramírez-Cruz, V., Papp, V., Dudka, V. A., Dutta, A. K., García-Sandoval, R., Liu, X.-Z., Kijpornyongpan, T., Savchenko, A., Tedersoo, L., Theelen, B., Trierveiler-Pereira, L., Wu, F., Zamora, J. C., Zeng, X.-Y., Zhou, L.-W., Liu, S.-L., Ghobad-Nejhad, M., Giachini, A. J., Li, G.-J., Kakishima, M., Olariaga, I., Haelewaters, D., Sulistyo, B., Sugiyama, J., Svantesson, S., Yurkov, A., Alvarado, P., Antonín, V., da Silva, A. F., Druzhinina, I., Gibertoni, T. B., Guzmán-Dávalos, L., Justo, A., Karunarathna, S. C., Galappaththi, M. C. A., Toome-Heller, M., Hosoya, T., Liimatainen, K., Márquez, R., Mešić, A., Moncalvo, J.-M., Nagy, L. G., Varga, T., Orihara, T., Raymundo, T., Salcedo, I., Silva-Filho, A. G. S., Tkalčec, Z., Wartchow, F., Zhao, C.-L., Bau, T., Cabarro-Hernández, M., Cortés-Pérez, A., Decock, C., De Lange, R., Weiss, M., Menolli Jr., N., Nilsson, R. H., Fan, Y.-G., Verbeken, A., Gafforov, Y., Meiras-Ottoni, A., Mendes-Alvarenga, R. L., Zeng, N.-K., Wu, Q., Hyde, K. D., Kirk, P. M. y Zhao, R.-L. 2024.

- Phylogenomics, divergence times and notes of orders in Basidiomycota. *Fungal Diversity*. 126: 127–406. <https://doi.org/10.1007/s13225-024-00535-w>
- Henkel, T.W., Terborgh, J. y Vilgalys, R.J. 2002. Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima Mountains of Guyana. *Mycological Research*, 106: 515–531.
- Henkel, T. W., Aime, M. C., Chin, M. M. L., Miller, S. L., Vilgalys, R. y Smith, M. E. 2012. Ectomycorrhizal fungal sporocarp diversity and discovery of new taxa in Dicumbe monodominant forests of the Guiana Shield. *Biodiversity and Conservation*. 21(9): 2195–2220. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0166-1>
- Heredía-Abarca, G. P. 2020. La importancia de los hongos (Fungi) en los servicios ecosistémicos. *Bioagrociencias*. 13(2).
- Hernández-Navarro, E., Gutiérrez, A., Ramírez-Prado, J. H., Sánchez-Teyer, F. y Esqueda, M. 2018. *Tulostoma rufescens* sp. nov. from Sonora, Mexico. *Mycotaxon*. 133: 459–471. <https://doi.org/10.5248/133.459>
- Högberg, P. y Högberg, M.N. 2022. Does successful forest regeneration require the nursing of seedlings by nurse trees through mycorrhizal interconnections? *Forest Ecology and Management*, 516: 120252. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120252>
- Honrubia, M., Morte, A. y Díaz, G. 2002. Dinamismo del componente fúngico micorrícico y su incidencia en la regeneración del bosque mediterráneo. En: Charco, J. (coord.). *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica: evaluación de problemas y propuesta de soluciones*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. pp. 87–113.
- Honrubia, M. 2009. Las micorrizas: una relación planta-hongo que dura más de 400 millones de años. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 66(S1): 133–144.

<https://doi.org/10.3989/ajbm.2226>

Hosen, M. I. y Li, T.-H. 2017. First report of *Limacella* from Bangladesh, with a new species description. *Phytotaxa*. 332(3): 280–286.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22: 415–427.

Hurvich, C. M. y Tsai, C.-L. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*. 76(2): 297–307.

Illescas, T. y Plaza, M. 2022. *Amanita calida* sp. nov., una nueva especie europea de *Amanita* sect. *Vaginatae*. *Fungi Iber.* 2: 41–54.

Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED). 2010. Enciclopedia de los Municipios de México Depresión Central (Chiapas, México). Secretaría de Gobernación. Disponible en: https://biblioteca.ecosur.mx/cgibin/koha/opacauthoritiesdetail.pl?authid=6840&autores_por=tipo_usuario&mostrar_hasta=400&agrupado=false (consultado el 20 de octubre de 2024).

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010a. Compendio de información geográfica municipal, Tuxtla Gutiérrez. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/07/07027.pdf Consultado el 20 de octubre de 2024.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010b. Compendio de información geográfica municipal, Berriozábal. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/07/07012.pdf Consultado el 20 de octubre de 2024.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010c. Compendio de

- información geográfica municipal, Chiapa de Corzo. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/07/07101.pdf Consultado el 20 de octubre de 2024.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010d. Compendio de información geográfica municipal, Venustiano Carranza. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/07/07106.pdf Consultado el 30 de octubre de 2025.
- Institute for Regional Conservation (IRC). s.d. *Coccoloba diversifolia* Jacq. Plantas de Puerto Rico / Plants of Puerto Rico. Disponible en: <https://www.regionalconservation.org/ircs/database/plants/PlantPagePR.asp?TXCODE=Coccdive> (consultado el 3 de diciembre de 2025).
- Izhar, A., Niazi, A. R., Asif, M., Nawaz, M. H., Bashir, H. y Khalid, A. N. 2022. *Limacella subtropicana* (Amanitaceae, Agaricales), a new species from Pakistan based on morphological and molecular phylogenetic evidences. *Turkish Journal of Botany*. 46(3): 271–281.
- Janowski, D. y Leski, T. 2022. Factors in the distribution of mycorrhizal and soil fungi. *Diversity*. 14: 1122. <https://doi.org/10.3390/d14121122>
- Jolivet, S. y Arpin, N. 1998. The role of tyrosinase in the pigmentation of higher fungi. *Mycological Research*. 102(8): 1029–1035.
- Jörger, K.M. y Schrödl, M. 2013. How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy. *Frontiers in Zoology*. 10: 59.
- Karst, J., Jones, M.D. y Hoeksema, J.D. 2023. Positive citation bias and overinterpreted results lead to misinformation on common mycorrhizal networks in forests. *Nature Ecology & Evolution*, 7(9): 1421–1431. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-01986-1>

- Katoh, K. y Toh, H. 2010. Parallelization of the MAFFT multiple sequence alignment program. *Bioinformatics*. 26(15): 1899–1900.
- Kawaguchi, N., Hayashi, M., Chen, F.-C., Shimomura, N., Yamaguchi, T. y Aimi, T. 2019. Genetic analyses of causal genes of albinism (white fruiting body) in *Grifola frondosa*. *Journal of Wood Science*. 65(1): 32.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P. y Drummond, A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*. 28(12): 1647–1649.
- Kiran, M., Khan, J., Sher, H., Pfister, D. H. y Khalid, A. N. 2018. *Amanita griseofusca*, una nueva especie de *Amanita* en la sección *Vaginatae* de Malam Jabba, Swat, Pakistán. *Phytotaxa*, 364(2): 181–192.
- Kong, A., Montoya, A., García-de Jesús, S., Ramírez-Terrazo, A., Andrade, R., Ruan-Soto, F., Rodríguez-Palma, M. M. y Estrada-Torres, A. 2018. Hongos ectomicorrizógenos del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 741–756.
- Korshunova, T., Picton, B., Furfaro, G., Mariottini, P., Pontes, M., Prkić, J., Fletcher, K., Malmberg, K., Lundin, K. y Martynov, A. 2019. Multilevel fine-scale diversity challenges the “cryptic species” concept. *Scientific Reports*. 9(1): 6732.
- Lambert, H., Fortin, G., Labbé, R., Labrecque, J., Bérubé, J. A., Landry, J., Ilyukhin, E., Margaritescu, S., Moncalvo, J.-M. y Lamoureux, Y. 2018. Validation of two *Amanita* species from eastern North America: *A. rhacopus* sp. nov. and *A. variicolor* sp. nov. *MycoKeys*. 38: 47–57.

- Levin, S. A. 2013. *Encyclopedia of Biodiversity*. 2^a ed. Elsevier Science. Waltham, Massachusetts.
- Lodge, D. J. 1997. Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 6: 681–688.
- Lodge, D. J. y Cantrell, S. 1995. Fungal communities in wet tropical forests: variation in time and space. *Canadian Journal of Botany*, 73(Suppl.): S1391–S1398.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Whittaker, R. J. y Brown, J. H. 2017. Biogeography: Biological diversity across space and time. 5^a ed. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, EUA.
- López, J.I. de la F., Guerrero, G.G., Ortega, I.O., Zavalegui, R.A.S., Lara, I.I.C. y Jiménez, J.G. 2019. *Stephanospora mayana* (Stephanosporaceae, Russulales), a new sequestrate fungus from Yucatán Peninsula, Mexico. *MycKeys*, 48, 115.
- Lücking, R., Aime, M. C., Robbertse, B., Miller, A. N., Ariyawansa, H. A., Aoki, T., Cardinali, G., Crous, P. W., Druzhinina, I. S., Geiser, D. M., Hawksworth, D. L., Hyde, K. D., Irinyi, L., Jeewon, R., Johnston, P. R., Kirk, P. M., Malosso, E., May, T. W., Meyer, W., Öpik, M., Robert, V., Stadler, M., Thines, M., Vu, D., Yurkov, A. M., Zhang, N. y Schoch, C. L. 2020. Unambiguous identification of fungi: Where do we stand and how accurate and precise is fungal DNA barcoding? *IMA Fungus*, 11(14): 1–32. <https://doi.org/10.1186/s43008-020-00033-z>
- Lücking, R., Leavitt, S. D. y Hawksworth, D. L. 2021. Species in lichen-forming fungi: balancing between conceptual and practical considerations, and between phenotype and phylogenomics. *Fungal Diversity*, 109: 99–154. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00477-7>

- Maldonado-Bonilla, L. D., Sánchez-Espinosa, A. C. y Villarruel-Ordaz, J. L. 2024. Identificación de hongos mediante códigos de barras de ADN. *Ciencia ergo sum*, 31: e249, pp. 1–7. <https://doi.org/10.30878/ces.v31n0a33>
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2023. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Versión 3.81. Disponible en: <http://www.mesquiteproject.org>. Consultado el 16 de diciembre de 2025.
- Marinho-Furtado, A. N., Comandini, O., Leonardi, M., Rinaldi, A. C. y Neves, M. A. 2022. Morpho-anatomical and molecular characterization of a native mycorrhizal *Amanita* species associated with *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in the Brazilian Atlantic Forest. *Mycoscience*. 63(1): 73–78.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: Diversity, Evolution, and inheritance*. Harvard University Press, Cambridge.
- McCormack, M. L., Guo, D., Iversen, C. M., Chen, W., Eissenstat, D. M., Fernandez, C. W. y Zanne, A. 2017. Building a better foundation: Improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. *New Phytologist*, 215: 27–37. <https://doi.org/10.1111/nph.14459>
- McKnight, K. H. 1955. *Psilocybe mutans* sp. nov: morphology and variation. University of Michigan.
- Menolli, N. Jr., Asai, T. y Capelari, M. 2009. *Amanita coacta* (Amanitaceae, Agaricales) with a key to *Amanita* species occurring in Brazil. *Mycotaxon*, 107: 419–430.
- Mighell, K. S., Henkel, T. W., Koch, R. A., Chin, M. L., Brann, M. A. y Aime, M. C. 2020. *Amanita* in the Guineo-Congolian rainforest: Epitypes and new species from

- the Dja Biosphere Reserve, Cameroon. *Mycologia*. 1–23.
- Migliozi, V. y Donato, G. 2022a. Amanita section Vaginatae in Lazio. First contribution. Institution of Amanita griseocaerulea sp. nov., description of Amanita fulvoides and Amanita huijsmanii. *Mycological Observations*. 5: 11–38.
- Mikryukov, V., Dulya, O., Zizka, A., Bahram, M., Hagh-Doust, N., Anslan, S., Prylutskyi, O., Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T. y Tedersoo, L. 2023. Connecting the multiple dimensions of global soil fungal diversity. *Science Advances*. 9(48): adj8016. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adj8016>
- Miller, O. K. Jr., Lodge, D. J. y Baroni, T. J. 2000. New and interesting ectomycorrhizal fungi from Puerto Rico, Mona, and Guana Islands. *Mycologia*, 92(3): 558–570.
- Miller, M. A., Schwartz, T., y Pickett, B. E. 2015. A rest full API for access to phylogenetic tools via the CIPRES Science Gateway. *Evolutionary Bioinformatics*. 11: 43–48. <https://doi.org/10.4137/EBO.S21501>
- Minin, V. N., Abdo, Z., Joyce, P. y Sullivan, J. 2003. Performance-based selection of likelihood models for phylogeny estimation. *Systematic Biology*. 52(5): 674–683.
- Molina, R., Massicotte, H. y Trappe, J. M. 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbiosis: community-ecological consequences and practical implications. En: Allen, M. F. (Ed.). *Mycorrhizal Functioning*. Chapman & Hall, Londres. Pp. 357–423.
- Montero, C. I., Shea, Y. R., Jones, P. A., Harrington, S. M., Rooke, N. E., Witebsky, F. G. y Murray, O. R. 2008. Evaluation of pyrosequencing technology for the identification of clinically relevant non-dematiaceous yeast and related species. *Springer Nature*. 27: 821-830.

- Montoya, L., Bandala, V.M. y Guzmán, G. 1996. New and interesting species of *Lactarius* from Mexico including scanning electron microscope observations. *Mycotaxon*. 57: 411–424.
- Morrone, J.J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M. y Mercado-Gómez, J.D. 2022. Biogeographic regionalization of the Neotropical region: new map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 94(1): e20211167.
- Moyersoen, B., Fitter, A. y Alexander, I. 1998a. Spatial distribution of ectomycorrhizas and arbuscular mycorrhizas in Korup National Park rainforest, Cameroon, in relation to edaphic parameters. *New Phytologist*, 139(2): 311–320.
- Moyersoen, B., Alexander, I. y Fitter, A. 1998b. Phosphorus nutrition of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree seedlings from a lowland tropical rainforest in Korup National Park, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 14(1): 47–61.
- Mushroom Observer. 2020. Observación 424020: *Amanita domingensis*. <https://mushroomobserver.org/obs/424020> Consultado el 2 de diciembre de 2025.
- MycoBank. s.d. Base de datos de hongos, nomenclatura y banco de especies. MycoBank. Disponible en: <https://www.mycobank.org/Simple%20names%20search> (consultado el 2 de diciembre de 2025).
- Nagahama, T., Takahashi, E., Nagano, Y., Abdel-Wahab, M. A. y Miyazaki, M. 2011. Molecular evidence that deep-branching fungi are major fungal components in deep-sea methane cold-seep sediments. *Environmental Microbiology*, 13: 2359–2370.
- Naranjo-Ortiz, M. A. y Gabaldón, T. 2019. Fungal evolution: diversity, taxonomy and

phylogeny of the Fungi. *Biological Reviews*, 94(6): 2101–2137.
<https://doi.org/10.1111/brv.12550>

Nei, M. y Kumar, S. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, New York.

Neville, P. y Poumarat, S. 2004. Amaniteae: *Amanita*, *Limacella* & *Torrendia*. *Fungi Europaei* 9. Edizioni Candusso.

Niskanen, T., Lücking, R., Dahlberg, A., Gaya, E., Suz, L.M., Mikryukov, V., Liimatainen, K., Druzhinina, I., Westrip, J.R.S., Mueller, G.M., Martins-Cunha, K., Kirk, P., Tedersoo, L. y Antonelli, A. 2023. Pushing the frontiers of biodiversity research: unveiling the global diversity, distribution, and conservation of fungi. *Annual Review of Environment and Resources*. 48: 149–176.

Nouhra, E. R., Palfner, G., Kuhar, F., Pastor, N. y Smith, M. E. 2019. Ectomycorrhizal fungi in South America: their diversity in past, present and future research. En: *Mycorrhizal Fungi in South America*. Springer International Publishing, Cham, Suiza. Pp. 73–95.

Oda, T., Tanaka, C. y Tsuda, M. 1999. Molecular phylogeny of Japanese *Amanita* species based on nucleotide sequences of the internal transcribed spacer region of nuclear ribosomal DNA. *Mycoscience*. 40(1): 57–64.

Onguene, N. y Kuyper, T. 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza*, 12: 13–17.

Ortega, A. y Contu, M. 2003. Sobre algunas especies interesantes del género *Amanita* sección *Vaginatae* en Andalucía (España). *Revista Catalana de Micología*, 25: 71–77.

- Ovrebo, C. L. y Justice, J. 2020. Some common *Amanita* species of Oklahoma. *Oklahoma Native Plant Record*, 20: 58–67.
- Pegler, D. N. 1983. Agaric Flora of the Lesser Antilles. Kew Bulletin Additional Series IX. Royal Botanic Gardens, Kew; Her Majesty's Stationery Office. Londres. (Colectores: Whit J. P. y Fiard).
- Peh, K. S. H., Lewis, S. L. y Lloyd, J. 2011. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology*, 99(4): 891–898.
- Peintner, U., Kuhnert-Finkernagel, R., Wille, V., Biasioli, F., Shiryayev, A. y Perini, C. 2019. How to resolve cryptic species of polypores: an example in *Fomes*. *IMA Fungus*. 10: 1–21. <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0016-4>
- Persoon, C. H. 1797. *Tentamen dispositionis methodicae fungorum in classes, ordines, genera et familias. Cum supplemento adjecto*. Arcum Caeci, Leipzig. (Consultado en la Farlow Reference Library of Cryptogamic Botany, Harvard University).
- Petersen, R.H. y Hughes, K.W. 1999. Species and speciation in mushrooms: development of a species concept poses difficulties. *BioScience*. 49(6): 440–452.
- Phukhamsakda, C., Nilsson, R. H., Bhunjun, C. S., Gomes de Farias, A. R., Sun, Y.-R., Wijesinghe, S. N., Raza, M., Bao, D.-F., Lu, L., Tibpromma, S., Dong, W., Tennakoon, D. S., Tian, X.-G., Xiong, Y.-R., Karunarathna, S. C., Cai, L., Luo, Z.-L., Wang, Y., Manawasinghe, I. S., y Camporesi, E. 2022. The numbers of fungi: Contributions from traditional taxonomic studies and challenges of metabarcoding. *Fungal Diversity*, 114: 327–386. <https://doi.org/10.1007/s13225-022-00502-3>

- Jacob, M., Liu, R.-P., Liu, M.-H., Guo, D.-Z., Liu, Y.-J., Zhang, B., Li, X. y Li, Y. 2025. Integrating morphology, phylogeny, substrate, and distribution: Clarifying the major phylogenetic framework of *Pluteus* sect. *Hispidoderma* (Agaricales, Pluteaceae) and describing 18 species. *IMA Fungus*, 16: e154329. <https://doi.org/10.3897/imafungus.16.154329>
- Raja, H. A., Miller, A. N., Pearce, C. J. y Oberlies, N. H. 2017. Fungal identification using molecular tools: a primer for the natural products research community. *Journal of Natural Products*. 80(3): 756–770. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.6b01085>
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. y Suchard, M.A. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*. 67(5): 901–904.
- Rambaut, A. 2018. *FigTree v1.4.4: Tree figure drawing tool*. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Ramírez-Terrazo, A., Garibay-Orijel, R., Reyes-Chilpa, R., Casas, A. y Méndez-Espinoza, C. 2023. Alternativas para la atención oportuna de las intoxicaciones por consumo de hongos en México y Centroamérica. *Gaceta Médica de México*, 159(4): 309–321.
- Rasmann, S., Bennett, A., Biere, A., Karley, A. y Guerrieri, E. 2017. Root symbionts: Powerful drivers of plant above- and belowground indirect defenses. *Insect Science*, 24: 947–960.
- Redhead, S. A., Vizzini, A., Drehmel, D. C. y Contu, M. 2016. *Saproamanita*, a new name for both *Lepidella* E.-J. Gilbert and *Aspidella* E.-J. Gilbert (Amaniteae, Amanitaceae). *IMA fungus*. 7(1): 119-129.

- Resado Suart, E. V. 2025. Análisis micoquímico de *Amanita hayaluy* D. Arora y G. H. Shepard, hongo comestible de Los Altos de Chiapas. Tesis de licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), Chiapas, México. 6 de noviembre de 2025.
- Robinson, D. G., Ammer, C., Polle, A., Bauhus, J., Aloni, R., Annighöfer, P., Baskin, T. I., Blatt, M. R., Bolte, A., Bugmann, H., Cohen, J. D., Davies, P. J., Draguhn, A., Hartmann, H., Hasenauer, H., Hepler, P. K., Kohnle, U., Lang, F., Löf, M., y Näsholm, T. 2023. Mother trees, altruistic fungi, and the perils of plant personification. *Trends in Plant Science*, 28(12): 1097–1108. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.08.001>
- Rocha-Loredo, A.G., Ramírez-Marcial, N. y González-Espinosa, M. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la Depresión Central de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 87: 89–103.
- Rodríguez-Tovar, A., Xoconostle-Cáarez, B. y Valdés, M. 2004. Ecología molecular de los hongos ectomicorrízicos. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 27(3): 267–278.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A. y Huelsenbeck, J. P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*. 61: 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Roze, M.E. 1876. Essai d'une nouvelle classification des Agaricine'es. *Bull Soc Bot Fr*. 23(2):45–54.
- Rudawska, M., Wilgan, R., Janowski, D., Iwański, M. y Leski, T. 2018. Shifts in taxonomical and functional structure of ectomycorrhizal fungal community of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) underpinned by partner tree ageing.

Pedobiología. 71: 20–30.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Santiago-Martínez, G., Cifuentes, J. y Villegas, M. 1984. Contribución al conocimiento del género *Amanita* subgénero *Amanita* en México. *Scientia Fungorum*, 2(19): 93–105.

Santorum, J. M., Darriba, D., Taboada, G. L. y Posada, D. 2014. jmodeltest.org: selection of nucleotide substitution models on the cloud. *Bioinformatics*. 30(9): 1310–1311. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu032>

Sayers, E. W., Cavanaugh, M., Clark, K., Pruitt, K. D., Sherry, S. T., Yankie, L. y Karsch-Mizrachi, I. 2024. GenBank 2024 update. *Nucleic Acids Research*. 52(1): 134–137.

Schoch, C.L., Seifert, K.A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J.L., Levesque, C.A., Chen, W., Bolchacova, E., Voigt, K., Crous, P.W., Miller, A.N., Wingfield, M.J., Aime, M.C., An, K.-D., Bai, F.-Y., Barreto, R.W., Begerow, D., Bergeron, M.-J., Blackwell, M., Boekhout, T., Bogale, M., Boonyuen, N., Burgess, T., Buyck, B., Cai, L., Cai, Q., Chomnunti, P., Crous, P.W., Damm, U., de Beer, Z.W., de Hoog, G.S., Del-Prado, R., Dentinger, B.T.M., Dieguez-Uribeondo, J., Divakar, P.K., Douglas, B., Dueñas, M., Eberhardt, U., Edwards, J.E., Elshahed, M.S., Fliegerova, K., Furtado, M., Garcia, M.A., Ge, Z.-W., Griffith, G.W., Griffiths, K., Groenewald, J.Z., Groenewald, M., Grube, M., Gryzenhout, M., Guo, L.-D., Hagen, F., Hambleton, S., Hamelin, R.C., Hansen, K., Hofstetter, V., Hong, S.-B., Houbraken, J., Hughes, K.W., Huhtinen, S., Hyde, K.D., James, T.Y., Johnson, E.M., Johnson, J.E., Johnston, P.R., Jones, E.B.G., Kelly, L.J., Kirk, P.M., Knapp, D.G., Koljalg, U., Kovacs, G.M., Kurtzman, C.P., Landvik, S., Leavitt, S.D., Ligtendoorn, A.S., Liimatainen, K., Lombard, L., Luangsa-ard,

J.J., Lumbsch, H.T., Maganti, H., Maharachchikumbura, S.S.N., Martin, M.P., May, T.W., McTaggart, A.R., Methven, A.S., Meyer, W., Moncalvo, J.-M., Mongkolsamrit, S., Nagy, L.G., Nilsson, R.H., Niskanen, T., Nyilasi, I., Okada, G., Okane, I., Oliveira, N.T., Overton, B.E., Owen, D., Peterson, S.W., Phookamsak, R., Pointing, S.B., Poldmaa, K., Promputtha, I., Quaedvlieg, W., Raja, H.A., Redecker, D., Sarmiento-Ramirez, J.M., Schmitt, I., Schüßler, A., Shearer, C., Sotome, K., Suh, S.-O., Taylor, J.W., Thines, M., Udayanga, D., Untereiner, W.A., Uribeondo, J.D., Subbarao, K.V., Vellinga, E.C., Voigt, K., Walker, D.M., Wang, Z., Weir, B.S., Weiss, M., White, M.M., Xu, J., Yang, Z.L., Yurkov, A., Zhang, N. y Zhang, Y. 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109(16): 6241–6246.

Schwarz, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics*. 6: 461–464.

Secretaria de Hacienda de Chiapas (SH). 2010. Programa regional de desarrollo: Región metropolitana. Disponible en: <https://www.haciendachiaspas.gob.mx/planeación/Información/Desarrollo/prog-regionales/METROPOLITANA.pdf> (Consultado el 20 de octubre de 2024).

Ševčíková, H., Hanss, J.-M. y Moreau, P.-A. 2021. *Amanita vladimirii* (Amanitaceae, Agaricales), A new European species in section *Vaginatae*. *Phytotaxa*, 482(2): 159–172.

Simmons, C., Henkel, T. y Bas, C. 2002. The genus *Amanita* in the Pakaraima mountains of Guyana. *Persoonia*, 17(4): 563–582.

Smith, S. E. y Read, D. J. 2008. Mycorrhizal Symbiosis (3rd ed.). Academic Press, London.

- Simard, S. W., Beiler, K. J., Bingham, M. A., Deslippe, J. R., Philip, L. J. y Teste, F. P. 2012. Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews*, 26: 39–60. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2012.01.001>
- Stielow, J.B., Lévesque, C.A., Seifert, K.A., Meyer, W., Irinyi, L., Smits, D., Renfurm, R., Verkley, G.J.M., Groenewald, M., Chaduli, D., Lomascolo, A., Welti, S., Lesage-Meessen, L., Favel, A., Al-Hatmi, A.M.S., Damm, U., Yilmaz, N., Houbaken, J., Lombard, L., Quaedvlieg, W., Binder, M., Vaas, L.A.I., Vu, D., Yurkov, A., Begerow, D., Roehl, O., Guerreiro, M., Fonseca, A., Samerpitak, K., Van Diepeningen, A.D., Dolatabadi, S., Moreno, L.F., Casaregola, S., Mallet, S., Jacques, N., Roscini, L., Egidi, E., Bizet, C., Garcia-Hermoso, D., Martín, M.P., Deng, S., Groenewald, J.Z., Boekhout, T., De Beer, Z.W., Barnes, I., Duong, T.A., Wingfield, M.J., De Hoog, G.S., Crous, P.W., Lewis, C.T., Hambleton, S., Moussa, T.A.A., Al-Zahrani, H.S., Almaghrabi, O.A., Louis-Seize, G., Assabgui, R., McCormick, W., Omer, G., Dukik, K., Cardinali, G., Eberhardt, U., De Vries, M. y Robert, V. 2015. One fungus, which genes? Development and assessment of universal primers for potential secondary fungal DNA barcodes. *Persoonia*. 35: 242–263.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Toots, M., Diédhiou, A., Henkel, T., Kjølner, R., Morris, M.H., Nara, K., Nouhra, E., Peay, K., Pölme, S., Ryberg, M., Smith, M.E. y Kõljalg, U. 2012. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology*, 21: 4160–4170.
- Tedersoo, L. y Smith, M. E. 2013. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: Foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biology Reviews*. 27: 83–99. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2013.09.001>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Pölme, S., Kõljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Villarreal Ruiz, L., Vasco-Palacios, A.M., Thu, P.Q., Suija, A., Smith, M.E.,

- Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Põldmaa, K. y Piepenbring, M. 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346(6213): 1078–1090.
- Tedersoo, L. y Brundrett, M.C. 2017. Evolution of ectomycorrhizal symbiosis in plants. En: Tedersoo, L. (ed.). *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*. Ecological Studies. Springer, Cham, Suiza. pp. 407–467.
- Tedersoo, L. y Bahram, M. 2019. Mycorrhizal types differ in ecophysiology and alter plant nutrition and soil processes. *Biological Reviews*, 94: 1857–1880. <https://doi.org/10.1111/brv.12538>
- Tedersoo, L., Bahram, M. y Zobel, M. 2020. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367: 867–872. <https://doi.org/10.1126/science.aba1223>
- Thongbai, B., Tulloss, R.E., Miller, S.L., Hyde, K.D., Chen, J., Zhao, R. y Raspé, O. 2016. A new species and four new records of *Amanita* (Amanitaceae; Basidiomycota) from Northern Thailand. *Phytotaxa*, 286(4): 211–231.
- Thongbai, B., Hyde, K., Lumyong, S. y Raspé, O. 2018. High undescribed diversity of *Amanita* section *Vaginatae* in northern Thailand. *Mycosphere*, 9(3): 462–494.
- Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Torti, S.D. y Coley, P.D. 1999. Tropical monodominance: a preliminary test of the ectomycorrhizal hypothesis. *Biotropica*, 31: 220–228.
- Treseder, K. K., Maltz, M. R., Hawkins, B. A., Fierer, N., Stajich, J. E. y McGuire, K. L. 2014. Evolutionary histories of soil fungi are reflected in their large-scale biogeography. *Ecology Letters*. 17: 1086–1093.

- Trifinopoulos, J., Nguyen, L. T., von Haeseler, A. y Minh, B. Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*. 44(W1): W232–W235. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>.
- Tulloss, R.E. 2005. *Amanita*—distribution in the Americas with comparison to eastern and southern Asia and notes on spore character variation with latitude and ecology. *Mycotaxon*, 93: 189–231.
- Tulloss, R. E. 2008. Notes on methodology for study of *Amanita* (Agaricales). Tulloss, R.E. & Yang, Z.L. Studies in the genus *Amanita* Pers. (Agaricales, Fungi). [En línea] Disponible en: <http://pluto.njcc.com/~ret/amanita/mainaman.html> [Consultado el 20 de octubre de 2024].
- Tulloss, R.E., Hughes, K.W. y Possiel, L. 2016. *Amanita solaniolens*. *Studies in the Amanitaceae*.
- Tulloss, R. E., Kuyper, T. W., Vellinga, E. C., Yang, Z. L., Halling, R. E., Geml, J., Sánchez-Ramírez, S., Gonçalves, S. C., Hess, J. y Pringle, A. 2016. The genus *Amanita* should not be split. *Amanitaceae*. 1(3): 1–16. ISSN 2331-7612.
- Tulloss, R.E. y Yang, Z.L. 2016. About the Amanitaceae. Disponible en: <http://www.amanitaceae.org?About+Amanitaceae>. Consultado el 13 de septiembre de 2024.
- Tulloss, R.E. y Yang, Z.L. 2022. Studies in the Amanitaceae. Disponible en: <http://www.amanitaceae.org?home>. Consultado el 13 de septiembre de 2024.
- Turland, N.J.; Wiersema, J.H.; Barrie, F.R.; Greuter, W.; Hawksworth, D.L.; Herendeen, P.S.; Knapp, S.; Kusber, W.-H.; Li, D.-Z.; Marhold, K.; May, T.W.; McNeill, J.; Monro, A.M.; Prado, J.; Price, M.J.; Smith, G.F. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen

Code). *Regnum Vegetabile*. 159:1–254.

Uitzil- Colli, M.O. 2019. Ectomicorizas: las redes sociales y nutricionales ocultas en el bosque tropical. *Revista de Biología Tropical*, Blog–Blog.

Uitzil-Colli, M.O., Arana-Yepez, B.J. y De la Fuente, J.I. 2021. Primer registro de *Clavulina fuscolilacina* (Cantharellales, Basidiomycota) para México. *Acta Botanica Mexicana*, 128, e1789. <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1789>

Van Nuland, M. E., Averill, C., Stewart, J. D., Prylutskyi, O., Corrales, A., van Galen, L. G., Manley, B. F., Qin, C., Lauber, T., Mikryukov, V., Dulia, O., Furci, G., Marín, C., Sheldrake, M., Weedon, J. T., Peay, K. G., Cornwallis, C. K., Větrovský, T., Kohout, P., Baldrian, P., Tedersoo, L., West, S. A., Crowther, T. W., Kiers, E. T. y van den Hoogen, J. 2025. Global hotspots of mycorrhizal fungal richness are poorly protected. *Nature*. 645: 414–422. <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09277-4>

Van Galen, L. G., Stewart, J. D., Qin, C., Corrales, A., Manley, B. F., Kiers, E. T., Crowther, T. W. y Van Nuland, M. E. 2025. Global divergence in plant and mycorrhizal fungal diversity hotspots. *Nature Communications*. 16: 6702. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-6702-x>

Varga, D., Hanss, J.M., Moreau, P.A., Kovács, G.M. y Dima, B. 2024. Phylogenetic and morphological studies reveal large diversity and three new species in *Amanita* sect. *Vaginatae* (Agaricales, Basidiomycota) from Europe. *Mycological Progress*, 23(1): 38.

Větrovský, T., Kohout, P., Kopecký, M., Machac, A., Man, M., Bahnmann, B. D., Brabcová, V., Choi, J., Meszárošová, L., Human, Z. R., Lepinay, C., Lladó, S., López-Mondéjar, R., Martinović, T., Mašíňová, T., Morais, D., Navrátilová, D., Odriozola, I., Štursová, M., Švec, K., Tláškal, V., Urbanová, M., Wan, J.,

- Žifčáková, L., Howe, A., Ladau, J., Peay, K. G., Storch, D., Wild, J. y Baldrian, P. 2019. A meta-analysis of global fungal distribution reveals climate-driven patterns. *Nature Communications*. 10: 1–9.
- Vilgalys, R. y Hester, M. 1990. Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology*. 172(8): 4238–4246.
- Vizzini, A., Contu, M., Ercole, E. y Voyron, S. 2012. Rivalutazione e delimitazione del genere *Aspidella* (Agaricales, Amanitaceae), nuovamente separato da *Amanita*. *Micol Vegetazione Mediterr.* 27(2):75–90.
- Vogt, K., Asbjornsen, H., Ercelawn, A., Montagnini, F. y Valdés, M. 1997. Roots and mycorrhizas. En: Nambiar, E.K.S. y Brown, A.G. (eds.). *Management of Soil, Nutrients and Water in Tropical Plantation Forests*. CSIRO, Canberra, Australia. pp. 247–286.
- Wang, G.-S., Cai, Q., Hao, Y.-J., Bau, T., Chen, Z.-H., Li, M., David, N., Kraistudomsook, N. y Yang, Z.-L. 2024. Phylogenetic and taxonomic updates of Agaricales, with an emphasis on *Tricholomopsis*. *Mycology*, 15(2): 180–209.
- Wainwright, M., Wickramasinghe, N.C., Narlikar, J.V. y Rajaratnam, P. 2003. Microorganisms cultured from stratospheric air samples obtained at 41 km. *FEMS Microbiology Letters*, 218: 161–165.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., Van Der Putten, W.H. y Wall, D.H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304: 1629–1633. <https://doi.org/10.1126/science.1094875>
- Wartchow, F. y Costa-Maia, L. 2007. The Neotropical *Amanita crebresulcata* Bas: new citation from Northeast Brazil. *Hoehnea*, 34(2): 131–134.

- Wartchow, F., Tulloss, R. E. y Cavalcanti, M. A. Q. 2009. *Amanita lippiae*: a new species from the semi-arid Caatinga region of Brazil. *Mycologia*. 101(6): 864–870.
- Wartchow, F. y Gamboa-Trujillo, J.P. 2012. *Amanita chocoana*—a new species from Ecuador. *Mycotaxon*, 121: 405–412.
- Weijin, Z., Feng, Z., Zhiqiang, Z. y Xuewen, W. 2013. Characterization of laccase genes involved in pigment formation in basidiomycete fungi. *Fungal Biology*. 117(6): 417–426.
- Wences Cortés, A. 2025. Diversidad de las secciones Vaginatae y Validae (género *Amanita* Pers.) en la zona sur de la Cuenca de México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias. Dirigida por S. Sierra Galván. Ciudad Universitaria, agosto 2025.
- West-Eberhard, M. J. 2008. Phenotypic plasticity. En: Jørgensen, S. E. y Fath, B. D. (Eds.). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier. Ámsterdam. Pp. 2701–2707
- Wiken, E., Jiménez-Nava, F. y Griffith, G. 2011. North American terrestrial ecoregions—Level III. Commission for Environmental Cooperation, Montreal.
- Wiley, E.O. y Lieberman, B.S. 2011. *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. 2nd ed. Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Wright, J.S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1–14.
- Wu, B., Hussain, M., Zhang, W., Stadler, M., Liu, X. y Xiang, M. 2019. Current insights into fungal species diversity and perspective on naming the environmental DNA sequences of fungi. *Mycology*, 10: 127–140.

- Wurzbacher, C., Larsson, E., Bengtsson-Palme, J., Van den Wyngaert, S., Svantesson, S., Kristiansson, E., Kagami, M. y Nilsson, R.H. 2019. Introducing ribosomal tandem repeat barcoding for fungi. *Molecular Ecology Resources*. 19(1): 118–127.
- Yang, Z.L. 1997. *Die Amanita-Arten von Südwestchina*. *Bibliotheca Mycologica*, 170: 1–240.
- Yang, Z.L., Cai, Q. y Cui, Y.Y. 2018. Phylogeny, diversity and morphological evolution of Amanitaceae. *Biosystematics and Ecology Series*, 34: 359–380.
- Zhang, L. F., Yang, J. B. y Yang, Z.-L. 2004. Molecular phylogeny of eastern Asian species of *Amanita* (Agaricales, Basidiomycota): taxonomic and biogeographic implications. *Fungal Diversity*. 17: 219–238.
- Zhou, H., Guo, M., Zhuo, L., Yan, H., Sui, X., Gao, Y. y Hou, C. 2023. Diversity and taxonomy of the genus *Amanita* (Amanitaceae, Agaricales) in the Yanshan Mountains, Northern China. *Frontiers in Plant Science*, 14: 122679.
- Zunino, M. y Palestrini, C. 1991. El concepto de especie y la biogeografía. *Anales de Biología*. 17: 85–88.

ANEXOS

Cuadro 11. Lista de especies, país de origen, número de de acceso de NCBI, secuencias obtenidas del genbank (SONRG= Secuencias obtenidas, aún no registrada en Genbank; A= *Amanita*; L=*Limacella*)

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. albidostipes</i>	HKAS57358	China	MH508500	MH486758	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. alboflavescens</i>	A7	China	FJ4411037	----	Zhang <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. albogrisescens</i>	DB-2020-07-19-18	Hungria	PP375697	PP375697	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. cf. angustilamellata</i>	HKAS89451	China	MH508292	MH486431	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. annulato-vaginata</i>	TH9941	Cameroon	MZ345324	----	Koch <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. cf. annulato-vaginata</i>	Km 71	Cameroon	MZ345328	----	Mighell <i>et al.</i> , (2020).
<i>A. arenicola</i>	NY00560911	Islas	NR_151654	KY774697	Tullos <i>et al.</i> , Inédito.
	NY00560908	Vírgenes	KU985214	KY774696	
	NY00560905	Británicas	KU985211	KY774693	
	NY00560907		KU985213	KY774695	
	NY00560906		KU985212	KY774694	
	NY00560902		KU985210	KY774690	

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. arenicola</i>	iNAT48728401	Estados unidos	OP028484	---	Franck <i>et al.</i> , Inédito.
	MC	México	SONRG	SONRG	Colli Inédito.
<i>A. basiana</i>	RET 308-4	Italia	KP258986	KP258987	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>A. basii</i>	Mushroom Observer .org/323168	México	MW857546	---	Rockefeller Inédito.
<i>A. laurae</i>	XAL-Guzman- 21975	México	MW857546	---	Sánchez <i>et al.</i> Inédito.
<i>A. battarrae</i>	JHM2021026	Francia	PP375782	---	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. betulae</i>	RET 278-4	Noruega	MT229878	---	Tullos <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. brunneos- quamata</i>	BZ2014_08	Tailandia	MF461582	MF461566	Thongbai <i>et al</i> , Inédito.
<i>A. calida</i>	JA-CUSSTA 9324	España	OK316924	OK316960	Illescas & Plaza (2020).
<i>A. caesarea</i>	DU	China	MW051659	---	Qi & Du, Inédito
<i>A. ceciliae</i>	JMM201809- 14	Francia	MN490692	---	Hans & Moreau (2020).

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. changutia</i>	HKAS92100	China	MH508299	MH486442	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. cingulata</i>	HKAS100640	China	MH508309	MH486454	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. cinctipes</i>	HKAS101388	China	MH508304	MH486448	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. colombiana</i>	ANDES_F2273 _penagos3	Colombia	KT008023	KT008037	Varga <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. constricta</i>	SMI197	Canadá	HQ650724	---	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. coryli</i>	AB11-08-45	Francia	MN490656	---	Hans & Moreau (2020).
<i>A. craseoderma</i>	INPA No. 265534 TRTC176599	Brasil	ON392702	ON392673	Moncalvo <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. crebresulcata</i>	INPA No. 265556	Brasil	ON392696	ON392665	Moncalvo <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. crocea</i>	PG-2023-07- 27-1	Hungría	PP375716	---	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. deflexa</i>	DB-2020-10- 03-1	Hungría	PP375655	PP375202	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. domingensis</i>	JBSD130784	República Dominicana	NR_174910	MT991053	Crous <i>et al.</i> , (2020).
	JBSD130785		MT991053	MT991053	

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. domingensis</i>	JBSD130786	República Dominicana	MT991054	MT991059	Crous <i>et al.</i> , (2020).
	iNAT614511-10	Estados Unidos	OP028514	---	Franck <i>et al.</i> , Inédito.
	CC_22-110	México	SONRG	---	Este estudio
	CC_23-115	México	SONRG	SONRG	Este estudio
	Soil DNA	México	SONRG	---	Estrada-Avendaño, Inédito
<i>A. aff. Drummondii</i>	JAC13423	Nueva Zelanda	MT863764	MT862272	Cooper, Inédito
<i>A. electra</i>	DL2007201	Francia	PP375795	---	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. flavidogrisea</i>	BZ2015_44	Tailandia	MF461574	MF461554	Thongbai <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. fulva</i>	JMH2019003	Francia	PP375801	PP375201	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. fulvoides</i>	DB-2020-07-04-8	Hungría	PP375661	PP375207	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. griseo-caerulea</i>	DL141120A	Francia	PP375691	PP375228	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. griseofolia</i>	HKAS96928	China	MH508379	MH486567	Cui <i>et al.</i> , (2018)

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. griseofulva</i>	DB-2020-07-25-2	Hungría	PP375677	PP375217	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. herculis</i>	DB-2018-07-07-04	Hungría	PP375776	PP375271	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. huijsmanii</i>	DB-2020-07-19-15	Hungría	PP375787	PP375276	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. jacksonii</i>	iNat89874251	Estados Unidos	ON774746	---	Grootmyers <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. lignitincta</i>	HKAS69411	China	MH508424	MH486625	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. aff. lignitincta</i>	A14	China	FJ441045	---	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. lippiae</i>	RET 418-2	Brasil	KP258991	KP258992	Tullos <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. liquii</i>	HKAS36611	China	AY436462	AY436493	Zhang <i>et al.</i> , (2004)
<i>A. livido-pallescent</i>	TO MC121009	Francia	KX834245	---	Vizzini <i>et al.</i> , (2016)
<i>A. luteola-mellata</i>	KM 75	Cameroon	MT446258	MT446266	Mighell <i>et al.</i> , (2020).
<i>A. luteoparva</i>	BZ2015_46	Tailandia	MF461575	MF461556	Thongbai <i>et al.</i> , (2018)
<i>A. madagasca-riensis</i>	JEIC0588	Benin	ON843334	---	Codjia <i>et al.</i> , (2023).

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. mairei</i>	PAM0010311	Francia	MN490695	---	Hans & Moreau (2020).
<i>A. mortenii</i>	DB-2021-08-27-1	Austria	PP375775	PP375270	Varga et al.,(2024).
<i>A. neocinctipes</i>	HKAS78463	China	MH508443	---	Cui et al., (2018).
<i>A. nivalis</i>	DB-2021-08-09-1	Hungría	PP375689	PP375226	Varga et al.,(2024).
<i>A. olivaceo-grisea</i>	RET 877-2	Polonia	MT073014	---	Tullos et al., Inédito
<i>A. olivovaginata</i>	SUA138	Pakistan	MF489722	MF491875	Sadiquallah et al., Inédito.
<i>A. orienticrocea</i>	HKAS73823	China	MH508463	MH486698	Cui et al., (2018).
<i>A. ovalispora</i>	HKAS79625	China	MH508479	MH486722	Cui et al., (2018).
<i>A. pachycolea</i>	HKAS101423	Estados unidos	MH508481	MH486725	Cui et al., (2018).
<i>A. paludosa</i>	RET 881-6	Rusia	MZ522135	MZ522129	Tullos et al., Inédito
<i>A. pekeoides</i>	JAC13244	Nueva zelanda	MT863761	MT862269	Cooper, Inédito.
<i>A. pseudo-argentea</i>	MV 21.5400	Italia	ON922911	---	Miglioizzi y Donato,(2020).

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. pseudovaginata</i>	HKAS70170	China	MH508532	MH486792	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. retenta</i>	HKAS69787	China	MH508542	MH486801	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. simulans</i>	BoGy-2019-05-28-1	Romania	PP375717	PP375241	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. aff. sinicoflava</i>	TRTC156824	Canadá	ON392539	—	Moncalvo <i>et al.</i> , Inédito.
<i>Amanita</i> sp.	PC 0084422	Madagascar	JQ512097	—	Thang <i>et al.</i> , (2015).
	JEIC0421	Benin	ON843324	ON843364	Codjia <i>et al.</i> , (2023).
	JEIC0723	Benin	ON843329	ON843369	Codjia <i>et al.</i> , (2023).
	JEIC0599	Togo	ON843327	ON843367	Codjia <i>et al.</i> , (2023).
	JEIC0510	Guinea	ON843323	ON843360	Codjia <i>et al.</i> , (2023).
<i>Amanita</i> sp. “albemarlensis”	RET 690-3	Estados Unidos	MK085521	MK085520	Tullos <i>et al.</i> , Inédito.
<i>Amanita</i> sp. “AMV1782”	AMV1782	Colombia	KT724060	KT724076	Vasco Palacios, Inédito
<i>Amanita</i> sp. “Batonrougensis”	RET 685-4	Estados Unidos	MK900628	MK900629	Tullos <i>et al.</i> , Inédito

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>Amanita</i> sp. "Cochiseana"	RET 426-7	Estados Unidos	KP866195	KP866199	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp. "GSM04"	RET 375-9	Estados Unidos	KX018794	KX018802	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp. "homolalittenii"	RET 288-3	Estados Unidos	KY435392	KY435393	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp. "Lewisii"	RET 682-3	Estados Unidos	MN963592	MN963591	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp. "longicuneus"	RET 699-3B	Estados Unidos	KY580766	KY580764	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp. "pakimpodensis"	RET 649-2	Estados Unidos	KY549355	KY549352	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp. "Penetratrix"	RET 437-3	Estados Unidos	KX219638	KX219643	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp. "Semiobruta"	RET 691-1	Estados Unidos	KY435402	KY435401	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>Amanita</i> sp3.	INPA No. 265617	Brasil	ON392699	ON392670	Moncalvo <i>et al.</i> , Inédito.
<i>Amanita</i> sp4.	INPA No. 265696	Brasil	ON392697	ON392666	Moncalvo <i>et al.</i> , Inédito.

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. spadicea</i>	DB-2021-08-27-4	Austria	PP375772	PP375267	Varga <i>et al.</i> , (2024).
<i>A. sponso</i>	PAM1811 0303	España	OQ357629	---	Hans & Moreau (2020).
<i>A. strobilaceo-volvata</i>	JEIC0609	Costa de Marfil	ON843330	ON843372	Codjia <i>et al.</i> , (2023).
<i>A. sub-ovalispora</i>	BZ2015_70	Tailandia	MF461580	MF461562	Thongbai <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. sulcatissima</i>	INPA No. 265260	Brasil	ON392703	ON392677	Moncalvo <i>et al.</i> , Inédito.
<i>A. tenuifulva</i>	HKAS58877	China	MH508635	MH486928	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. umbrinolutea</i>	HKAS89637	China	MH508638	MH486934	Cui <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. vaginata</i>	LEM950304a	Japón	AB015691	---	Oda <i>et al.</i> , (1999).
<i>A. variicolor</i>	CMMF 003787	Canadá	NR_159564	---	Lambert <i>et al.</i> , (2018).
<i>A. velosa</i>	07004	Estados Unidos	GQ250409	---	Harper y Davis, Inédito.
<i>A. verrucosivolvata</i>	Wu1628	China	KY886480	---	Cui <i>et al.</i> , (2018).

Cuadro 11. Continuación

Nombre	Voucher	País	Número de acceso (NCBI)		Referencias
			ITS	LSU	
<i>A. zonata</i>	EFHAAU755	China	OR042762	OR042736	Cui <i>et al.</i> , (2023).
<i>L. bangladesh- ana</i>	HKAS:75316	Bangladesh	KR816865	KR816866	Hosen <i>et al.</i> , (2017).
<i>L. glischra</i>	RET 502-8	Estados Unidos	KT168221	KT168222	Tullos <i>et al.</i> , Inédito
<i>L. subtropicana</i>	LAH 35706	Pakistan	NR_177176	NG_088301	Izhar <i>et al.</i> , (2022).



Figura 12. *Amanita domingensis* var. *domingensis*. Foto de Crous et al. (2020).



Figura 13. *Amanita domingensis*, ejemplar de Florida, Estados Unidos. Foto de Alan Franck