

ALESSANDRO FELLIN, RENATO JONNY FERRARI

AGARICUS KERRIGANII, UNA RARA SPECIE RINVENUTA IN TRENTINO ALTO ADIGE

Riassunto

Gli autori riportano le caratteristiche macro e microscopiche di Agaricus kerriganii, taxon inedito per la micoflora italiana, in base a una raccolta effettuata nel comune di Ton (provincia di Trento, Italia). Lo studio degli elementi macromorfologici e microscopici ha permesso di attribuire la raccolta alla specie fino ad oggi nota solo in Spagna, Stati Uniti e Repubblica Ceca. Nel seguente contributo verranno discussi l'inquadramento tassonomico della specie e verranno forniti al contempo una tavola dei principali caratteri microscopici, nonché presentati i risultati dell'analisi molecolare condotta sul marcatore genetico ITS.

Abstract

The authors report the macro and microscopic characters of Agaricus kerriganii, an unpublished taxon for the Italian micoflora, on the basis of a collection carried out in the municipality of Ton (province of Trento, Italy). The study of macromorphologic and microscopic elements has allowed the collection to be attributed to the species until now known only in Spain, the United States and the Czech Republic. In the following contribution will be discussed the taxonomic classification of the species and will be provided at the same time a table of the main microscopic characters and presented the results of molecular analysis conduct on ITS genetic marker.

Key words: Agaricaceae, Agaricales, *A. kerriganii*, provincia di Trento, Ton.

Introduzione

Il versante orografico sinistro della bassa val di Non (provincia di Trento) si caratterizza per una grande eterogeneità di formazioni vegetazionali dettata dalle variazioni indotte dal forte gradiente altitudinale e, non da meno, dalla mutevole esposizione dei versanti boscati. Da anni è consuetudine degli scriventi frequentare tali zone alla "scoperta" della micoflora ivi presente, la quale, in condizione climatiche favorevoli, risulta nel periodo autunnale particolarmente ricca e diversificata. Nel corso del mese di settembre 2018 abbiamo rinvenuto nei pressi di alcune piante di carpino nero, frassino minore e roverella, una specie del genere *Agaricus* L., che, date le condizioni ambientali particolarmente sfavorevoli alla crescita dei miceti in quel momento, ha richiamato la nostra attenzione essendo uno dei pochi macromiceti rinvenuti quel giorno in quel sito. Se da un lato l'inquadramento tassonomico a livello di genere e sottogenere della raccolta non poneva dubbi già sul campo, date le caratteristiche generali dei basidiomi, lo studio microscopico effettuato in un secondo momento non ci permetteva di approdare a una sicura determinazione. Ciò è stato motivo di ulteriore stimolo per condurre degli studi di approfondimento attraverso i quali l'identità della nostra raccolta è risultata poi essere quella di *Agaricus kerriganii*, taxon la cui distribuzione a livello europeo appare attualmente nota solo in alcune nazioni.

MATERIALI E METODI**Analisi morfometriche**

I basidiomi sono stati fotografati in habitat tramite l'ausilio di una fotocamera Nikon D80, munita di obiettivo AF Micro nikkor 40 mm. La descrizione macroscopica è stata effettuata su esemplari freschi appena raccolti. Per l'analisi microscopica ci siamo avvalsi dei seguenti

microscopi: un microscopio Leica modello DMLS binoculare con una dotazione standard di obiettivi planacromatici 10, 40, 63 e 100 × ad immersione e un microscopio Zeiss Axiolab trinoculare con obiettivi 10, 40 e 100 × ad immersione, dotato di camera Optika 4083-B5. Le misurazioni dei caratteri microscopici sono state effettuate tramite l'utilizzo del programma Optika Vision Lite 2.1. Le analisi microscopiche sono state eseguite sia su materiale fresco che su campioni secchi precedentemente reidratati in acqua distillata. I liquidi di montaggio scelti per l'osservazione dei preparati sono Rosso Congo come colorante universale, acqua distillata per la misurazione delle spore e Ammonio idrato per la localizzazione dei pigmenti. La misurazione delle spore è stata condotta prelevando quelle mature depositate nella parte alta del gambo e nella trama lamellare, tenendo conto ai fini statistici di un set minimo di spore pari a 30 unità. I campioni secchi sono stati depositati presso gli erbari privati degli autori.

Analisi molecolare

L'estrazione, l'amplificazione e il sequenziamento del DNA per l'analisi genetica sono stati eseguiti presso il laboratorio di analisi molecolare Alvalab in Spagna (Oviedo) secondo metodiche standard. La sequenza ottenuta, relativa alla regione ITS, è stata poi confrontata con quelle presenti nei database pubblici Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) e UNITE (<http://unite.ut.ee>) attraverso l'algoritmo d'analisi Blastn (ALTSCHUL ET AL., 1997) al fine di ricercare le sequenze maggiormente simili da includere nel dataset per l'analisi filogenetica. Per la ricostruzione filogenetica si sono scelte preferenzialmente le sequenze derivanti dai lavori condotti da autori notoriamente impegnati nello studio del genere *Agaricus* (ZHAO ET AL., 2016; HE ET AL., 2017, 2018). Le sequenze di *A. campestris* (KM657927) e *A. langei* (JF97181) sono state scelte come *outgroup* in base agli studi condotti da PARRA ET AL. (2018) e HE ET AL. (2017). L'allineamento è stato effettuato con MAFFT (KATO ET AL., 2002), mantenendo le impostazioni di default del programma e successivamente importato in MEGA 6.0 (TAMURA ET AL., 2013) per la verifica visiva e la correzione manuale attraverso la quale si sono tagliate le parti iniziali e terminali dell'allineamento stesso. Il miglior modello di sostituzione nucleotidica (HKY+G) è stato scelto in base ai risultati derivanti dall'analisi condotta con jModelTest 2 (DARRIBA ET AL., 2012), considerando i criteri AIC (Akaike Information Criterion) e BIC (Bayesian Information Criterion). Il modello è stato poi caricato in MrBayes 3.2.6 (RONQUIST ET AL., 2012), andando a condurre un'analisi bayesiana tramite l'utilizzo del modello evolutivo HKY+G precedentemente stimato con due analisi separate di 4 catene per 1.000.000 di generazioni e campionamento ogni 100 generazioni fino al raggiungimento dei parametri di convergenza (PSFR = 1) dopo circa 600.000 generazioni. Il 25% degli alberi campionati è stato eliminato e con i rimanenti è stato costruito un albero di consenso con il criterio di "majority rule". Il filogramma risultante (Fig. 1) è stato importato e visualizzato dal programma FigTree, versione 1.4.4. (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). La percentuale di identità (*Pairwise % Identity*) delle sequenze ITS è stata calcolata con Geneious Prime 2019 (<http://www.geneious.com>).

Risultati

Dal sequenziamento si è ottenuta una sequenza relativa alla regione ITS della lunghezza di 758 pb che è andata a costituire, insieme ad altre 40 sequenze derivate da Genbank, il dataset per l'analisi filogenetica rappresentato da una matrice finale di 41 taxa per un totale di 650 caratteri. Le due sequenze di *Agaricus kerriganii* formano con la nostra denominata "*Agaricus kerriganii* Italia 2018" un clado supportato statisticamente (BPP = 0,89) e esibiscono una percentuale di identità del 99,00% (*Pairwise % Identity*) con differenze massime nella regione ITS fino a 12pb. Le tre sequenze di *Agaricus kerriganii* risultano conspecifiche e la variabilità genetica intraspecifica osservata nella regione ITS risulta essere in parte il prodotto del gran numero di eteromorfismi genetici che caratterizzano tale specie. Il clado di *Agaricus kerriganii* appare a sua

volta in posizione sister rispetto a quello costituito da *Agaricus armandomyces* M.Q. He & R.L. Zhao e l'ipotesi risulta moderatamente sostenuta statisticamente (BPP = 0,82).

Agaricus kerriganii L.A. Parra, B. Rodr., A. Caball., Martín-Calvo & Callac, 2013

Descrizione macroscopica della raccolta

Taglia specie di taglia medio-piccola.

Cappello convesso, poi lievemente depresso al centro, largo circa 4 cm con zona centrale ben delimitata di un colore rosa-violaceo e zona perimetrale più chiara, biancastra verso il margine che si presenta debolmente revoluto. Superficie pileica fibrillosa con fibrille color vinaccia più scure rispetto al colore di fondo, disposte radialmente e concentrate maggiormente verso il centro del cappello, assenti verso il margine pileico che risulta liscio.

Gambo lungo 5-6 × 0,7-0,9 cm, clavato e piegato verso il basso con base debolmente bulbosa, provvista di residui miceliari sotto forma di rizoidi di colore bianco, internamente fistuloso. Superficie liscia di colore bianco nella parte mediana, sfumata di lilacino sopra l'anello e nella zona di inserzione delle lamelle al gambo, con deboli colorazioni giallastre, invece, concentrate verso la parte basale bulbosa.

Lamelle piuttosto fitte, intercalate da lamellule, inserzione libera al gambo con filo eroso biancastro, lilacine nell'esemplare più giovane, poi bruno porpora.

Carne biancastra, progressivamente giallastra in seguito a manipolazione, odore molto debole, anisato.

Anello supero, sottile, fragile per lo più liscio e bordato di un color giallo-ocra al margine, posizionato nella parte medio-alta dello stipite.

Reazioni macrochimiche reazione al KOH al 20% positiva, gialla; reazione di Schaeffer non testata.

Habitat in boschi con presenza di *Quercus pubescens* Willd., *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus ornus* L. e *Ostrya carpinifolia* Scop.

Raccolte studiate: unica raccolta di due esemplari effettuata in data 09/09/2018, Trentino Alto-Adige, comune di Ton (provincia di Trento), loc. Masi di Vigo, altitudine 700 m s.l.m., fra la lettiera, in prossimità di piante di *Quercus pubescens* Willd., *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus ornus* L. e *Ostrya carpinifolia* Scop., substrato di natura calcarea con esposizione ad ovest. Coordinate geografiche: 46° 14' 42" N / 11° 04' 43" E. Leg. A. Fellin. Numero di erbario personale AF-2018-050.

Descrizione microscopica della raccolta

Spore (4) 4,7 (5,5) × (3,1) 3,5 (4,2) µm, Qm = 1,3, da subellittiche a largamente ellittiche, di colore bruno, bruno-scuro, lisce, a parete spessa (< 0,6 µm), provviste di apicolo, prevalentemente monoguttulate ma anche pluriguttulate.

Basidi clavati, da tozzi a slanciati, tetrasporici, raramente tri/bisporici, presenza di pigmento intracellulare costituito da fini granuli di colore olivaceo. Dimensioni 17-21 × 6,5-8 µm.

Cheilocistidi da comuni a multisetati alla base con lunghezze comprese tra i 20-40 µm e articolo terminale di forma cilindrico-clavata e di dimensioni comprese tra 18-20 × 8-13 µm. Rilevata presenza di pigmento intracellulare di colore olivastro disperso in granuli più o meno densi.

Pileipellis con formazione a cutis con ife cilindracee più o meno intrecciate, settate, dimensioni inferiori a 11 µm, con articoli terminali più o meno ottusi e di larghezza inferiore a 8 µm, presenza di pigmento intracellulare di color bruno giallastro e di pigmento parietale incrostante costituito da finissimi granuli, concentrato maggiormente negli strati superficiali della suprapellis.

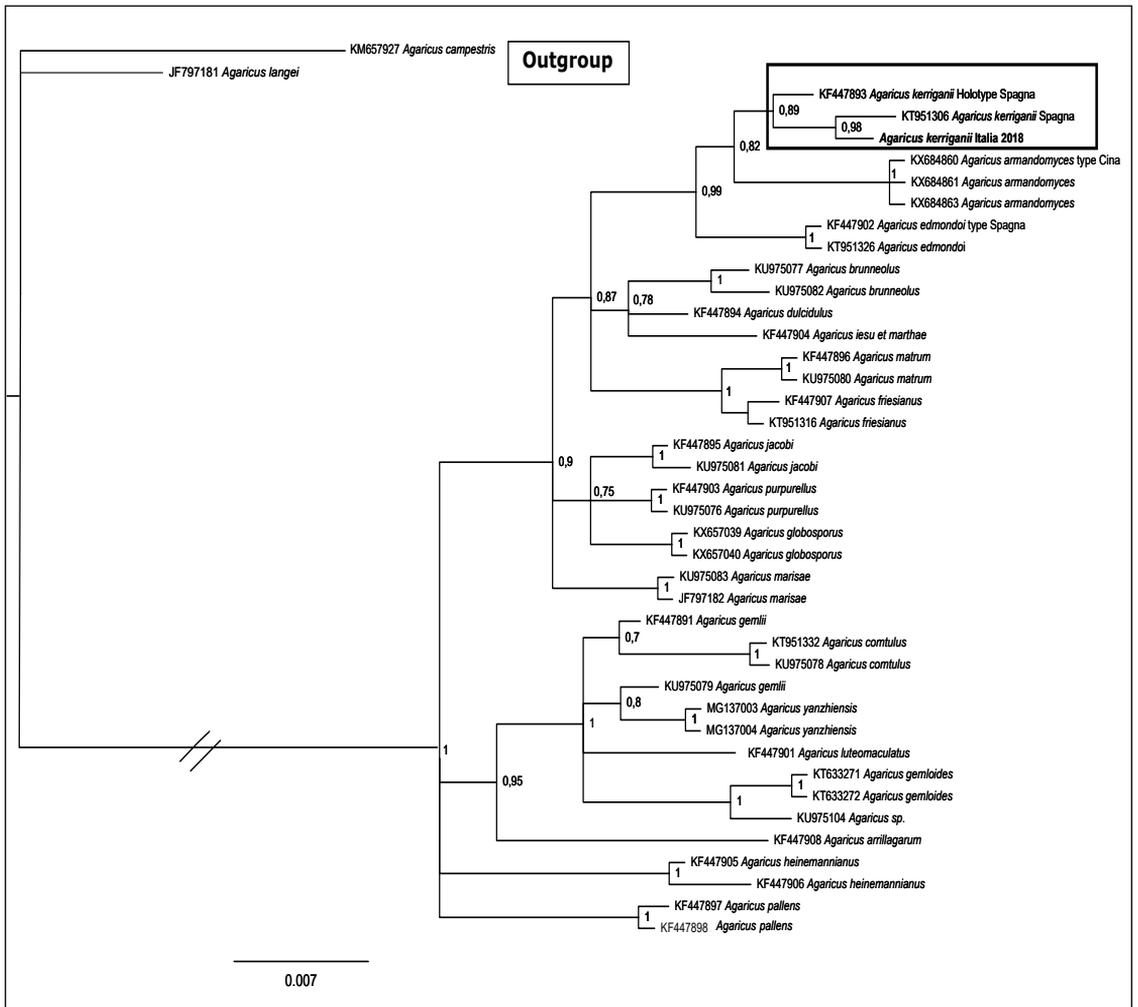


Fig 1: Albero filogenetico prodotto dall'analisi di inferenza bayesiana della regione ITS (ITS1-5.8s-ITS2) di specie appartenenti al genere *Agaricus* sez. *Minores*. A livello dei nodi sono indicati i valori di BPP ≥ 70 . La nostra sequenza di *Agaricus kerriganii* appare evidenziata in grassetto.

Discussione

Il genere *Agaricus* L. 1753 (*Agaricaceae*, *Agaricales*) raggruppa un alto numero di specie saprotrofe stimate in più di 500 entità a distribuzione mondiale alcune delle quali note per l'alto interesse e valore commerciale (ZHAO ET AL., 2011, 2016; CHEN ET AL., 2017; HE ET AL., 2017). Le specie appartenenti a tale genere sono facilmente riconoscibili già sul campo per la presenza di un pileo di colorazioni bianche o brune, la presenza di lamelle ad inserzione libera al gambo che si tingono di color porpora per effetto della maturazione delle spore e per la presenza di un velo parziale (HEINEMANN, 1956; SINGER, 1986; ZHAO ET AL., 2016). La tassonomia e la sistematica del genere *Agaricus* hanno subito, a partire dalla fine degli anni '90, una serie di repentini cambiamenti dettati dall'introduzione sempre più prorompente delle tecniche di biologia molecolare le quali hanno riplasmato in chiave filogenetica la tradizionale impostazione tassonomica infragenerica

Taxa	Voucher	ITS Genbank accession numbers	Origine geografica
<i>Agaricus kerriganii</i>	LAPAG808	KT951306	Spagna
<i>Agaricus kerriganii</i> T	AH-44509	KF447893	Spagna
<i>Agaricus edmondoi</i>	LAPAG412	KT951326	Spagna
<i>Agaricus edmondoi</i> T	LAPAG80	KF447902	Spagna
<i>Agaricus dulcidulus</i>	PRM909627	KF447894	Repubblica Ceca
<i>Agaricus iesu-et-marthae</i>	LAPAG41	KF447904	Spagna
<i>Agaricus brunneolus</i>	LAPAG654	KU975077	Repubblica Ceca
<i>Agaricus brunneolus</i>	LAPAG938	KU975082	Spagna
<i>Agaricus friesianus</i> T	F156208	KF447907	Svezia
<i>Agaricus friesianus</i>	LAPAG592	KT951316	Francia
<i>Agaricus matrum</i>	LAPAG916	KU975080	Spagna
<i>Agaricus matrum</i> T	AH44506	KF447896	Spagna
<i>Agaricus heinemannianus</i>	LAPAG302	KF447906	Spagna
<i>Agaricus heinemannianus</i> T	AH19381	KF447905	Spagna
<i>Agaricus pallens</i>	LAPAG441	KF447898	Spagna
<i>Agaricus pallens</i>	LAPAG580	KF447897	Spagna
<i>Agaricus arrillagarum</i> T	AH44508	KF447908	Francia
<i>Agaricus gemlii</i> T	AH44510	KF447891	Spagna
<i>Agaricus gemlii</i>	LAPAG286	KU975079	Spagna
<i>Agaricus comtulus</i>	LAPAG724	KT951332	Spagna
<i>Agaricus comtulus</i>	LAPAG303	KU975078	Spagna
<i>Agaricus luteomaculatus</i>	CA331	KF447901	Francia
<i>Agaricus</i> sp.	ZD1528	KU975104	Cina
<i>Agaricus gemloides</i> T	ZRL2014084	KT633271	Cina
<i>Agaricus gemloides</i>	ZRL2014009	KT633272	Cina
<i>Agaricus marisae</i> T	LAPAG111	JF797182	Spagna
<i>Agaricus marisae</i>	LAPAG138	KU975083	Spagna
<i>Agaricus jacobi</i> T	AH44505	KF447895	Spagna
<i>Agaricus jacobi</i>	LAPAG942	KU975081	Spagna
<i>Agaricus purpurellus</i>	LAPAG944	KU975076	Repubblica Ceca
<i>Agaricus purpurellus</i>	LAPAG682	KF447903	Italia
<i>Agaricus armandomyces</i>	ZRL2015991	KX684863	Cina
<i>Agaricus armandomyces</i>	ZRL2015998	KX684861	Cina
<i>Agaricus armandomyces</i> T	ZRL2015992	KX684860	Cina
<i>Agaricus globosporus</i>	ZRL2012658	KX657040	Cina
<i>Agaricus globosporus</i> T	ZRL2012656	KX657039	Cina
<i>Agaricus yanzhiensis</i> T	ZRL20162082	MG137003	Cina
<i>Agaricus yanzhiensis</i>	HMAS0281085	MG137004	Cina
<i>Agaricus campestris</i> T	LAPAG370	KM657927	Spagna
<i>Agaricus langei</i>	LAPAG141	JF797181	Spagna

Tab 1. Nomi dei taxa e i relativi *accession numbers* utilizzati per la ricostruzione filogenetica. La lettera "T" si riferisce al *typus*.



Agaricus kerriganii in habitat.

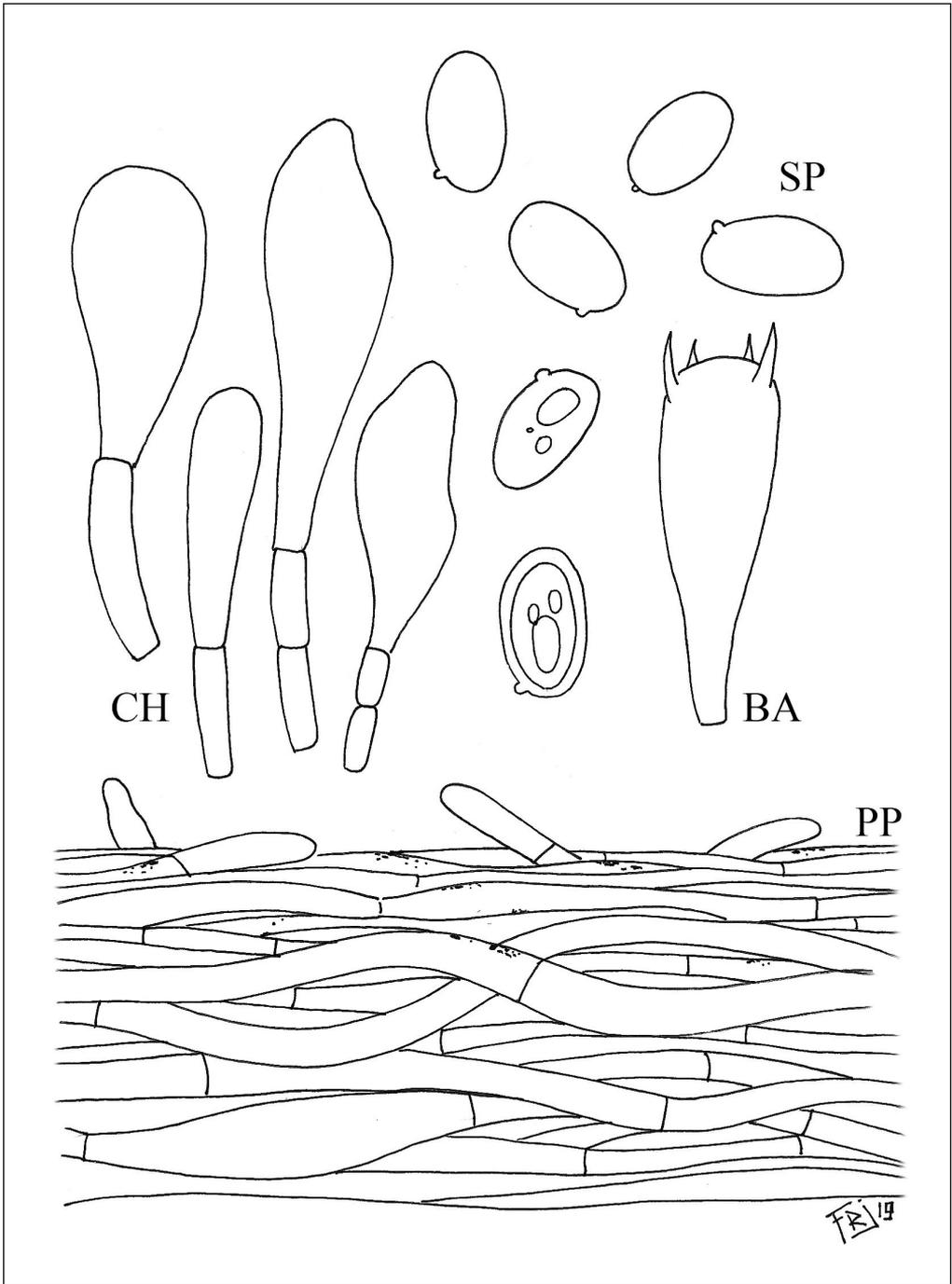
Foto di Alessandro Fellin



Il bosco di Ton con il luogo della raccolta di *A. kerriganii*.

Foto di Alessandro Fellin

basata su un approccio di indagine di stampo “morfologico” a favore di una prospettiva tassonomica più stabile e standardizzata (ZHAO ET AL., 2016). Il connubio infatti tra più metodologie di studio integrate che abbinano ai dati morfologici quelli derivanti dall’analisi molecolare su più marcatori genetici, nonché, negli ultimi anni, l’introduzione del “tempo di divergenza” quale carattere diagnostico chiave per la nuova ulteriore delimitazione dei taxa a livello sopraspecifico, hanno gettato nuova luce sulla storia evolutiva del genere *Agaricus*, nel quale, sia i fattori climatici che biogeografici, sembrano avere avuto grande influenza nel processo di differenziazione delle varie linee evolutive (CHEN ET AL., 2018, ZHAO ET AL., 2016, HE ET AL., 2017). Se quindi storicamente la sistematica del genere *Agaricus* prevedeva la ripartizione in tre sottogeneri *Agaricus*, *Lanagaricus* e *Conioagaricus* e in otto sezioni in virtù di caratteri morfologici e macrochimici, la nuova impostazione tassonomica introdotta da ZHAO ET AL. (2016) e ulteriormente implementata da PARRA ET AL. (2018) e HE ET AL. (2018), vede la proliferazione



Agaricus kerriganii. Tavola microscopica. SP. Spore; BA. Basidi; CH. Cheilocistidi; PP. Pileipellis.

Disegno di Renato Jonny Ferrari

in seno al genere *Agaricus* di ben 6 sottogeneri e 24 sezioni (CHEN ET AL., 2017; PARRA ET AL., 2018; HE ET AL., 2018). Fra questi sottogeneri monofiletici, *Agaricus* subg. *Minores* (Fr.) R.L. Zhao & Moncalvo raggruppa specie accomunate dalle seguenti caratteristiche generali: reazione al KOH positiva, reazione di Schaeffer non sempre costante ma per lo più positiva, odore di mandorle amare o anice, ingiallimento della carne e dei basidiomi in seguito a manipolazione o esposizione all'aria e presenza di un anello supero, fragile, semplice o doppio, con la superficie inferiore dello stesso liscia o squamulosa (PARRA, 2008, 2013; ZHAO ET AL., 2016). Sul piano microscopico risultano caratterizzanti i cheilocistidi di forma piriforme, clavata o comune presenti o assenti a seconda delle specie. *Agaricus* subg. *Minores* comprende a sua volta tre sezioni: *Agaricus* sez. *Leucocarpi* Linda J. Chen & Callac (CHEN ET AL., 2017: 181), monospecifica, costituita da: *Agaricus leucocarpus* Linda J. Chen, Callac, R.L. Zhao & K.D. Hyde, specie di origine asiatica; *Agaricus* sez. *Pantropicales* L.A. Parra, Angelini, B. Ortiz, Linda J. Chen & Callac di recente istituzione, che annovera taxa di origine tropicale provenienti dalla Repubblica Dominicana e dall'Asia; *Agaricus* sez. *Minores* (Fr.) Heinem. Quest'ultima sezione, la quale raggruppa il più ampio spettro di specie distribuite sia nelle regioni temperate che tropicali e stimate ad oggi in circa 80 entità (ZHAO ET AL., 2011, PARRA, 2013, CHEN ET AL., 2017, He et al., 2017), condivide le caratteristiche generali proprie del sottogenere di appartenenza ma racchiude specie caratterizzate da una reazione di Schaeffer positiva, il velo scarsamente sviluppato o assente e la conformazione della parte inferiore dell'anello che non risulta né fioccosa né squamulosa.

Agaricus kerriganii risulta essere una specie descritta originariamente in Spagna e inserita nella sezione *Minores*, la cui origine filogeografica appare riconducibile all'area tropicale asiatica, contesto geografico dal quale, nel lontano Miocene, ebbero modo di trasmigrare attraverso l'altopiano Tibetano buona parte delle specie della sezione che attualmente trovano diffusione nelle aree temperate d'Europa (HE ET AL., 2017). Macromorfologicamente *A. kerriganii* si caratterizza per le dimensioni medio piccole dei basidiomi (pileo 30-60 mm), il cappello con una zona centrale bicolore dotata di tonalità rosa-rossicce e la presenza di fibrille rosa-porpora disposte radialmente sul pileo. Microscopicamente circoscrivono il seguente taxon le spore di taglia piccola con dimensioni inferiori ai 5 μm e di forma largamente ellittica ($Q_m = 1,4$) e i cheilocistidi clavati e multisettati. La nostra raccolta di *A. kerriganii* appare nel complesso in linea, sia sotto il profilo macromorfologico nonché microscopico, con i dati disponibili in letteratura riportati per tale taxon. Discrepanze di ordine ecologico della nostra raccolta, avvenuta in un bosco termofilo di carpino nero, roverella e frassino minore, rispetto all'ecologia di tipo più xerico documentata per tale specie, ci vengono confermate (PARRA com. pers.) anche per la collezione di *A. kerriganii* effettuata in Repubblica Ceca in quel caso avvenuta in un bosco umido con querce e tigli. Futuri e ulteriori ritrovamenti di tale specie potrebbero sicuramente fornire ulteriori dati sulle attitudini ecologiche e la distribuzione geografica di tale specie in Europa. I taxa che mostrano maggiore affinità rispetto al nostro taxon nell'aspetto fenotipico risultano essere *Agaricus edmondoi* L.A. Parra, Cappelli & Callac e *Agaricus armandomyces* M.Q. He & R.L. Zhao. *A. armandomyces* è una specie extraeuropea di provenienza cinese, ecologicamente differente, rinvenuta in foreste di *Pinus armandii* Franch., ubicate tra i 2.000 e i 3.000 metri di altitudine. Tale taxon risulta simile macroscopicamente ad *A. kerriganii* in virtù della taglia medio piccola (pileo 16-42 mm), il viraggio al giallo delle parti esposte all'aria, la forma e dimensione delle spore che non superano i 5 μm in lunghezza e i cheilocistidi di forma piriforme, dotati in questo caso di setto basale. *A. edmondoi* risulta macroscopicamente molto simile sia ad *A. kerriganii* che ad *A. armandomyces*. Tale entità, relegata ecologicamente agli ambienti xerici della Penisola Iberica e dell'Italia insulare, condivide macroscopicamente con le altre due specie sopracitate la taglia medio-piccola dei basidiomi (pileo 20-60 mm) e la presenza sul cappello di fibrille rosso-brunastre; sotto il profilo microscopico le differenze risultano piuttosto sottili, legate per lo più alla dimensione dei cheilocistidi che superano spesso la lunghezza di 30 μm e le spore con dimensioni maggiori di 4,5 \times 3,2 μm . *Agaricus globosporus* M.Q. He & R.L.

Zhao, specie di origine cinese, mostra affinità genetica con le specie sopradescritte (HE ET AL., 2017). Macroscopicamente tuttavia risulta simile ad *Agaricus brunneolus* (J.E. Lange) Pilát and *Agaricus comtulus* Fr. per le colorazioni brune del pileo e la forma-dimensione dei cheilocistidi, tipicamente comune e clavata. Le spore inoltre si presentano di forma subglobosa (Q = 1,0-1,3) (HE ET AL., 2017). Data però la sovrapposizione di caratteri morfologici esibiti e condivisi da buona parte dei taxa collocati all'interno di *Agaricus* sez. *Minores*, la difficile caratterizzazione delle varie specie anche sul piano microscopico, vista la variabilità intrinseca rilevata già in seno alle singole raccolte, un approccio di studio basato solo sui caratteri macromorfologici renderebbe incerta e problematica la circoscrizione tassonomica delle varie entità, motivo per il quale l'implementazione dei dati di biologia molecolare appare un passaggio fondamentale per un corretto inquadramento sistematico dei singoli taxa (BICKFORD ET AL., 2007, HE ET AL., 2017, PARRA, 2013).

Ringraziamenti

Desideriamo ringraziare Luis Alberto Parra (Spagna) e Alberto Cappelli (Italia) per le informazioni inerenti la distribuzione di *Agaricus kerriganii* in Italia e in Europa.

Indirizzi degli Autori

Alessandro Fellin

Via G. Canestrini 10/b, 38028 Revò, Trento.

E-mail: fellin6384@yahoo.it

Renato Jonny Ferrari

Santo Stefano, 46, 39030 San Lorenzo di Sebato, Bolzano.

E-mail: maserati92@hotmail.it

Bibliografia

- ALTSCHUL S.F., MADDEN T.L., SCHAFER A.A., ZHANG J., ZHANG Z., MILLER W. & LIPMAN D.J. – 1997: *Gapped BLAST and PSI-Blast: a new generation of protein database search programs*. Nucleic Acids Research 25: 3389-3402. (<https://doi.org/10.1093/nar/25.17.3389>)
- BICKFORD D., LOHOMAN D.J., SODHI N.S., PETER K.L., RUDOLF M., KEVIN W., KRISTA K. & INDRANEIL D. – 2007: *Cryptic species as a window on diversity and conservation*. Trends in Ecology & Evolution 22: 148-155.
- CHEN J., CALLAC P., PARRA L.A., KARUNARATHNA S.C., HE M.Q., MOINARD M., DEKESELA K., RASPE O., WISITRASSAMEEWONG K., HYDE K.D., ZHAO R.L. & AL. – 2017: *Study in Agaricus subgenus Minores and allied clades reveals a new American subgenus and contrasting phylogenetic patterns in Europe and Greater Mekong Subregion*. Persoonia 38: 170-19.
- DARRIBA D., TABOADA GL., DOALLO R. & POSADA D. – 2012: *JMODELTEST2: more models, new heuristics and parallel computing*. Nature Methods 9(8): 772. (<https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>)
- HE M.Q., CHEN J., ZHOU J.L., CHEEWANGKON R., KEVIN D. & ZHAO R.L. – 2017: *Tropic origins, a dispersal model for saprotrophic mushrooms in Agaricus, section Minores, with descriptions of sixteen new species*. Scientific Reports 7(1): 5122.
- HE M.Q., HYDE K.D., WEI S.L., XI Y.L., CHEEWANGKON R. & ZHAO R.L. – 2018: *Three new species of Agaricus section Minores from China*. Mycosphère 9: 189-201.
- HEINEMANN P. – 1956: *Champignons récoltés au Congo Belge par madame M. Goossens-Fontana. II. Agaricus Fr.* Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 26(1): 1-127.
- KATO H., MISAWA K., KUMA K. & MIYATA T. – 2002: *MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform*. Nucleic Acids Research 30: 3059-3066.
- PARRA L.A. – 2008: *Fungi Europaei, Vol. 1, Agaricus L. Allopsalliota Nauta & Bas (Parte I)*. Edizioni Candusso, Alassio, Italia.

- PARRA L.A. – 2013: *Fungi Europaei, Vol. 1A, Agaricus L. Allopsalliota Nauta & Bas (Parte II)*. Candusso Edizioni s.a.s., Alassio, Italia.
- PARRA L.A., ANGELINI C., ORTIZ-SANTANA B., MATA G., BILLETTE C., ROJO C., CHEN J. & CALLAC P. – 2018: *The genus Agaricus in the Caribbean. Nine new taxa mostly based on collections from the Dominican Republic*. *Phytotaxa* 345: 219-27
- RONQUIST F., TESLENKO M., VAN DER MARK P., AYRES D.L., DARLING A., HOHNA S., LARGET B., LIU L., SUCHARD M.A. & 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>)
- SINGER R. – 1986: *The Agaricales in modern taxonomy*, 4. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.
- TAMURA K., STECHER G., PETERSON D., FILIPSKI A. & KUMAR S. – 2013: *MEGA 6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0*. *Molecular Biology and Evolution* 30 (12): 2725-2729. (<https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>)
- ZHAO R., KARUNARATHNA S., RASPÉ O., PARRA L.A., GUINBERTEAU J., MOINARD M., KESEL A.D., BARROSO G., COURTECUISE R., HYDE K.D., GUELLY A.K., DESJARDIN D.E. & CALLAC P. – 2011: *Major clades in tropical Agaricus*. *Fungal Diversity* 51: 279-296.
- ZHAO R., ZHOU J., CHEN J., MARGARITescu S., SÁNCHEZ-RAMÍREZ S., HYDE K.D., CALLAC P., PARRA L.A., LI G. & MONCALVO J. – 2016: *Towards standardizing taxonomic ranks using divergence times—a case study for reconstruction of the Agaricus taxonomic system*. *Fungal Diversity* 78: 239-292.