

ALESSANDRO FELLIN, ENRICO ERCOLE, RENATO JONNY FERRARI

CORTINARIUS HOLOXANTHUS DALL'ITALIA SETTENTRIONALE

Riassunto

Gli autori riportano le caratteristiche macroscopiche e microscopiche di Cortinarius holoxanthus, specie scarsamente documentata e raffigurata in letteratura, della quale si sono effettuate alcune raccolte in torbiere a sfagni situate in Trentino Alto Adige (Italia). Nel presente lavoro si è affrontato l'inquadramento tassonomico della specie in esame ed è stato effettuato un confronto morfologico e molecolare con i principali taxa affini della sezione Dermocybe. A completamento del presente contributo, vengono riportati i dati derivanti dallo studio molecolare condotto e l'albero filogenetico ricostruito utilizzando il marcatore molecolare ITS e relativo alla sezione Dermocybe.

Abstract

The authors report the macroscopic and microscopic characteristics of Cortinarius holoxanthus, a poorly documented and depicted species. Some specimens have been collected in sphagnum bogs in Trentino Alto Adige (Italy). The taxonomic framework of C. holoxanthus was addressed, and a morphological and molecular comparison was carried out with the main related taxa of the Dermocybe section. To complete this contribution, the molecular data and the phylogenetic tree (reconstructed using the ITS molecular marker) were also discussed.

Keys words: Cortinarius, Dermocybe, C. holoxanthus, provincia di Trento.

Introduzione

Negli ultimi anni l'andamento climatico durante il periodo estivo non ha di certo favorito una crescita particolarmente abbondante di macromiceti sulle Alpi italiane a causa di lunghi periodi siccitosi accompagnati da temperature piuttosto elevate. Ciò ha fatto sì che “gli sforzi” nelle ricerche micologiche si concentrassero negli habitat che, per loro intrinseca natura, mantengono un alto grado di umidità nel suolo grazie alla costante copertura di sfagni, ossia le torbiere. L'attenzione delle indagini, riposta in questi particolari e selettivi ambienti, ha permesso di documentare, in alcune di esse, la presenza di *Cortinarius holoxanthus*, specie “dermociboide” del genere *Cortinarius* (Pers.) Gray, che, per quello che ci è stato possibile appurare, risulta taxon inedito per la micoflora italiana e la cui distribuzione negli altri paesi d'Europa appare scarsamente documentata.

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 60 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, equipaggiato con fotocamera Leica ICC50W, e un microscopio Zeiss Axiolab dotato di obiettivi 10, 40 e 100 × ad immersione, equipaggiato con camera Optikam 4083-B5. 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 la localizzazione dei pigmenti. La misurazione delle spore è stata condotta utilizzando le spore da sporata o quelle depositate nella parte alta del gambo, tenendo conto, ai fini statistici, di un set minimo di spore pari a 40 unità. Le dimensioni sporiali riportate, derivate dall'analisi combinata dei valori ottenuti dalle due raccolte, sono espresse come (a)b-c-d(e), dove (a-) = valore minimo, b = (media - deviazione standard), c = media, d = (media + deviazione standard) e (-e) = valore massimo. Q è stato calcolato come rapporto lunghezza/larghezza sporale. I campioni secchi sono stati depositati presso gli erbari privati degli autori.

Estrazione del DNA, amplificazione PCR e sequenziamento.

Il DNA genomico è stato estratto utilizzando il DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Milan Italy). Per l'amplificazione della regione ITS è stata utilizzata la coppia di primers ITS1F/ ITS4 (WHITE *ET AL.*, 1990; GARDES & BRUNS, 1993). Le reazioni di amplificazione sono state condotte nel termociclatore PE9700 (Perkin-Elmer, Applied Biosystems) secondo il protocollo usato in VIZZINI *ET AL.* (2014). I prodotti PCR sono stati purificati con il kit AMPure XP (Beckman) e sequenziati dalla ditta MACROGEN Inc. (Seoul, Repubblica di Corea). Le sequenze sono state depositate in GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank) e i loro numeri di accesso sono riportati nella Figura 1.

Campionamento, allineamento e analisi filogenetica

Le sequenze ITS ottenute sono state controllate utilizzando Geneious v5.3 (DRUMMOND *ET AL.*, 2010). Per il dataset delle analisi filogenetiche le sequenze sono state scelte in base ai risultati di BLASTn e quindi scaricate dai database pubblici GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) e UNITE (<http://unit.eut.ee/>). L'allineamento delle sequenze è stato condotto con il software MAFFT v6.814b (KATHOT *ET AL.*, 2002) ed editato manualmente con Geneious v5.3 (DRUMMOND *ET AL.*, 2010). L'analisi filogenetica sulle sequenze ITS è stata svolta tramite i metodi di Maximum Likelihood (ML) e Inferenza Bayesiana (BI). *Cortinarius orellanus* (AF389164) è stato utilizzato come outgroup. Il modello evolutivo TPM2uf+I+G è stato scelto attraverso l'analisi con il software jModelTest2 (DARRIBA *ET AL.*, 2012). L'analisi di Maximum Likelihood è stata condotta con l'utilizzo del software RAXML v.7.0.4 (STAMATAKIS, 2006), utilizzando il parametro GTRGAMMA e 1000 repliche di bootstrap (FELSENSTEIN, 1985) per la validazione statistica dei nodi dell'albero. L'analisi Bayesiana è stata condotta con l'utilizzo del software MrBayes 3.2.2 (RONQUIST *ET AL.*, 2012), impostando 10 milioni di generazioni (algoritmo Monte Carlo Markov Chains) con il modello evolutivo sopra indicato. Sono stati salvati 10.001 alberi (frequenza di campionamento ogni 1.000 generazioni); i primi 2.500 sono stati scartati come "burn-in" e con i rimanenti è stato costruito un albero di consenso con il criterio di "majority rule". I valori di supporto dei nodi (bootstrap -MLB- e Bayesian Posterior Probabilities -BPP-) sono visualizzati sull'albero in Figura 1.

Cortinarius holoxanthus (M.M. Moser & I. Gruber) Nezdöjm., 1980, Nov. sist. Niz. Rast., 17, p. 54.

Sinonimi:

= *Dermocybe holoxantha* M.M. Moser & I. Gruber, 1969, Z. Pilzk., 35, p. 75.

Diagnosi originale:

Pileo convexo interdum subumbonato, 1,8-2,5 cm lato, in fundo luteo squamulis parvulis adpressis subconcoloribus obsito, dein squamulis brunnescentibus sed pileo semper praevalente luteo, lamellis pileo concoloribus, dein e sporis brunneo-olivascens, acie luteis subseriatis, confertis, stipite pileo concolore, cylindraceo usque subclavato, 2-3,5 cm longo, 2-4 mm crasso, carne citrina, odore nullo, sapore miti, KOH ope reactionem atrobrunneam praebente, sporis ellipsoideis, subtiliter verrucosis, 7-9/4-4,8 µ, basidiis tetrasporis. Habitatio in silvis coniferis (Pinus, Picea), interdum ad strobilos pini (nisi forte fortuito), holotypus 65/150, Gnadenwald prope St. Martin, Tirolia, leg. I. Gruber, 21. 9. 1965, in herbario wk Moser (IB) conservator.

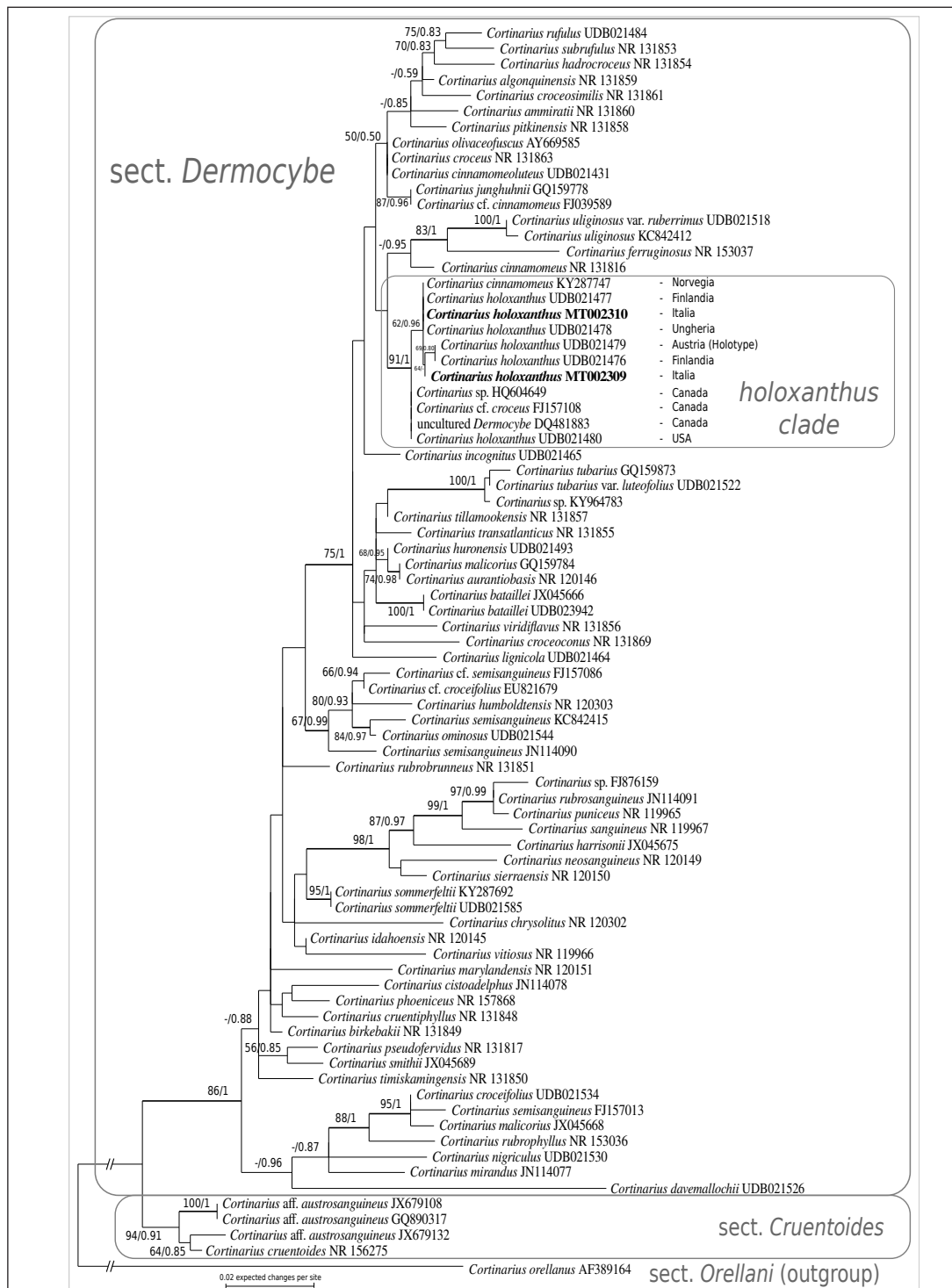


Fig. 1: Dendrogramma ottenuto mediante Maximum Likelihood RAXML delle sequenze ITS della sez. *Dermocybe*. Sull'albero sono riportati i valori di MLB > 50% e di BPP > 0,5. Le linee ispessite indicano i valori di BPP < 0,97. Il nome della specie è corredato dall'accession number GenBank-UNITE. Le nostre due collezioni studiate sono evidenziate in neretto. Albero filogenetico di Enrico Ercole.

Descrizione macroscopica della raccolta

Cappello larghezza fino a 3-4 cm, inizialmente convesso, non igrofano, ottusamente umbonato fino a depresso a maturità, aspetto superficiale fibrilloso, subsquamuloso verso il margine pileico con squamule rialzate e in rilievo, inizialmente giallo, poi giallo esternamente (aspetto *holoxanthus*) con toni bruno olivastri verso il centro, uniformemente rosso-aranciato (aspetto *fucatus*).

Gambo slanciato, per lo più cilindraceo, sinuoso, talvolta piegato alla base attenuato o bulboso verso il basso, avvolto da tomento miceliare biancastro, interamente giallo-olivastro, velo disposto longitudinalmente nella metà inferiore del gambo sotto forma di fibrille appressate bruno-rossastre, gambo fistuloso.

Carne olivastro nel cappello, giallo-olivastro fino a nerastra verso la porzione midollare centrale del gambo; odore da erbaceo a rafanoide, sapore mite.

Lamelle adnato-smarginate, strette, filo eroso/seggettato persistentemente giallo, giallo uniforme, progressivamente di una tinta aranciata a partire dal centro (aspetto *fucatus*)

Reazioni macrochimiche KOH al 30%: rosso-nerastro sul cappello, rosso-vinoso su velo, rivestimento esterno del gambo e della carne, rosso sangue immediato su lamelle.

Habitat e raccolte studiate: 29/08/2018, torbiera a sfagni di malga Darè (TN), quota 1650 m s.l.m. con presenza di *Picea abies* (L.) H. Karst. e *Betula pubescens* Ehrh., *ibidem* 28/08/2019 e 03/09/2019, *leg. & det.* A. Fellin (raccolte depositate presso l'erbario personale rispettivamente con i numeri AF-110-2018, AF-127-2019 e AF-175-2019.); 31/07/2018, torbiera a sfagni con *Picea abies* di monte Sous (TN), quota 1700 m, *leg. & det.* A. Fellin (raccolta depositata presso l'erbario personale con il numero AF-85-2018).

Descrizione microscopica della raccolta

Spore ellittico/subamigdaliformi, da finemente a moderatamente verrucose (7,84)8,12-8,71-9,3(10,34) × (4,53)4,72-5,03-5,34 (6,15) µm; Qm = 1,73.

Cuticola suprapellis costituita da ife cilindracee (× 3-10 µm), disposte a cutis, dotate di pigmento parietale incrostante brunastro; elementi rialzati nella zona marginale esterna del cappello e terminali liberi di forma cilindraceo/attenuata. Subcutis di elementi vesciculosorigonfi (× 25 µm), dotati di pigmento parietale incrostante brunastro. Ipoderma con pigmento intracellulare sotto forma di granuli o distribuito in masse amorfe, arrossante con KOH al 5%.

Basidi 17-35 × 7-8 µm, (bi)-tetrasporici, cilindrico-clavati, sinuosi, con gaf basale; rilevata presenza di pigmento intracellulare bruno-giallastro arrossante in KOH al 5%.

Cellule marginali presenti e abbondanti, da semplici ad articolate con due/tre elementi sovrapposti e con elemento terminale di forma cilindrico-clavata (10-40 × 5-8 µm).

Giunti a fibbia presenti in tutti i tessuti.

Risultati delle analisi molecolari

La topologia degli alberi, ottenuti con i due metodi di ricostruzione filogenetica, si è mostrata parzialmente sovrapponibile, ma l'albero ottenuto con il metodo Bayesiano ha mostrato una politomia basale tale per cui è stato scelto, come rappresentante delle relazioni filogenetiche del dataset analizzato, l'albero derivato dall'analisi di Maximum Likelihood. Viene, pertanto, riportato nella Figura 1 solo l'albero RAXML con i valori combinati di MLB e BPP. Il dataset ITS analizzato comprende 80 sequenze (di cui 60 ricavate da GenBank e 12 da UNITE). L'allineamento risulta di 706 bp, con il 49,8% di siti variabili. In entrambe le ricostruzioni filogenetiche *Cortinarius holoxanthus* costituisce un clade monofiletico, con valori

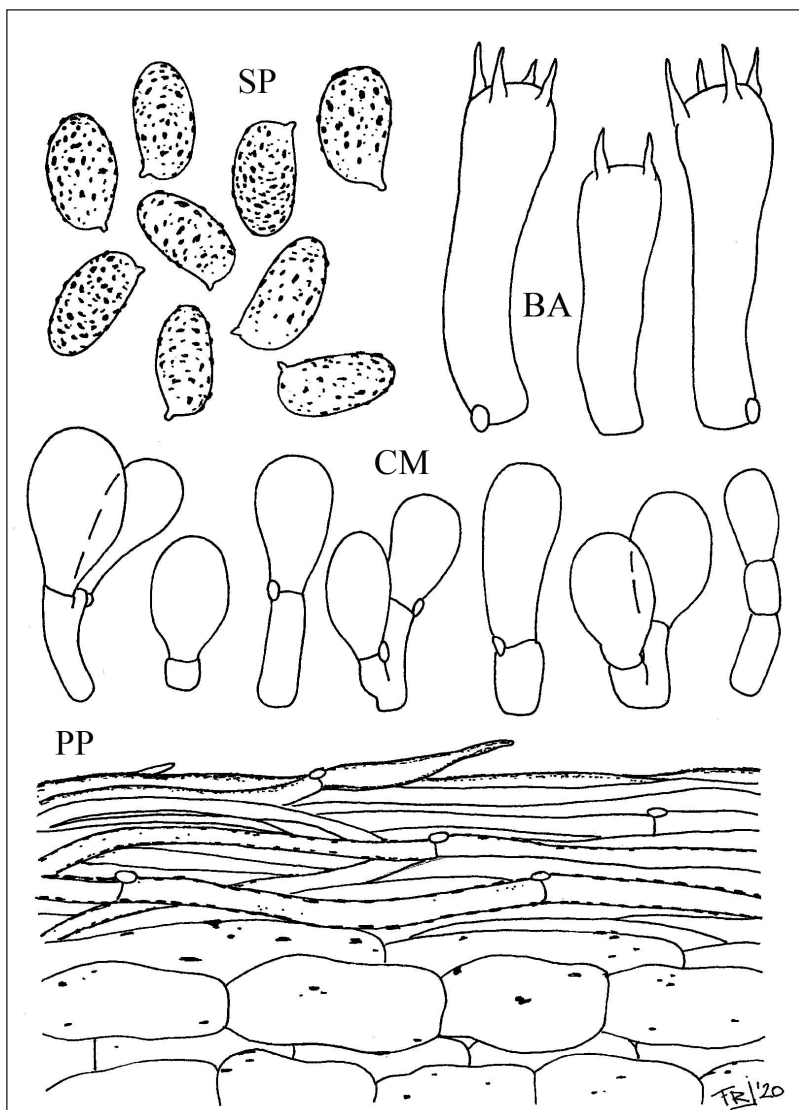


Tavola 1: *Cortinarius holoxanthus*. Disegno di microscopia. SP. Spore; BA. Basidi; CM. Cellule marginali; PP. Pileipellis.
Disegno di Renato Jonny Ferrari

di 91% MLB e 1 BPP. All'interno di questo clade si distinguono due sottogruppi, uno europeo (distinto dal successivo con valori di 62% MLB e 0,96 BPP) e uno nord-americano (con le sequenze in posizione basale al clade *holoxanthus*). All'interno dell'intero clade *holoxanthus* la variabilità della regione ITS (*Pairwise % Identity*) è di 99,8%, mentre per le sequenze europee è di 99,9% e per quelle nord-americane è di 100%.

Discussione

Dal punto di vista tassonomico la concezione di *Dermocybe* appare piuttosto complessa. Infatti le divergenze di posizione tra gli autori del passato circa il corretto rango tassonomico,



Foto 1. *Cortinarius holoxanthus* asp. *holoxanthus* in habitat.

Foto di Alessandro Fellin



Foto 2. *Cortinarius holoxanthus* asp. *fucatus* in habitat.

Foto di Alessandro Fellin

cui accreditare *Dermocybe*, hanno fatto sì che tale raggruppamento sia stato concepito nel tempo, sia come genere a sé stante (AMMIRATI, 1989a, 1989b; LIU ET AL., 1997; MOSER, 1972), sia come sottogenere (BIDAUD ET AL., 1994; HOILAND, 1983), mentre per gli specialisti della scuola nordica non trova posto nemmeno come sottogenere ma viene declassato al rango di sezione (BRANDRUD ET AL., 1994). Dalla letteratura appare comune concezione considerare, da un punto di vista morfologico, quello di *Dermocybe* come un raggruppamento di taxa biogeograficamente distribuiti su scala mondiale accumulati da colorazioni dei basidiomi gialle, rosse, arancioni, in virtù di un corredo di metaboliti secondari di natura antrachinonica. Questi, a partire dagli anni 50, hanno rivestito un ruolo chiave nel plasmare la sistematica tradizionale del gruppo basata per lo più su un criterio di indagine di stampo morfologico, ecologico e chemiotassonomico (ARNOLD ET AL., 1987; BRANDRUD ET AL., 1989; GILL & STEGLICH, 1987; GRUBER, 1970; MOSER, 1986b). Nel disegno sistematico del Moser lo studioso accredita *Dermocybe* al rango di genere e la tassonomia infragenerica di stampo chemiotassonomico risulta così articolata: subgen *Icterinula* Moser et Horak (1975), comprendente taxa dotati di pigmenti gialli e relegati ai boschi di *Nothofagus* distribuiti nell'emisfero australe, e subgen. *Dermocybe*, comprendente entità dotate, oltre a pigmenti gialli, anche di pigmenti rossi. Quest'ultimo risulta a sua volta smembrato, in base al corredo pigmentario presente e/o prevalente, in ulteriori 4 sezioni: sez. *Holoxanthae*, sez. *Dermocybe*, sez. *Malicorius* e sez. *Sanguineus* (MOSER, 1972). La sistematica moderna, in chiave filogenetica, considera *Dermocybe* s.l. un raggruppamento di taxa largamente monofiletico e incluso nel genere *Cortinarius* (Pers.) Gray (LIU ET AL., 1997; GARNICA ET AL., 2016; PEINTNER ET AL., 2004). Dai più recenti studi filogenetici basati su indagini genetiche, fondate su più marcatori molecolari, apprendiamo che i taxa "dermociboidi" risultano distribuiti all'interno del genere *Cortinarius* su tre distinte linee evolutive, cui corrispondono tre distinte categorie tassonomiche al rango di sezione, le quali riflettono, almeno in parte, la diversa corrispondenza biogeografica dei vari taxa e la diversità e singolarità degli stessi anche sotto il profilo chimico (SOOP ET AL., 2019). Le analisi filogenetiche confermerebbero la stretta correlazione tra i taxa "dermociboidi", distribuiti nell'emisfero boreale ed australe, come, peraltro, già suggerito da MOSER (1986) in base alle analisi chimiche condotte (GARNICA ET AL., 2011). Secondo la sistematica proposta da SOOP ET AL. (2019), nella sez. *Dermocybe* (Fr.) Gillot & Lucand, tipificata da *Cortinarius cinnamomeus* (L.) Gray, trovano posto i taxa dell'emisfero boreale caratterizzati da specie slanciate a portamento flammuloide di taglia medio piccola con cappello non igrofano, feltrato-squamuloso e reazioni significative al KOH. La sez. *Pauperae* (M.M. Moser & E. Horak) Soop incorpora, invece, taxa prevalentemente distribuiti nell'emisfero australe con colorazioni giallo-olivastre, pileo igrofano e liscio, mentre la sez. *Cruentoides* Soop, di nuova istituzione, circoscrive le specie biogeograficamente presenti in ambo gli emisferi (SOOP ET AL., 2019). *D. holoxantha*, descritta nel 1969, viene posta, seguendo la sistematica tradizionale, capostipite della sez. *Holoxanthae* Moser in virtù della presenza di pigmenti antrachinonici della serie endocrocina e dermoluteina (MOSER, 1986b). Dalla descrizione e diagnosi originale ne esce l'identità di un taxon dalle colorazioni gialle con cappello subsquamuloso e imbrunente a maturità. Il team dei francesi autori dell'Atlas, confortati dai loro risultati filogenetici, fornisce una descrizione di *C. holoxanthus*, che amplia il concetto originale di tale taxon, ammettendo per lo stesso un ventaglio di manifestazioni fenotipiche cromatiche che includono il giallo, ma anche il rosso/bruno/aranciato (BIDAUD ET AL., 2017). Alla luce di tale plasticità cromatica, in seno comunque ad un unico taxon geneticamente definito, gli autori dell'Atlas, nel loro disegno sistematico, introducono e coniano il termine "aspetto *holoxanthus*" per le manifestazioni puramente gialle di *C. holoxanthus* e un "aspetto *fucatus*" per quelle varianti fenotipiche in cui le tinte rosso-aranciate risultano maggioritarie (BIDAUD ET AL., 2017). Per nostra esperienza confermiamo, in linea con i dati ambientali disponibili, la presenza negli habitat di torbiera e pecceta umida indagati, di entrambe le varianti cromatiche di

C. holoxanthus, con le raccolte della torbiera di malga Darè più aderenti, sotto il profilo morfologico, al concetto originale di tale specie, mentre in quella di monte Sous riscontriamo una maggiore fedeltà alla descrizione di *C. holoxanthus* "aspetto *fucatus*" dei francesi. Sul piano microscopico rileviamo una certa variabilità delle dimensioni sporiali, da raccolta a raccolta, con valori medi di larghezza leggermente superiori ai rilievi di MOSER & GRUBER (1969), ma in linea con quelli riportati dagli autori dell'Atlas su raccolte geneticamente verificate. Segnaliamo, inoltre, la sporadica presenza di basidi bisporici nella raccolta di *C. holoxanthus* asp. *fucatus*, particolare non contemplato nella letteratura da noi consultata, e spore oltrepassanti i 10 µm di lunghezza, aspetto in questo caso però rilevato anche dai francesi sul materiale da loro erborizzato e ricondotto a quest'ultimo taxon. Prendendo in rassegna quei taxa maggiormente affini sotto il profilo morfologico-ecologico a *C. holoxanthus* segnaliamo:

- *Cortinarius cinnamomeoluteus* P.D. Orton: entità tendenzialmente salicicola, di taglia medio-piccola, rinvenibile nelle zone planiziali, ma anche nelle praterie alpine a salici nani, caratterizzata macroscopicamente per le colorazioni giallo-bruno-olivastre e l'odore rafanoide, microscopicamente per le spore subamigdaliformi fino a 11 µm;

- *Cortinarius cinnamomeus* (L.) Fr.: taxon con distribuzione ecologica che lo vede preferenzialmente legato alle peccete acidofile di montagna, inquadrabile macroscopicamente per il cappello non zonato da bruno-rosso a bruno cannella, carne giallo-olivastra, mentre microscopicamente risaltano le spore medio piccole di 6,5-8,5 × 4-5 µm (Q = 1,6-1,7). Dal punto di vista genetico la topologia nell'albero lo vede inserito su una linea evolutiva autonoma e separata in posizione sister rispetto al clade costituito da *Cortinarius uliginosus* Berk e *Cortinarius ferruginosus* (A.H. Sm.) Ammirati, Liimat. & Niskanen e l'ipotesi risulta sostenuta statisticamente (BPP = 0,95);

- *Cortinarius uliginosus* Berk.: specie prevalentemente legata a varie specie di *Salix*, dotata di cappello umbonato, non igrofano di colore rosso-aranciato e gambo decorato da residui velari al pari rosso-aranciati. La variabilità macroscopica, nonchè microscopica di tale taxon, ben nota e documentata in letteratura, non trova conferma nei più recenti studi filogenetici dai quali emerge la conspecificità di *Cortinarius concinnus* P. Karst., *Cortinarius concinnus* f. *petroselinolens* Moënne-Locc., *Cortinarius uliginosus* var. *ruberrimus* Moënne-Locc. e *Cortinarius uliginosus* var. *obtusius* J.E. Lange. Rispetto a *Cortinarius holoxanthus* presenta spore fino a 12 µm e, geneticamente, una divergenza valutata attraverso la metodologia BLASTN superiore al 3% nella regione ITS;

- *Cortinarius croceus* (Schaeff.: Fr.) Gray: la plasticità fenotipica di tale taxon "camaleontico", unita alle ampie attitudini ecologiche corroborate dai risultati molecolari dei micologici francesi, dai quali deriverebbe la sua conspecificità con *Cortinarius norvegicus* Høil., *Cortinarius polaris* Høil., *Cortinarius pseudoanthracinus* Reumaux., *Cortinarius sylvae-norvegicae* Høil., *Cortinarius thiersii* Ammirati & A.H. Sm. e la *Dermocybe cinnamomeolutea* var. *porphyreovelata* M.M. Moser, giustificerebbe l'espressione, secondo la scuola francese, di ben quattro "aspetti" fenotipici di *Cortinarius croceus*, in base principalmente alla presenza/colore del velo, colore delle lamelle e dei basidiomi. Alla luce di tale variabilità intrinseca appare problematica la delimitazione macroscopica sul campo di tale entità e la sua differenziazione macroscopica rispetto ai taxa vicini, in assenza di strumenti di indagine molecolare (BIDAUD ET AL., 2017). Sotto il profilo genetico la divergenza rispetto a *C. holoxanthus*, valutata attraverso la metodologia BLASTN, appare vicina all' 1,5%;

- *Cortinarius huronensis* Ammirati & A.H. Sm.: entità sfagnicola legata ecologicamente alle torbiere a sfagni. In questo caso le differenze, seppur sottili rispetto a *C. holoxanthus*, riguarderebbero l'aspetto del gambo sfumato di arancio-olivastro alla base, la distribuzione del velo stipitale sotto forma di fibrille bruno-rosso-aranciate e le spore ellittiche finemente verrucose di dimensione maggiore pari a 8,5-11(12) × (45)5-6,2 µm.

Ringraziamenti

Desideriamo ringraziare Gabriele Cacialli per i suggerimenti e la fornitura di prezioso materiale bibliografico.

Indirizzi degli Autori

ALESSANDRO FELLIN

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

E-mail: fellin6384@yahoo.it

ENRICO ERCOLE

Department of Life Science and Systems Biology,
University of Torino, Viale P.A. Mattioli 25, I-10125, Torino, Italia.

E-mail: ercole.enrico@gmail.com

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*. Nuclei Acids Research 25: 3389-3402. (<https://doi.org/10.1093/nar/25.17.3389>).
- AMMIRATI J.F. – 1989: *Dermocybe, subgenus Dermocybe, section Sanguineae in Northern California*. Mycotaxon, 34: 21-36.
- AMMIRATI J.F. – 1989b: *Dermocybe (Cortinariaceae, Agaricales): North American names: new combinations, synonyms and notes*. Mycotaxon, 33: 437-446.
- ARNOLD N., BESL H., BRESINSKY A. & KEMMER H. – 1987: *Remarks on the chemotaxonomy of the genus Dermocybe (Agaricales) and on its distribution in Bavaria (West Germany)*. Zeitschrift für Mykologie 53: 187-194.
- BIDAUD A., MOËNNE-LOCOCZ P. & REUMAUX P. – 1994: *Atlas des Cortinaires, Clé générale des sous-genres, sections, sous-sections et séries*. Éditions Fédération mycologique Dauphiné-Savoie, France.
- BIDAUD A., BELLANGER J.M., CARTERET X., REUMAUX P. & MOËNNE-LOCOCZ P. – 2017: *Atlas des Cortinaires, Pars XXIV*. Éditions Fédération mycologique Dauphiné-Savoie, France.
- BRANDRUD T.E., LINDSTRÖM H., MARKLUND H., MELOT J. & MUSKOS S. – 1989: *Cortinarius*. Flora Photographica I (English version). Matfors: Cortinarius HB. 38 p., 60 pl.
- DARRIBA D., TABOADA G.L., DOALLO R. & POSADA D. – 2012: *jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing*. Nature Methods 9 (8): 772.
- FELSENSTEIN J. – 1985: *Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap*. Evolution 39: 783-791.
- GARDES M. & BRUNS T.D. – 1993: *ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes application to the identification of mycorrhizae and rusts*. Molecular Ecology 2: 113-118.
- GARNICA S., WEISS M., OERTEL B. ET AL. – 2005: *A framework for a phylogenetic classification in the genus Cortinarius (Basidiomycota, Agaricales) derived from morphological and molecular data*. Canadian Journal of Botany 83: 1457-1477.
- GARNICA S., SCHÖN M.E., ABARENKOV K. ET AL. – 2016: *Determining threshold values for barcoding fungi: lessons from Cortinarius (Basidiomycota), a highly diverse and widespread ectomycorrhizal genus*. FEMS Microbiology Ecology 92(4): fiw045. (doi: <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw045>)
- GILL M. & STEGLICH W. – 1987: *Pigments of Fungi (Macromycetes)*. Progr Chem Organic Nat Prod 51: 1-317.
- GRUBER I. & MOSER M.M. – 1969: *Dermocybe holoxantha sp.n., ein gelbhütiger Hautkopf*. Zeitschrift für Pilzkunde. 35: 75-79.
- GRUBER I. – 1970: *Anthrachinonfarbstoffe in der Gattung Dermocybe und Versuch ihrer Auswertung für die Systematik*. Z Pilzk 36: 95-112.

- Høiland K. – 1983: *Cortinarius*, *subgen.* *Dermocybe*. *Opera Botanica* 71: 1-112.
- KATO H. K., MISAWA K., KUMA K. & MIYATA T. – 2002: MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acid Res.* 30: 3059-3066.
- LIU Y., ROGERS S. & AMMIRATI J.F. – 1997: *Phylogenetic relationships in Dermocybe and related Cortinarius taxa based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers*. *Can J Bot* 75: 519-532. (doi: 10.1139/b97-058)
- MOSER M.M. – 1972: *Die Gattung Dermocybe* (Fr.) Wünsche (*Die Hautkopfe*). *Schweiz Z Pilzk* 50: 153-167.
- MOSER M.M. & HORAK E. – 1975: *Cortinarius Fr. und nahe verwandte Gattungen in Südamerika*. Beihefte zur *Nova Hedwigia* 52: 1-607.
- MOSER M.M. – 1986b: *Cortinarius and Dermocybe*. In *The Agaricales in modern taxonomy*. Edited by R. Singer. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany. pp. 618-656.
- NEZDOJMINOGO E.L. – 1980: *Examination generis Cortinarius Fr. in URSS. VII. Conspectus subgeneris Dermocybe (Fr.) Fr.* *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii* 17: 52-61.
- PEINTNER U., MONCALVO J.-M. & VILGALYS R. – 2004: *Toward a better understanding of the infrageneric relationships in Cortinarius (Agaricales, Basidiomycota)*. *Mycologia* 96: 1042-1058. (doi: 10.2307/3762088)
- 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*. *SystematicBiology* 61: 539-542. (<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>).
- SOOP K., DIMA B., COOPER J.A., PARK D. & OERTEL B. – 2019: *A phylogenetic approach to a global supraspecific taxonomy of Cortinarius (Agaricales) with an emphasis on the southern mycota*. *Persoonia*. 42: 261-290.
- VIZZINI A., GELARDI M., PERRONE L., CONTU M., LI T.-H., ZHANG M. & XIA W.-Y. – 2014: *A new collection of Chlorophyllum hortense (Agaricaceae, Agaricales) from south-eastern China: molecular confirmation and morphological notes*. *Rivista Micologica Romana* 91 (1): 3-19.
- WHITE T.J., BRUNS T.D., LEE S. & TAYLOR J. – 1990: *Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics*. In: Innis M.A., Gelfand D., Sninsky J. & White T. (eds.) *PCR Protocols, a guide to methods and applications*. Academic. Orlando: 315-322.