



Universidad Autónoma de Querétaro  
Facultad de Ciencias Naturales

## **Taxonomía y Filogenia de Boletales**

### **Tesis**

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Biológicas

### **Presenta:**

Felipe Manuel Ferrusca Rico

### **Dirigido por:**

Dr. Fidel Landeros Jaime

Querétaro, Qro., Marzo 2021



Universidad Autónoma de Querétaro  
Facultad de Ciencias Naturales  
Maestría en Ciencias Biológicas

## Taxonomía y Filogenia de Boletales

### Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias Biológicas

#### Presenta:

Felipe Manuel Ferrusca Rico

#### Dirigido por:

Dr. Fidel Landeros Jaime

Dr. Fidel Landeros Jaime  
**Presidente**

Firma

Dr. Jesús García Jiménez  
**Secretario**

Firma

Dr. Edgardo Ulises Esquivel Naranjo  
**Vocal**

Esquivel Naranjo Edgardo U.

Firma

Dr. José Antonio Cervantes Chávez  
**Suplente**

Firma

M. en C. Kruskaia Karenia Caltzontzin Fernández  
**Suplente**

Firma

Centro Universitario, Querétaro, Qro.  
Marzo 2021  
México

## **DEDICATORIA**

A mi familia, amigos y a Fidel...

Dirección General de Bibliotecas de la UAQ

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca recibida durante la elaboración de este trabajo.

A la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ), por ser la institución donde he cursado mis estudios y donde se llevó a cabo el proyecto, además de ser el lugar de donde se obtuvieron los ejemplares estudiados. Gracias también, a los profesores que han participado en mi formación durante este periodo.

Al Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria donde realicé una corta, pero nutrida estancia, con el Dr. Jesús García Jiménez.

Gracias también a todos los colectores del material estudiado, el cual ha resultado muy interesante.

A todas las personas que me han invitado o acompañado a coleccionar hongos a lo largo de los años, ya que de dichas colectas se ha obtenido parte del material aquí analizado.

En especial, gracias a mis amigos, los biólogos Jesús Ramírez y Aurelio Morales, por su disponibilidad, por invitarme, organizar, conseguir permisos y prácticamente financiar salidas a la búsqueda de los hongos.

Gracias a Dulce y a Cecilia, por la ayuda con el trabajo molecular, han sido indispensables para este trabajo.

Al Dr. José Antonio y al Dr. Ulises, agradezco enormemente por sus atinados comentarios y sugerencias, por haberme hecho un espacio en su laboratorio para el trabajo molecular, por su orientación en todos los aspectos moleculares del proyecto, en los que en su momento hubo complicaciones.

Al Dr. Jesús García Jiménez, por recibirme en su laboratorio para la corta estancia antes mencionada, donde aprendí mucho. También por su orientación sobre este grupo de hongos tan complicado.

A Kruskaia, por su amistad, por sus atinados comentarios, sugerencias y consejos, me han resultado de gran utilidad en múltiples circunstancias.

Gracias a mis amigos (en especial a Ana, Cristina y Jaime), por todo lo que me han brindado durante esta etapa.

Agradezco especialmente a mi familia, han sido un gran soporte en todos los aspectos, sin su apoyo incondicional nada hubiera sido posible.

Para terminar, agradezco a Fidel, por su amistad, por la confianza, por guiarme en este camino de la micología, por dirigir mi trabajo y por toda la ayuda brindada para cada situación durante este proyecto.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
<i>Los hongos del orden Boletales</i> .....	3
<i>Estudios del orden Boletales alrededor del mundo</i> .....	3
<i>Estudios del orden Boletales en México</i> .....	6
<i>Géneros de estudio</i> .....	7
<i>Aureoboletus</i> .....	7
<i>Boletus</i> .....	8
<i>Butyriboletus</i> .....	9
<i>Chalciporus</i> .....	10
<i>Cyanoboletus</i> .....	10
<i>Leccinum</i> .....	11
<i>Neoboletus</i> .....	12
<i>Phylloporus</i> .....	13
<i>Rubroboletus</i> .....	14
JUSTIFICACIÓN .....	15
OBJETIVOS GENERALES .....	15
<i>Objetivos particulares</i> .....	15
MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
<i>Revisión morfológica</i> .....	16
<i>Trabajo molecular</i> .....	17
<i>Análisis filogenético</i> .....	18

<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	19
<i>Aureoboletus aff. flaviporus</i> .....	21
<i>Aureoboletus betula</i> .....	24
<i>Boletus quercophilus</i> .....	28
<i>Butyriboletus sp.</i> .....	32
<i>Chalciporus sp.</i> .....	36
<i>Cyanoboletus sp. nov.</i> .....	40
<i>Leccinum sp. nov.</i> .....	45
<i>Neoboletus sp.</i> .....	50
<i>Phylloporus sp. nov.</i> .....	54
<i>Rubroboletus sp. nov.</i> .....	60
<b>CONCLUSIONES</b> .....	64
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	65
<b>ANEXO 1: Tablas de secuencias utilizadas para la elaboración de las filogenias</b> .....	72
<b>ANEXO 2: Fotografías macroscópicas del material secuenciado restante</b> .....	85

#### ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1. Taxones, datos de colecta y secuencias de ADN generadas</b> .....	20
---	----

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Basidioma herborizado de <i>Aureoboletus</i> aff. <i>flaviporus</i> .....	21
<b>Figura 2.</b> Estructuras microscópicas de <i>Aureoboletus</i> aff. <i>flaviporus</i> .....	22
<b>Figura 3.</b> Basidioma herborizado de <i>Aureoboletus betula</i> .....	25
<b>Figura 4.</b> Estructuras microscópicas de <i>Aureoboletus betula</i> .....	26
<b>Figura 5.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Aureoboletus</i> elaborado con secuencias de la región 28S .....	27
<b>Figura 6.</b> Basidiomas herborizados de <i>Boletus quercophilus</i> .....	28
<b>Figura 7.</b> Estructuras microscópicas de <i>B. quercophilus</i> .....	29
<b>Figura 8.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Boletus</i> elaborado con secuencias de la región ITS.....	32
<b>Figura 9.</b> Basidiomas herborizados de <i>Butyriboletus</i> sp.....	33
<b>Figura 10.</b> Estructuras microscópicas de <i>Butyriboletus</i> sp. ....	34
<b>Figura 11.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Butyriboletus</i> elaborado con una matriz concatenada de secuencias de las regiones ITS y 28S .....	36
<b>Figura 12.</b> Basidioma herborizado de <i>Chalciporus</i> sp. ....	37
<b>Figura 13.</b> Estructuras microscópicas de <i>Chalciporus</i> sp. ....	38
<b>Figura 14.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Chalciporus</i> elaborado con secuencias de la región ITS.....	39
<b>Figura 15.</b> Basidiomas herborizados de <i>Cyanoboletus</i> sp. nov. ....	40
<b>Figura 16.</b> Estructuras microscópicas de <i>Cyanoboletus</i> sp. nov. ....	42
<b>Figura 17.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Cyanoboletus</i> elaborado con una matriz concatenada de secuencias de las regiones ITS y 28S .....	44
<b>Figura 18.</b> Basidiomas herborizados de <i>Leccinum</i> sp. nov.....	45
<b>Figura 19.</b> Estructuras microscópicas de <i>Leccinum</i> sp. nov. ....	47
<b>Figura 20.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Leccinum</i> elaborado con secuencias de la región 28S .....	49
<b>Figura 21.</b> Basidioma herborizado de <i>Neoboletus</i> sp.....	50

<b>Figura 22.</b> Estructuras microscópicas de <i>Neoboletus</i> sp.....	51
<b>Figura 23.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Neoboletus</i> elaborado con secuencias de la región 28S .....	53
<b>Figura 24.</b> Basidioma herborizado de <i>Phylloporus</i> sp. nov. ....	54
<b>Figura 25.</b> Estructuras microscópicas de <i>Phylloporus</i> sp. nov. ....	55
<b>Figura 26.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Phylloporus</i> elaborado con secuencias de la región 28S. ....	59
<b>Figura 27.</b> Basidiomas herborizados de <i>Rubroboletus</i> sp. nov.....	60
<b>Figura 28.</b> Estructuras microscópicas de <i>Rubroboletus</i> sp. nov. ....	61
<b>Figura 29.</b> Uno de los árboles más parsimoniosos del género <i>Rubroboletus</i> elaborado con secuencias de la región ITS.....	63

## RESUMEN

En el orden Boletales (Basidiomycetes), al igual que ocurre en otros grupos de hongos, existen especies crípticas difíciles de determinar comparando únicamente características morfológicas, lo que ocasiona que la riqueza de especies de un lugar pueda estar desestimada. Con el objetivo de determinar taxonómicamente el material correspondiente al orden Boletales de la colección de hongos de la Universidad Autónoma de Querétaro, se hicieron revisiones macro y micro morfológicas; así como filogenia molecular usando las regiones ITS y 28S del ADN ribosomal, con los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Los resultados muestran que el material revisado corresponde a 13 géneros distintos, encontrándose especies no descritas (nuevas especies) de los géneros *Cyanoboletus*, *Leccinum*, *Phylloporus* y *Rubroboletus*; además de registrar por primera vez la presencia de *Boletus quercophilus* en México.

Palabras clave: Boletales, Fungi, filogenia, taxonomía.

## ABSTRACT

In the order Boletales (Basidiomycetes) like occurs in other groups of fungi, there are cryptic species that are difficult to determine taxonomically only by comparing morphological characteristics. Aiming to taxonomically determine the material corresponding to the order Boletales from the fungi collection of Autonomous University of Queretaro, macro and micro morphological revisions were made; as well as molecular phylogeny using ITS and 28S regions of ribosomal DNA, with parsimony, maximum likelihood and Bayesian inference methods. Results show that revised material correspond to 13 different genera, finding not described species (new species) of the genera *Cyanoboletus*, *Leccinum*, *Phylloporus* and *Rubroboletus*; in addition to record for the first time the presence of *Boletus quercophilus* in Mexico.

Key words: Boletales, Fungi, phylogeny, taxonomy.

## INTRODUCCIÓN

### *Los hongos del orden Boletales*

El Orden Boletales Gilbert, comprende alrededor de 2137 especies, incluye a las familias: Botetaceae, Boletinellaceae, Calostomataceae, Coniophoraceae, Diplocystidiaceae, Gasterellaceae, Gasterosporiaceae, Gomphidiaceae, Gyroporaceae, Hygrophoropsidaceae, Paxillaceae, Protogastraceae, Rhizopogonaceae, Sclerodermataceae, Sclerogastraceae, Serpulaceae, Suillaceae y Tapinellaceae (Catalogue of Life, 2020). Aunque generalmente se les considera dentro del grupo, a todos los hongos putrescentes con himenio poroide (de la Fuente *et al.*, 2018), este orden presenta una amplia variedad de formas, pueden ser resupinados con himenios hidnoides, meruloides o lisos; también pueden presentar formas gasteroides, poliporoides y la típica forma carnosa con himenio laminar o tubular (Binder y Hibbett, 2006; González-Chicas *et al.*, 2019), las especies de este grupo se distribuyen en zonas tropicales y templadas alrededor del mundo (Kirk *et al.*, 2008).

Algunas especies de Boletales son altamente apreciadas por su valor comestible, otras sirven de alimento para mamíferos e insectos (García-Jiménez *et al.*, 2013). La mayoría son micorrizógenas y forman asociaciones con miembros de las familias Pinaceae, Fagaceae, Salicaceae, Betulaceae, Fabaceae, Nyctaginaceae y Polygonaceae, aunque existen algunas especies saprófitas; también tienen un papel central en la traslocación de nutrientes en el suelo de los bosques (de la Fuente *et al.*, 2018).

### *Estudios del orden Boletales alrededor del mundo*

Existe una gran cantidad de estudios sobre este grupo alrededor del mundo, como el de Phosri *et al.* (2007), donde muestran una filogenia del género *Astraeus* Morgan utilizando especímenes de varias partes del mundo, el de Sanon *et al.* (2009) sobre aspectos

morfológicos y moleculares de algunas especies del género *Scleroderma* Pers. asociadas a algunos árboles en el sur de Burkina Faso, Halling *et al.* (2012) describen el género *Sutorius* Halling, Nuhn & Fechner con base en evidencia molecular, Orihara *et al.* (2012) describen 11 nuevas especies del género *Octaviania* Vittad. en Japón, aunque posteriormente en el trabajo de Kuo y Ortiz-Santana (2020), las especies de *Octaviania* son incluidas en el género *Leccinum* Gray.

Entre otros trabajos importantes de Boletales están: el de Petersen *et al.* (2012) sobre la tipificación de *Strobilomyces* Berk. en Europa y cuyos resultados filogenéticos sugieren que únicamente hay una especie del género en este continente; el trabajo sobre *Scleroderma* de Argentina (Nouhra *et al.*, 2012) que arroja una especie nueva para el género, la filogenia molecular de Vizzini *et al.* (2012) donde se describe una nueva especie de *Neopaxillus* Singer presente en República Dominicana y México; y el trabajo de Hosen *et al.* (2012) que con evidencia morfológica y molecular proponen a *Borofutus* como nuevo género de los Boletales.

También, se puede considerar el trabajo sobre generalidades de dos especies de *Strobilomyces* de la India, en el cual se presenta una clave dicotómica para las especies del género conocidas en ese país (Kumar y Sharma, 2013), la revisión morfológica y molecular sobre las especies del género *Scleroderma* de Macedonia (Rusevska *et al.*, 2014), el trabajo de Montagner *et al.* (2015) sobre *Scleroderma* de bosques exóticos de Brasil, cuya filogenia molecular separa a dos grandes grupos por el tipo de ornamentación de las esporas, el trabajo de Orihara *et al.* (2016) en el cual describen dos nuevas especies del género *Rossbeevera* T. Lebel & Orihara y proponen el nuevo género *Turmalinea* Orihara & N. Maek. en base a evidencia molecular, ambos géneros fueron transferidos al género *Leccinum* por Kuo y Ortiz-Santana (2020) años más tarde, como pasó con el género *Octaviania*; y también el trabajo de Zeng *et al.* (2017) sobre el género *Pulveroboletus* en China.

Existen estudios muy completos, como la filogenia molecular de Binder y Hibbet (2006) que muestra los grandes grupos de Boletales, la filogenia de *Suillus* Gray de Corea del Sur (Min *et al.*, 2014), el trabajo de Nguyen *et al.* (2016) que presentan la filogenia global del género *Suillus* incluyendo las especies vegetales asociadas. el trabajo de Drehmel *et al.* (2008) otra filogenia de Boletales que sugiere a *Leccinum* y *Suillus* como géneros monofiléticos y considera polifilético al género *Boletus* L., el trabajo de Nuhn *et al.* (2013) que muestra la filogenia del suborden *Boletineae*, la filogenia de Boletaceae de China de Wu *et al.* (2014); y el trabajo monumental sobre Boletales de China en el cual, de las 100 especies tratadas en el estudio, 46 son especies nuevas de acuerdo a los análisis filogenéticos (Wu *et al.*, 2016).

Hay otros estudios importantes, como el de Smith y Pfister (2009) que revisa la interacción de *Boletus rubropunctus* Peck con especies de *Quercus* en México y Estados Unidos, reportan la formación de esclerocios por primera vez en una especie del género *Boletus*, también está la filogenia de Detinger *et al.* (2010) que consideran a las especies del grupo Porcini como monofiléticas y datan el origen del grupo entre alrededor de 42 a 54 millones de años atrás, el trabajo de Halling y Mueller (2003) sobre la taxonomía de las especies de *Leccinum* de Costa Rica, la filogenia de *Leccinum* (Den Bakker *et al.*, 2004a) que además muestra que la especificidad de hospederos se mantiene entre las especies emparentadas, también la filogenia del género *Leccinum* en Europa (Den Bakker *et al.*, 2004b) que presenta la separación en secciones de las especies del género; otro trabajo importante es el realizado por Kuo y Ortiz-Santana (2020), sobre hongos leccinoides donde varios géneros emparentados con *Leccinum* son transferidos a dicho género, de acuerdo a los resultados de la filogenia molecular presentada en dicho estudio.

### *Estudios del orden Boletales en México*

Son varios los trabajos que se han realizado en México sobre Boletales, Gispert (1958) estudió los hongos del género *Boletus* de dos localidades de la Cd. de México, García-Jiménez y Castillo (1981) revisaron los hongos de la familia Boletaceae del estado de Nuevo León, el trabajo de Cappello y Cifuentes (1982) sobre el género *Suillus* en el estado de Guerrero, el estudio de García-Jiménez *et al.* (1986) sobre algunos boletáceos de varios estados del país.

También están, el trabajo de Singer (1988) sobre la distribución de Boletineae en México, en su tesis doctoral, García-Jiménez menciona también algunos trabajos importantes de Singer, las monografías de la familia Boletaceae en México y Centroamérica (Singer, 1990, 1991, 1992, en García-Jiménez, 2013). Otro de los estudios es sobre boletáceos y gomfidiáceos del estado de México realizado por González-Velázquez y Valenzuela (1993, 1995), el trabajo de García-Jiménez (1999) sobre taxonomía, distribución y ecología de hongos de la familia Boletaceae en México, el estudio de actualización sistemática del conocimiento sobre los hongos de la familia Boletaceae en México (García-Jiménez y Garza, 2001) y el trabajo de García-Jiménez *et al.* (2013) donde se describen dos nuevas especies del género *Boletus* provenientes del norte del país

Otros trabajos son el de García-Jiménez *et al.* (2019) sobre tres nuevos registros de *Aureoboletus* Pouzar para el país, el de Ayala-Vásquez *et al.* (2018) sobre 10 especies de boletáceos con esporas ornamentadas en bosques templados del estado de Oaxaca; por último, los trabajos de Baroni *et al.* (2015) y Montoya *et al.* (2019), en el primer trabajo se describe una nueva especie del género *Phlebopus* (R. Heim) Singer, *Phlebopus mexicanus* Cifuentes, Capello, T. J. Baroni & B. Ortiz; y en el segundo dos especies nuevas del género *Phylloporus*, en ambos trabajos se emplea filogenia molecular, siendo hasta el momento los únicos de su tipo sobre el grupo de los Boletales.

## *Géneros de estudio*

### *Aureoboletus*

El género *Aureoboletus* Pouzar, posiblemente deba su nombre a la coloración de sus poros. Se distingue de otros miembros de la familia Boletaceae por tener basidiomas boletoides con píleo víscido o seco, himenóforo amarillo brillante que no cambia de color al maltrato y que mantiene su color después del herborizado, su pileipellis corresponde a un ixotrichodermis o rara vez trichodermis y también se distingue por presentar esporas subfusoides lisas o raramente estriadas, de color amarillento (Chakraborty *et al.*, 2017; García-Jiménez *et al.*, 2019).

Las especies del género *Aureoboletus* forman asociaciones micorrícicas con plantas de la familia Fagaceae, Betulaceae y Pinaceae, son reconocidas 35 especies alrededor del mundo, distribuidas en América, Asia y Europa, algunas especies son comestibles (García-Jiménez *et al.*, 2019).

Para México se han reportado nueve especies distintas: *Aureoboletus auriporus* (Peck) Pouzar, *A. flaviporus* (Earle) Kľofac, *A. moravicus* (Vaček) Kľofac, *A. projectellus* (Murrill) Halling, *A. russellii* (Frost) G. Wu & Zhu L. Yang, *A. singeri* (Gonz.-Velázquez & R. Valenz.) Har. Takah. & Taneyama, *A. auriflammeus* (Berk. & M.A. Curtis) G. Wu & Zhu L. Yang, *A. innixus* (Frost) Halling, A. R. Bessette & Bessette y *A. roxanae* (Frost) Kľofac (García-Jiménez *et al.*, 2019). La especie tipo del género es *Aureoboletus gentilis* (Quél.) Pouzar.

## *Boletus*

El nombre *Boletus* proviene del griego “*bolítes*”, nombre con el que se le conocía a algunas raíces y a varias setas comestibles, tiene la misma raíz que “*bōlos*”, la cual hace referencia a un terrón o una bola de tierra, probablemente por la forma y color del píleo de varias especies de *Boletus* (Ulloa y Herrera, 1994). La primera vez que se utilizó el nombre *Boletus* fue por Tournefort en el año de 1694, pero se considera inválido por ser anterior al trabajo de Linnaeus en 1753 (Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas, artículo 13.1, McNeill *et al.*, 2012). Cabe resaltar que el material nombrado como *Boletus* por Tournefort corresponde al género *Morchella*. Posteriormente en 1719 Dillenius vuelve a utilizar el nombre *Boletus* para nombrar a un taxón correspondiente al género *Phellinus*, por la misma razón que Tournefort, este nombre es inválido. Linnaeus en su trabajo *Species Plantarum* (Linnaeus, 1753), ocupa nuevamente el nombre *Boletus* L. y es el nombre válido para el género; la especie tipo del género es *Boletus edulis* Bull. El género es polifilético (Binder y Hibbett, 2006), sin embargo, en un sentido estricto, las especies que actualmente se incluyen en el género, son las más cercanas filogenéticamente a la especie tipo, *Boletus edulis* (Dentinger *et al.*, 2010).

En el trabajo de García-Jiménez (1999), 12 taxones distintos pertenecientes al género *Boletus* sección *Boletus* son reportados para México: *Boletus atkinsonii* Peck, *B. variipes* Peck, *B. variipes* var. *fagicola* Smith & Thiers, *B. barrowsii* Thiers & Smith, *B. clavipes* (Peck) Pilát & Dermek, *B. edulis* subsp. *aurantioruber* Dick & Snell, *B. pinophilus* Pilát & Dermek, *B. pinophilus* var., *B. separans* Peck, *B. pseudoseparans* Grand & Smith, *B. atkinsonianus* sensu stricto (Murr.) Sacc. & Trott., *B. atkinsonianus* (Murr.) Sacc. & Trott. y *Boletus* sp.

## *Butyriboletus*

Es posible que el nombre del género *Butyriboletus* D. Arora & J. L. Frank tenga relación al nombre coloquial con el que son conocidos estos hongos, “butter boletes” (Arora y Frank 2014), probablemente por la coloración de sus poros, estípites y contexto. Las especies de *Butyriboletus* son de importancia económica y sus basidiocarpos se distinguen por presentar himenio amarillento que a menudo se mancha de azul, retículo amarillento en el estípites, sabor suave y contexto amarillento que puede o no mancharse de azul (Arora y Frank, 2014). La base de datos Mycobank (<http://mycobank.org>) contiene registro de 29 especies para el género, todas distribuidas en regiones holárticas (Zhao *et al.*, 2015). La especie tipo del género es *Butyriboletus appendiculatus* Schaeff.

Las especies de *Butyriboletus*, eran incluidas anteriormente en la sección *appendiculati* del género *Boletus* (Šutara *et al.* 2014), tratadas así en el trabajo de boletáceos de García-Jiménez (1999). En dicho trabajo se citan las especies *Boletus auripes*, *B. insuetus*, *B. appendiculatus*, *B. pseudopeckii*, *B. regius* y *B. speciosus*. La especie *Boletus auripes*, de acuerdo al análisis filogenético de Arora y Frank (2014), no se encuentra cercana al género. *Boletus insuetus* no ha sido analizada desde la filogenia molecular y morfológicamente no es tan parecida a las demás especies de *Butyriboletus*. Aunque *Boletus pseudopeckii* y *Boletus speciosus* no han sido trasladadas al género *Butyriboletus*, tienen las características morfológicas del género. Por dichas razones, para México, las especies *Butyriboletus* podrían ser cuatro, aunque es necesario la revisión de los ejemplares desde un enfoque molecular-filogenético, ya que las especies de género son en su mayoría muy parecidas y las características micromorfológicas han resultado de poca ayuda para la separación de especies (Arora y Frank, 2014).

## *Chalciporus*

El género *Chalciporus* Bataille se distingue por presentar himenóforos de coloraciones rojo apagado, ocre, rojo canela, rosa o rosa salmón, presentan estípites no reticulados con micelio basal amarillo, de sabores picantes y esporas lisas elipsoides, cortas a alargadas; el género cuenta con alrededor de 28 especies (Zhang *et al.*, 2015). García-Jiménez (1999) menciona que las especies del género son ectomicorrizógenas estrictas o facultativas, usualmente de coníferas y que se distribuyen en zonas templadas y tropicales de ambos hemisferios.

Para México las especies del género que se han reportado son tres: *Chalciporus amarellus* (Quél.) Singer, *Chalciporus piperatus* (Bulliard: Fries) Bataille y *Chalciporus rubinellus* (Peck) Singer. La especie tipo del género es *Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille.

## *Cyanoboletus*

El nombre del género *Cyanoboletus* Gelardi, Vizzini & Simonini tiene su origen en la palabra de griega “cyano”, que significa azul, la cual hace referencia a la profusa oxidación color azul ultramarino de los basidiomas (Vizzini, 2014). Las especies del género se caracterizan por presentar basidiomas pileado estipitados con himenio poroso, epigeos, de pequeños a medianos, píleo tomentoso a glabro, secos a ligeramente pegajosos, contexto amarillento a menudo rojizo hacia la base, los tejidos se vuelven azul índigo oscuro a azul negruzco cuando se toca, sabor suave y esporas elipsoides a elipsoidales fusoides (Vizzini, 2014). En la base de datos Mycobank (<http://mycobank.org>) existe registro de siete especies distintas para el género.

Para México, García-Jiménez (1999) reporta la presencia de *Cyanoboletus pulverulentus* (mencionado como *Boletus pulverulentus* en dicho trabajo), considerando la existencia de una variedad de la especie que se encuentra en bosques de *Quercus* del noreste del país; y una subespecie asociada a bosques de *Abies* en la región del eje Neovolcánico. La especie tipo del género es *Cyanoboletus pulverulentus* (Opat.) Gelardi, Vizzini & Simonini.

### *Leccinum*

El género *Leccinum* fue propuesto por Gray en 1821. No es clara la raíz del nombre, aunque es probable que haga referencia a la asociación de los hongos de este género con el encino o “*leccio*” como se le conoce en el idioma italiano. Las especies del género se distinguen por presentar basidiomas secuestrados o boletoides. Los basidiomas boletoides pueden presentar píleo glabro, tomentoso o fibriloso, convexo volviéndose plano-convexo, liso o ruguloso; poros redondos a angulares, superficie de los poros blanquecina a amarillenta, marrón o grisácea, cambiando al maltrato de marrón a azulado, o sin cambio, a menudo deprimido hacia el estípite; estípite usualmente escabroso; contexto blanco o amarillo, a veces cambiando a gris, rosa o azul al cortarlo; basidiosporas fusiformes y lisas, inamiloides; cistidios himenales presentes; el pileipellis puede ser un ixocutis, cutis o trichodermis; fíbulas ausentes. Los basidiomas secuestrados pueden ser hipógeos o emergentes; pequeños, mayormente de menos de 5 cm de ancho; globosos a subglobosos, piriformes, elipsoides o reniformes; sésiles o con pseudoestípite; superficie glabra, tomentosa o escabrosa, a menudo cambiando de color al maltrato; contexto del peridio a menudo cambiando de color al maltrato; gleba con cavidades, blanquecina cuando joven, madurando a marrón oscuro, marrón rojizo o negro; columella ausente o presente; basidiosporas globosas a elipsoides, ovoides o fusoides, ornamentadas, inamiloides o dextrinoides; cistidios himenales presentes o ausentes, fíbulas ausentes. Se distribuye en Norteamérica, América Central, Europa, Asia y Australasia (Kuo y Ortiz-Santana, 2020).

En un principio, el género contenía a especies hoy ubicadas en *Boletus*, *Chalciporus*, *Gyroporus*, *Suillus* y *Xerocomus* (Den Bakker y Noordeloos, 2005), su delimitación ha sido difícil y recientemente, varios géneros se han incluido en *Leccinum* (Kuo y Ortiz-Santana, 2020), por esta razón, es complicado saber cuántas especies existen en el mundo y seguramente muchas especies serán trasladadas al género en posteriores trabajos.

García-Jiménez (1999), reporta 17 especies del género para México, sin embargo, dos de ellas han sido trasladadas a otros géneros, *Harrya chromapes* (Frost) Halling, Nuhn, Osmundson & Manfr. Binder y *Sutorius eximius* (Peck) Halling, Nuhn & Osmundson. La especie tipo es *Leccinum aurantiacum* (Bull) Gray 1821.

### *Neoboletus*

El nombre del género *Neoboletus* Gelardi, Simonini & Vizzini, se deriva del latín “neo” y se refiere a las afinidades morfológicas del nuevo género con los otros géneros boletoides (Vizzini, 2014). El género se caracteriza por presentar basidiomas pileado estipitados a veces secuestrados, usualmente manchándose de azul al toque, contexto beige a amarillo claro, siempre manchándose de azul al corte, himenóforo adnado, sinuado o libre, himenio marrón, marrón oscuro, rojizo marrón cuando joven y volviéndose marrón amarillento al madurar, manchándose de azul a azul oscuro al maltratarse, poros redondeados, tubos amarillos a amarillo brillante en un inicio, volviéndose ocráceos a oliva al madurar, siempre manchándose de azul a azul oscuro inmediatamente después de maltratarse (Vizzini, 2014).

La base de datos Mycobank (<http://mycobank.org>), tiene registro de 22 especies para el género. El género ha sido segregado de *Boletus* s.l., incluyendo las especies orbitando alrededor de la especie tipo del género, *Neoboletus luridiformis* (Rostk.) Gelardi, Simonini

& Vizzini, tradicionalmente incluida en el grupo polifilético *Boletus* sect. *Luridi* (Gelardi *et al.*, 2019).

Para México, no es muy claro el número de especies existentes de *Neoboletus*, es necesario el análisis de marcadores moleculares de material mexicano de *Boletus* s.l., que coincida con las características morfológicas del género, para identificar a las especies que se encuentran en México.

### *Phylloporus*

El nombre del género *Phylloporus* Quél. hace referencia posiblemente al tipo de himenio laminar que presentan las especies del género en lugar de poros, el prefijo “phyllo” es de origen griego y significa “hoja” o “lámina”. Las especies de *Phylloporus* se distinguen por presentar basidiomas pileado estipitados, píleo convexo o plano, himenio laminado, con láminas usualmente decurrentes y de coloración amarillenta a olivácea, a veces anastomosadas, en su mayoría, trama himenal moderadamente divergente, esporas regularmente elipsoides a fusoides (García-Jiménez, 1999).

*Phylloporus* es un género relativamente pequeño en la familia Boletaceae, las especies de este género se distribuyen alrededor del mundo en zonas tropicales; la mayoría se distribuyen en Australia y Malasia, catorce han sido reportadas para África y únicamente cinco especies han sido registradas en Norteamérica, aunque no todas las regiones han sido bien estudiadas y nuevos registros son reportados frecuentemente (Neves *et al.*, 2012). De acuerdo a Montoya *et al.* (2019) existen alrededor de 100 especies, siendo los árboles planifolios y las coníferas sus potenciales hospederos.

Las especies que se han reportado para México son *Phylloporus bellus* (Masse) Corner, *Phylloporus centroamericanus* Singer & Gómez, *Phylloporus foliiporus* (Murr.) Singer, *Phylloporus guzmanii* Montoya & Bandala, *Phylloporus fagicola* Montoya & Bandala, *Phylloporus leucomyelinus* (Singer) Singer, *Phylloporus phaeoxanthus* var. *simplex* Singer & Gómez, *Phylloporus quercophilus* Montoya, Bandala & Garay, *Phylloporus rhodoxanthus* (Schwein.) Bres. y *Phylloporus rimosus* Bandala, Montoya & Garay (García-Jiménez, 1999; Montoya y Bandala, 2011; Montoya *et al.*, 2019). La especie tipo del género es *Phylloporus pelletieri* (Lév.) Quél.

### ***Rubroboletus***

El término “rubro” del género *Rubroboletus* Zhao & Yang, hace referencia a la coloración rojiza del píleo, la superficie del himenóforo y el retículo o gránulos, en el estípite (Zhao *et al.*, 2014). *Rubroboletus* es un género cuyas especies se caracterizan por presentar la superficie del píleo rojiza, himenio naranja-rojizo a rojo, tubos amarillos, retículo o gránulos rosas a rojizos en el estípite, se vuelve azul al maltratarse, esporas lisas y un pileipellis que corresponde a un trichodermis entrelazado (Zhao y Shao, 2017).

El género fue descrito recientemente, incluyendo a aquellas especies emparentadas con *Boletus sinicus*, desde su aparición han sido descritas algunas nuevas especies y otras más han sido trasladadas a *Rubroboletus*, existiendo al momento alrededor de 13 especies (Zhao *et al.*, 2014; Zhao y Shao, 2017).

Para México ha sido reportada la especie *Boletus satanas* Lenz, ya trasladada al género *Rubroboletus*, sin embargo, otras especies también encontradas en México, como *Boletus michoacanus* Singer, *Boletus rubroflammeus* Smith & Thiers y *Boletus satanoides* Smotlacha (García-Jiménez, 1999), muy probablemente serán trasladadas al género *Rubroboletus* en el futuro. La especie tipo del género es *Rubroboletus sinicus* (W.F. Chiu) Kuan Shao & Zhu L. Yang.

## **JUSTIFICACIÓN**

Los hongos del orden Boletales al igual que ocurre con otros grupos, presentan endemismos y especies crípticas de difícil identificación con métodos tradicionales como las comparaciones morfológicas, para estos casos las filogenias con secuencias de ADN junto a aspectos ecológicos y geográficos son de gran utilidad. En ocasiones la riqueza de especies de una región determinada, está desestimada porque no se toman estos factores en cuenta.

## **OBJETIVOS GENERALES**

- Comparar las características morfológicas de los ejemplares de este estudio con taxa emparentados.
- Generar filogenias de ejemplares de Boletales de México con secuencias de ADN incluyendo secuencias previamente publicadas, para saber la posición de los ejemplares de México.

### ***Objetivos particulares***

- Obtener ejemplares de colección pertenecientes al orden Boletales.
- Revisar las características morfológicas del material de estudio.
- Generar secuencias de las regiones ITS y 28S de los ejemplares del presente trabajo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Revisión morfológica*

Se seleccionó material proveniente de la colección de la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ), para elegirlo, se tomó en cuenta aquel material secuenciado con el cual se pudieron elaborar filogenias de acuerdo a las secuencias disponibles en la red, el material seleccionado se encuentra enlistado en la tabla 1. En el anexo 2 pueden revisarse fotografías del material con el que no fue posible elaborar filogenias, principalmente, por la falta de secuencias en las bases de datos. Con el material seleccionado, se hicieron revisiones macro y microscópicas y se compararon con las descripciones de especies reportadas en trabajos anteriores.

Se tomaron en cuenta las observaciones escritas en las etiquetas de los ejemplares para las descripciones macroscópicas y se llevaron a cabo nuevas observaciones, para añadir características a las descripciones que no se tomaron en cuenta en las etiquetas.

Para las revisiones microscópicas, se realizaron preparaciones y se observaron las siguientes estructuras: trama, pileipellis, esporas, basidios y cistidios (queilo, pleuro y caulocistidios); el número de estructuras medidas fue de 40 para esporas y 20 o más para cistidios, debido a la dificultad para encontrar estas estructuras, ya sea porque los ejemplares estaban inmaduros o por el deterioro ocasionado en el proceso de herborizado y el daño ocasionado por insectos al material. Todas las observaciones se hicieron en con los objetivos de 10x, 40x y 100x; las preparaciones se hidrataron en KOH al 5%.

## *Trabajo molecular*

De cada ejemplar se tomó una porción de cerca de 1cm<sup>2</sup> para extracción de ADN, las extracciones se llevaron a cabo con el kit de extracción y amplificación de SIGMA-ALDRICH® “Extract-N-Amp™ Plant PCR Kit”, primero siguiendo las instrucciones del fabricante; después se modificaron las cantidades de solución añadidas. Para cada extracción, se cortó una pequeña porción de himenóforo, se pusieron en tubos estériles de 1.5 ml, se añadieron 25 µl de solución de extracción y luego de un periodo de incubación de 10 min a 95 °C, se añadió la misma cantidad de solución de dilución, dichas cantidades son sugeridas por Detinger *et al.* (2009). Posteriormente, el ADN se cuantificó, se prepararon tubos a una concentración de 50 ng/µl y se guardaron en congelación a -20 °C.

Con las extracciones de ADN, se llevaron a cabo reacciones de PCR para amplificar las regiones ITS y 28S del ADNr, se utilizaron las siguientes cantidades para la preparación del mix de PCR 1x (25 µl): 18.4 µl de H<sub>2</sub>O grado HPLC, 0.6 µl de cada primer (10 µM), 0.6 µl de dNTP's (10µM), 2.6 µl de Dream Taq Buffer (10x), 0.2 µl de Dream Taq Pol y 2 µl de ADN. Los primers utilizados para la región ITS fueron ITS1F e ITS4 o ITS4B, para la región 28S se utilizaron los primers LROR y LR5. Los tiempos de termociclado para la región ITS fueron, un periodo de desnaturalización inicial de 5 min a 95 °C, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 45 s, alineamiento a 54°C por 30 s y extensión a 72°C por 90 s; más un tiempo de extensión final de 10 min a 72 °C. Para la región 28S los periodos de termociclado fueron, un periodo de desnaturalización inicial de 5 min a 94 °C, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 60 s, alineamiento a 54 °C por 60 s y extensión a 72 °C por 90 s; más un periodo de extensión final de 8 min a 72 °C. Los productos de PCR se corrieron en una cámara de electroforesis durante 40 min, en gel de agarosa al 1% con bromuro de etidio. Los productos de PCR se conservaron en refrigeración a -20 °C para su posterior purificación y secuenciación. La purificación de los productos de PCR se llevó a cabo con el kit de purificación “QIAquick PCR Purification Kit” de QIAGEN®, siguiendo las instrucciones del fabricante.

La secuenciación de los productos de PCR, se llevó a cabo en el Laboratorio de Servicios Genómicos (LABSERGEN) del LANGEBIO (Laboratorio Nacional de Genómica para la Biodiversidad), en Irapuato, Guanajuato. El método usado para la secuenciación, fue el método de Sanger por electroforesis capilar, los primers utilizados fueron ITS1F para la región ITS; y LR5 para la región 28S.

### *Análisis filogenético*

Con las secuencias generadas, se hizo un análisis Blast para cada secuencia en GenBank y se descargaron las secuencias más parecidas. Para cada género se hicieron alineamientos de las secuencias en el programa McClade 4.0 (Maddison y Maddison 2000).

Los árboles filogenéticos se realizaron por tres métodos distintos: parsimonia, utilizando el programa PAUP 4.0a167 (Swofford, 2002), máxima verosimilitud, usando RaXML GUI (Silvestro y Michalak, 2012); y por el método bayesiano, usando el programa Mr. Bayes 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003).

Para los árboles de parsimonia se utilizó una búsqueda heurística de mil réplicas aleatorias, para la adición de secuencias se utilizó stepwise addition y se seleccionó el algoritmo TBR para el intercambio de ramas, para el Bootstrap se utilizaron de igual manera mil réplicas en las mismas condiciones. Los árboles obtenidos por el método de máxima verosimilitud se realizaron mediante 500 réplicas para la búsqueda del árbol y de igual manera 500 réplicas para el Bootstrap, utilizando el modelo GTR GAMMA. Para el método bayesiano, se realizó un análisis de 10 000 000 de generaciones, una frecuencia de muestreo de 100 generaciones y cuatro corridas al mismo tiempo, para obtener el árbol y los soportes de las ramas se quemaron el 25% de las generaciones.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se obtuvieron 38 secuencias de 24 ejemplares, 18 de la región ITS y 20 de la región 28S, dichos ejemplares pertenecen a 13 géneros distintos. La información anterior, así como los datos de colecta está contenida en la tabla 1. Los distintos taxones encontrados aquí con los análisis morfológicos y filogenéticos son descritos a continuación, se abordan las características macro y microscópicas, se muestran fotografías de las mismas, comentarios taxonómicos acerca de los hallazgos y se ilustran los árboles obtenidos con los análisis filogenéticos.

Fueron encontradas nuevas especies del género *Cyanoboletus*, *Leccinum*, *Phylloporus* y *Rubroboletus*. Además, *Boletus quercophilus* se reporta como nuevo registro para el país. No fue posible determinar a los demás taxones revisados en el estudio a nivel específico, pero se discuten las especies más parecidas. Fotografías del material secuenciado, del que no fue posible elaborar análisis filogenéticos, por las pocas secuencias (o inexistentes secuencias) disponibles en las bases de datos, están incluidas en el anexo 2.

**Tabla 1.** Taxones, datos de colecta y secuencias de ADN generadas.

Especie	No. de colecta	Lugar de colecta	Vegetación	Fecha	ITS	28S
<i>Aureoboletus</i> aff. <i>flaviporus</i>	Ferrusca 424	Tesquedó. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	11/08/2018	×	✓
<i>Aureoboletus</i> <i>betula</i>	Landeros 3531	La Esperanza, San Joaquín, Querétaro	<i>Quercus</i>	14/07/2016	✓	✓
<i>Boletus</i> <i>quercophilus</i>	Ferrusca 285	El Pinalito, El Marqués, Querétaro	<i>Quercus</i>	10/10/2014	✓	✓
<i>Boletus</i> <i>quercophilus</i>	Robles 354	Xajay. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	¿?	✓	✓
<i>Butyriboletus</i> sp.	Ferrusca 422	Tesquedó. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	11/08/2018	✓	×
<i>Butyriboletus</i> sp.	Ferrusca 425	Tesquedó. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	11/08/2018	✓	✓
<i>Butyriboletus</i> sp.	Robles 7	Tesquedó. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	¿?	✓	✓
<i>Chalciporus</i> sp.	Landeros 3557	Tesquedó, Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	13/08/2016	✓	✓
<i>Cyanoboletus</i> sp. nov.	Ferrusca 296	El Pinalito. El Marqués, Querétaro	<i>Pinus</i>	10/10/2014	✓	✓
<i>Cyanoboletus</i> sp. nov.	Ferrusca 390	Cerro del Zamorano. Colón, Querétaro	<i>Abies</i>	23/09/2017	✓	✓
<i>Leccinum</i> cf. <i>rugosiceps</i>	Robles 589	Tesquedó. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	¿?	✓	×
<i>Leccinum</i> sp. nov.	Robles 35	Tesquedó. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	¿?	×	✓
<i>Leccinum</i> sp. nov.	Robles 486	Tenasdá. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	¿?	×	✓
<i>Neoboletus</i> sp.	Ferrusca 392	Cerro del Zamorano. Colón, Querétaro	<i>Abies</i>	23/09/2018	✓	✓
<i>Phylloroporus</i> sp. nov	Ferrusca 428	Laguna de Servín, Amealco, Querétaro	<i>Pinus</i>	11/08/2018	×	✓
<i>Retiboletus</i> cf. <i>griseus</i>	Ferrusca 310	El Pinalito. El Marqués, Querétaro	¿?	10/10/2014	✓	×
<i>Rubroboletus</i> sp.	Robles 408	San Idelfonso, Amealco, Querétaro	¿ <i>Quercus</i> ?	¿?	×	✓
<i>Rubroboletus</i> sp. nov.	Robles 573	Xajay. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	¿?	✓	✓
<i>Scleroderma</i> cf. <i>areolatum</i>	Martínez 10	El Derramadero, Tolimán, Querétaro	<i>Quercus</i>	22/09/2012	✓	✓
<i>Scleroderma</i> cf. <i>areolatum</i>	Rodríguez 5	El Derramadero, Tolimán, Querétaro	<i>Quercus</i>	22/09/2012	✓	✓
<i>Scleroderma</i> cf. <i>areolatum</i>	Sánchez 27	El Derramadero, Tolimán, Querétaro	<i>Quercus</i>	22/09/2012	✓	✓
<i>Suillus</i> sp.	Robles 322	Los Azufres, Michoacán	¿?	¿?	✓	×
<i>Suillus</i> sp.	Robles 557	Campoalegre. San Joaquín, Querétaro	¿?	¿?	×	✓
<i>Xanthoconium</i> cf. <i>separans</i>	Ferrusca 426	Tesquedó. Amealco, Querétaro	<i>Quercus</i>	11/08/2018	✓	✓

*Aureoboletus aff. flaviporus* (Figs.1 y 2)

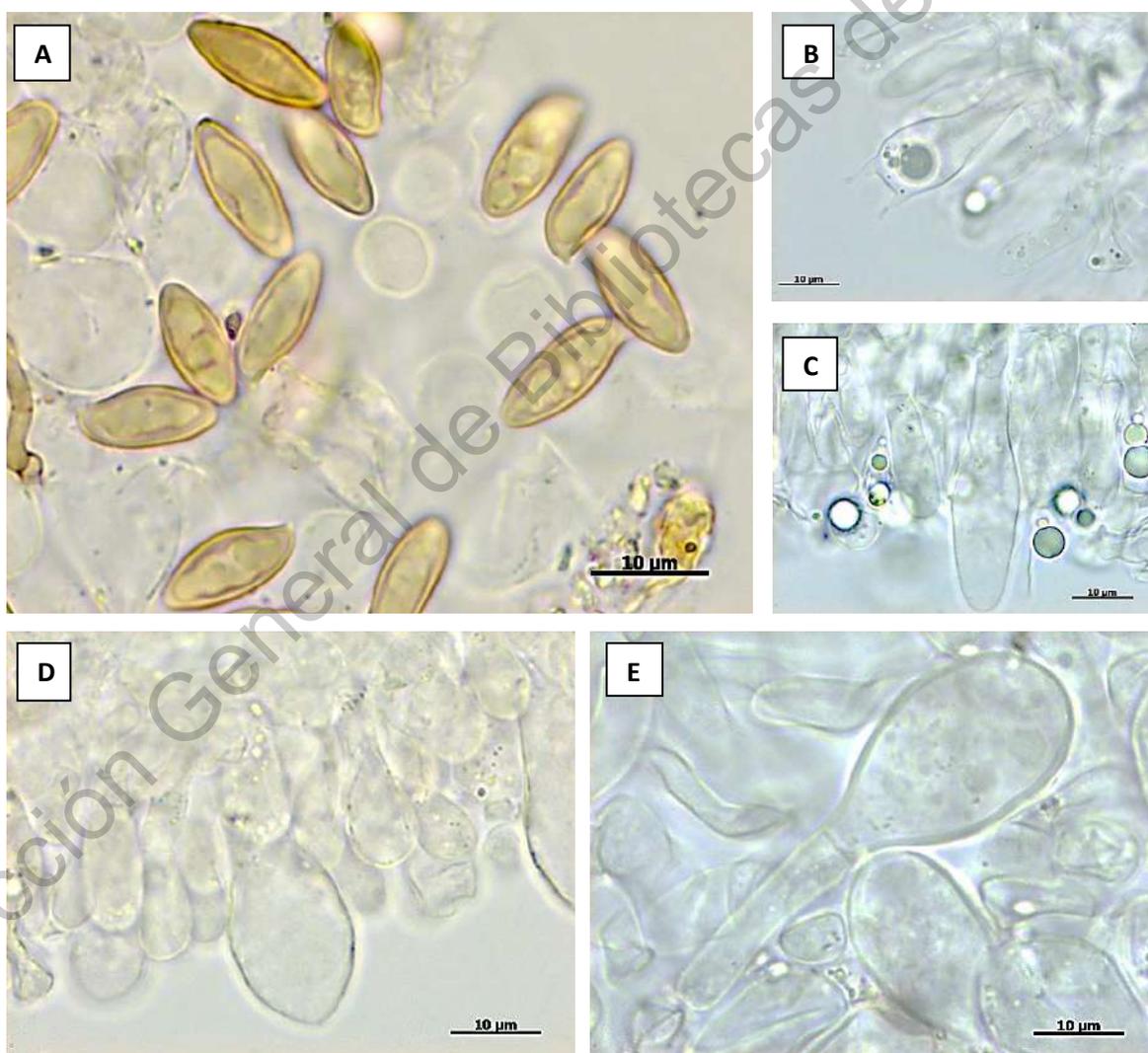
*Material revisado:* Ferrusca 424. Tesquedó, Amealco, Querétaro. Bosque de *Quercus*. 11 de agosto de 2018.

*Características macroscópicas:* 80 mm de largo. Píleo de 50 mm de diámetro, color marrón rojizo, víscido. Poros angulares de color amarillo, se vuelven ligeramente rojizos al contacto, de  $\leq 1$  mm de apertura, algunos de los poros presentan subdivisiones internas. Tubos de 10 mm de largo. Estípite de 55 mm de largo por 16 mm de ancho, color naranja excepto en su parte posterior de color beige, reticulado en su parte posterior, de contexto blanco. Sabor agridulce. Creciendo solitario en bosque de encino (*Quercus* sp.).



**Figura 1.** Basidioma herborizado de *Aureoboletus aff. flaviporus* (Ferrusca 424). Barra= 1 cm.

*Características microscópicas:* Esporas elipsoidales a fusiformes, de tonos amarillentos, de 10 – 13.2 x 4.3 – 5.5  $\mu\text{m}$ . Basidios claviformes, tetraspóricos, hialinos, de 25.5 – 38 x 9.7 – 11.5  $\mu\text{m}$ . Pleurocistidios lageniformes, algunos con la parte superior más alargada, hialinos, de 41.5 – 75.5 x 10 – 16.1  $\mu\text{m}$ . Queilocistidios claviformes o lectiformes, algunos mucronados, hialinos, de 22.2 – 42.9 x 9 – 15.8  $\mu\text{m}$ . Caulocistidios claviformes, con la parte superior globosa, segmentados, hialinos, de 33.2 – 55.1 x 10.5 – 18.6  $\mu\text{m}$ . Trama himenal bilateral.



**Figura 2.** Estructuras microscópicas de *Aureoboletus* aff. *flaviporus*. **A.** Esporas. **B.** Basidio. **C.** Pleurocistidio. **D.** Queilocistidio. **E.** Caulocistidio.

*Comentarios taxonómicos:* La descripción macroscópica concuerda con lo descrito por García-Jiménez (1999) para la especie *Aureoboletus flaviporus* (Earle) Klofac (citado como *Pulveroboletus flaviporus* en dicho trabajo), sin embargo, el ejemplar revisado difiere en que el contexto no se mancha al exponerse y los poros sí; *Aureoboletus flaviporus* ha sido reportado para el estado de Baja California en bosque de *Quercus agrifolia*. Microscópicamente, *Aureoboletus flaviporus* presenta también algunas diferencias con el ejemplar aquí estudiado, como esporas más alargadas (12 – 15.2  $\mu\text{m}$ ), basidios (27 – 32  $\mu\text{m}$ ) y pleurocistidios (42 – 60  $\mu\text{m}$ ) ligeramente más cortos, también los pleurocistidios son menos anchos (8 – 12.4  $\mu\text{m}$ ); y, por último, los queilocistidios en *Aureoboletus flaviporus* son más alargados (40 – 56  $\mu\text{m}$ ). Existen pocas secuencias disponibles de *Aureoboletus flaviporus* en las bases de datos, las cuales han sido generadas en trabajos aún no publicados, por lo tanto y de acuerdo a las diferencias morfológicas ya mencionadas, es complicado saber si el ejemplar corresponde a dicha especie.

Otra especie parecida es *Aureoboletus auriporus*, sin embargo, esta especie no presenta el ápice del estípite reticulado y aunque sus poros también se manchan, lo hacen de color oliváceo (García-Jiménez, 1999). En el árbol filogenético aquí realizado (figura 5), nuestro ejemplar se agrupa con *Aureoboletus auriporus*, sin embargo, el soporte de la rama no es suficiente para pensar que corresponde a la misma especie, además de que el ejemplar revisado presenta diferencias morfológicas con lo reportado para esta especie. *Aureoboletus auriporus* tiene una distribución más amplia en el país y ya ha sido reportada para el estado de Querétaro (García-Jiménez, 1999). Por lo expuesto anteriormente, es necesaria una revisión morfológica y filogenética del género, haciendo énfasis en aquellos ejemplares determinados como *Aureoboletus flaviporus* y *A. auriporus*.

*Aureoboletus betula* (Schwein.) M. Kuo & B. Ortiz (Figs. 3 y 4)

*Material revisado:* Landeros 3531, La Esperanza, San Joaquín, Querétaro, bosque de *Quercus*, 14 de julio de 2016.

≡*Boletellus betula* (Schwein) E.-J. Gilbert

≡*Boletus betula* Schwein.

≡*Ceratomyces betula* (Schwein.) Murrill

≡*Frostiella betula* (Schwein.) Murrill

≡*Austroboletus betula* (Schwein.) E. Horak

≡*Heimiella betula* (Schwein.) Watling

≡*Heimioporus betula* (Schwein.) E. Horak

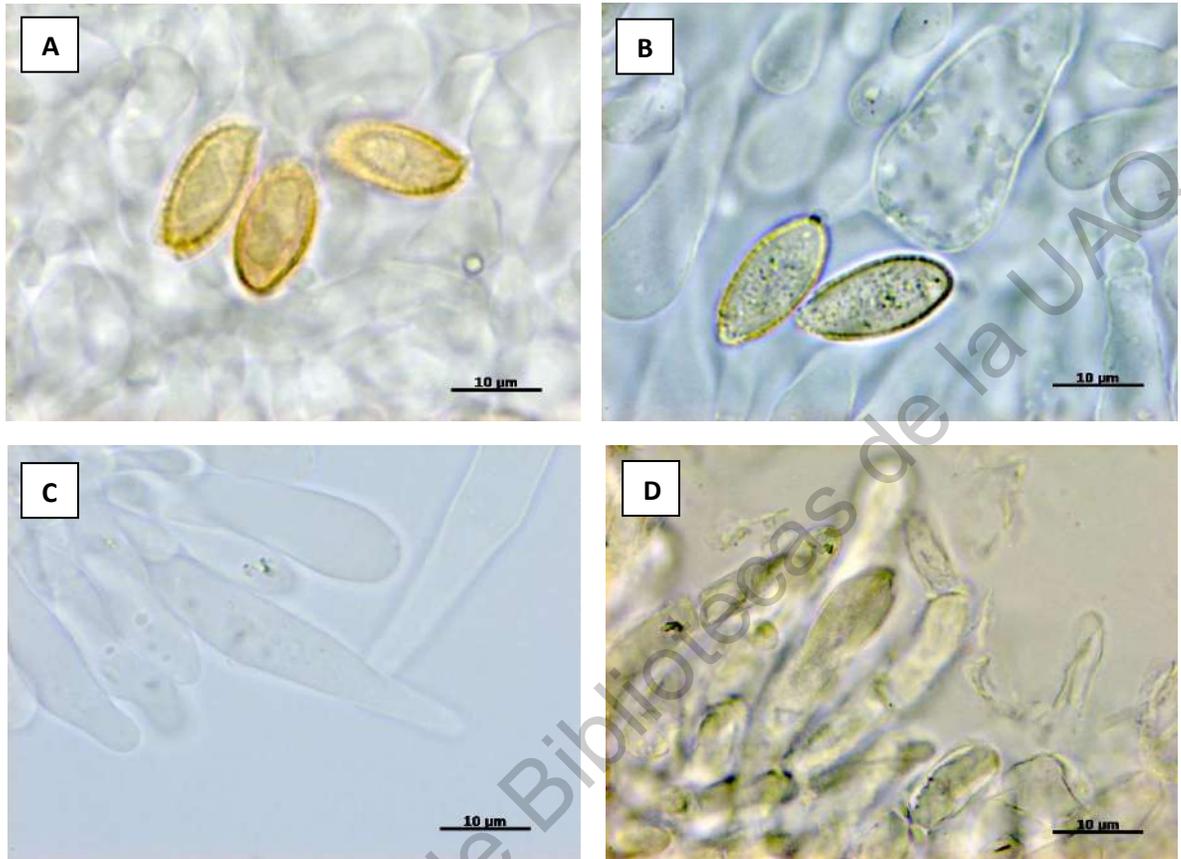
≡*Boletus morganii* Peck

*Características macroscópicas:* Píleo de color amarillento hacia el borde y mostaza (amarillo-marrón) al centro. Poros angulares de color amarillo, tubos del mismo color que los poros. Estípite amarillento, fuertemente reticulado, alveolado, se torna ligeramente amarillo-óxido al maltrato, micelio basal color blanquecino. Contexto de color rosado, parte interna del estípite amarillenta. Olor ligeramente cítrico.



**Figura 3.** Basidioma herborizado de *Aureoboletus betula* (Landeros 3531). Barra= 1 cm.

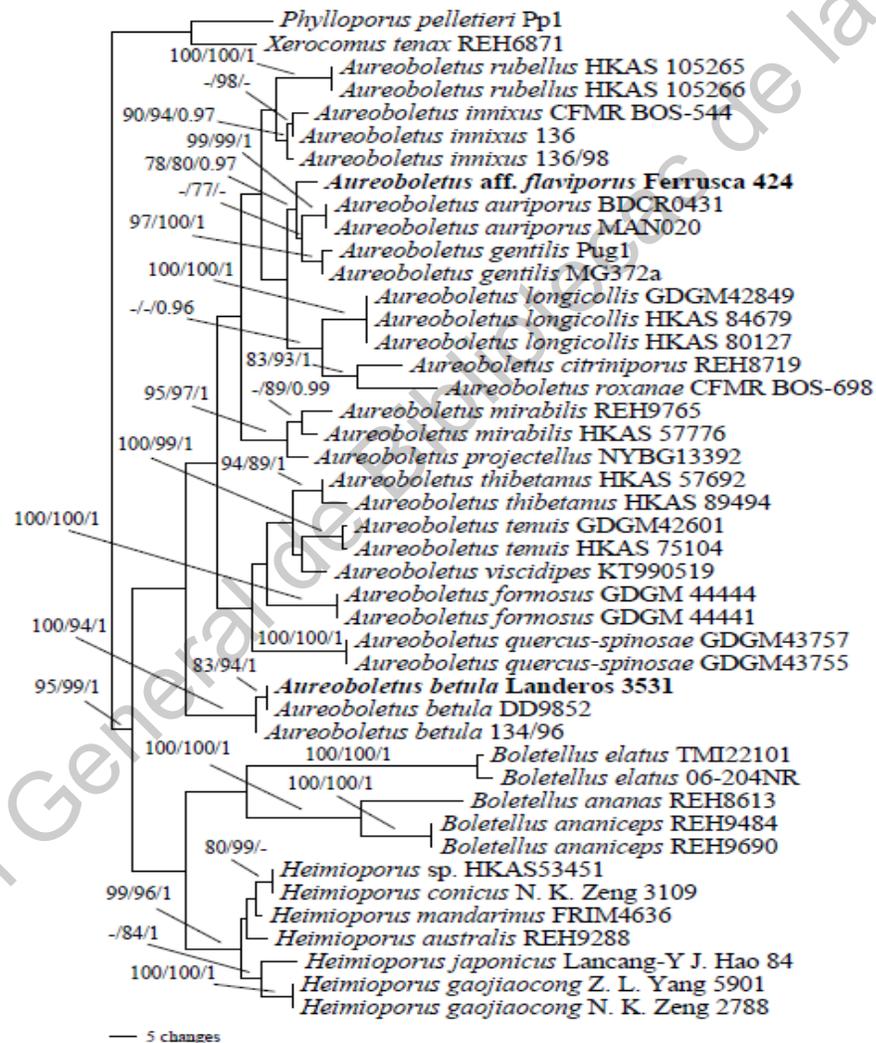
*Características microscópicas:* Esporas elipsoidales a subfusoides, de pared gruesa y superficie punctada, color amarillento, algunas presentan uno de sus extremos truncado, de  $14.6 - 17.9 \times 7.5 - 9.5 \mu\text{m}$ . Basidios claviformes, hialinos, de  $46.5 - 62.6 \times 13.3 - 17 \mu\text{m}$ . Queilocistidios lectiformes, lageniformes o globosos, algunos con el ápice alargado, algunos segmentados, hialinos, de  $36.5 - 55.5 \times 6.3 - 15.6 \mu\text{m}$ . Pileipellis correspondiente a un ixocutis, células ligeramente amarillentas. Trama himenal bilateral.



**Figura 4.** Estructuras microscópicas de *Aureoboletus betula*. **A.** Esporas. **B.** Basidio con esporas. **C.** Queilocistidio. **D.** Células terminales del pileipellis.

*Comentarios taxonómicos:* La filogenia aquí elaborada, agrupa a nuestro ejemplar con otros ejemplares de *Aureoboletus betula*. García-Jiménez (1999) reporta características macroscópicas que coinciden con lo aquí descrito, sin embargo, microscópicamente, las esporas son ligeramente más alargadas, de  $16 - 21 (-23) \times 7.5 - 10.5 \mu\text{m}$ . Con el material trabajado en Vásquez *et al.* (2018), una diferencia macroscópica radica en la coloración anaranjada del píleo a diferencia de la coloración amarillenta del ejemplar aquí revisado; también existe variación en las estructuras microscópicas, como basidios y queilocistidios de menor tamaño, los basidios de  $26.4 - 40 \times 9.6 - 13.6 \mu\text{m}$  y queilocistidios de  $32 - 44 \times 9.6 - 12.8 \mu\text{m}$ . Los pleurocistidios eran escasos en el material examinado y no se encontraron caulocistidios.

La especie ha sido reportada para el país, de los estados de Chiapas, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Querétaro, Durango y Oaxaca (García-Jiménez, 1999; Ayala-Vásquez *et al.*, 2018). Sin embargo, por las diferencias morfológicas aquí enunciadas con material reportado de otras zonas del país, es necesaria una revisión morfológica y filogenética de los ejemplares mexicanos.



**Figura 5.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Aureoboletus* elaborado con secuencias de la región 28S. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

***Boletus quercophilus* Hailling & G. M. Muell.** (Figs. 6 y 7)

*Material revisado:* Robles 354, Xajay, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*; Ferrusca 285, El Pinalito, El Marqués, Querétaro, bosque de *Quercus*, 10 de octubre de 2014.

*Características macroscópicas:* Píleo de hasta 75 mm de diámetro, color marrón claro a beige, incurvado en ejemplares jóvenes, convexo en ejemplares maduros. Poros angulares de <1mm de apertura, blanquecinos en ejemplares jóvenes a amarillentos en ejemplares maduros. Tubos de color amarillo de hasta 11 mm de longitud. Estípite de hasta 75 mm de largo por 12 mm de ancho, reticulado, de color amarillento a beige, normalmente ensanchado hacia la base, puede presentar una constricción en el extremo basal.



**Figura 6.** Basidiomas herborizados de *Boletus quercophilus*. **A.** Ferrusca 285 **B.** Robles 354. Barras= 1 cm.

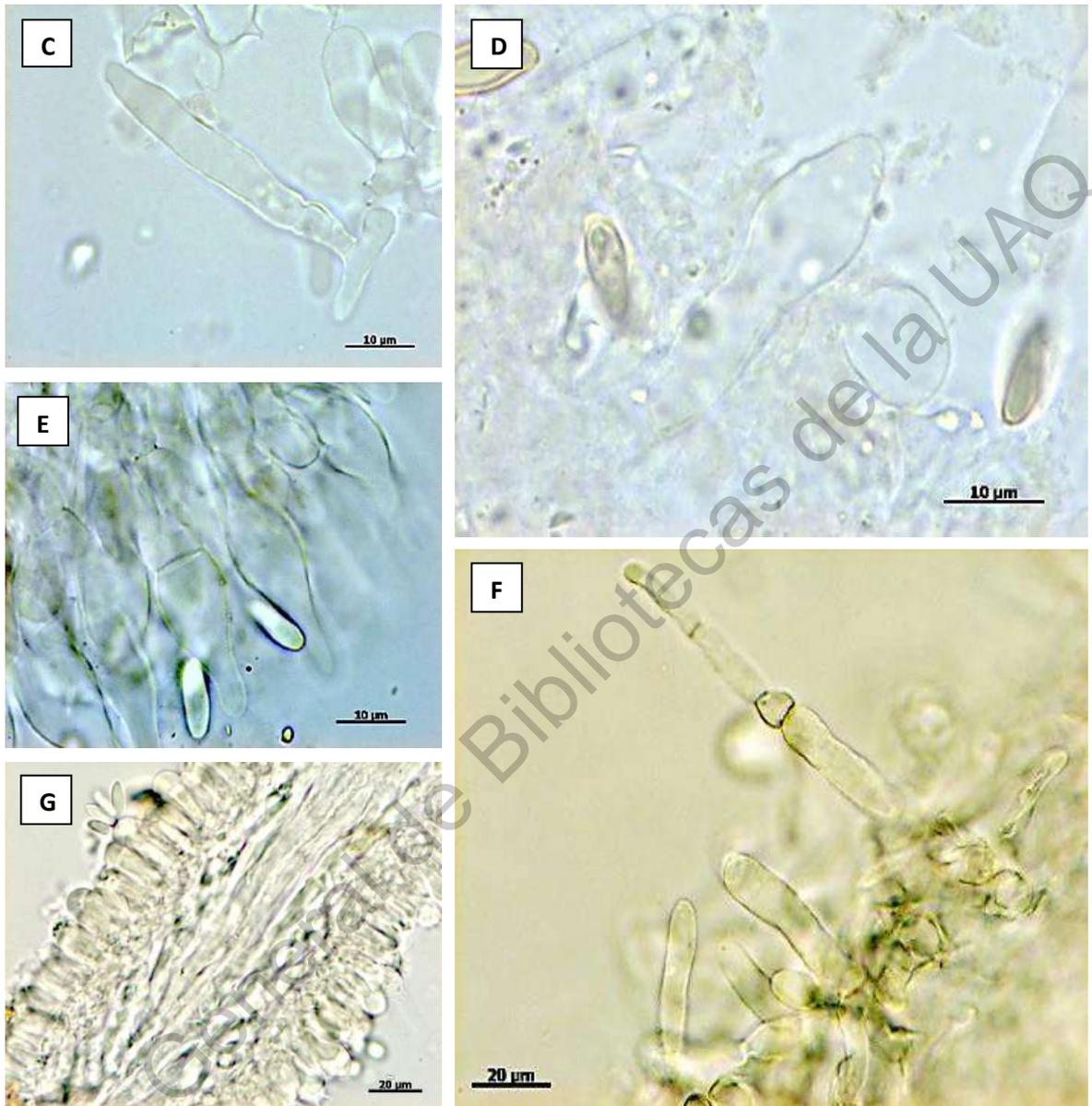


**Figura 6.** Continuación.

*Características microscópicas:* Esporas fusoides o subfusoides, de color amarillento, de  $11.6 - 15.5 \times 4 - 5.8 \mu\text{m}$ . Basidios claviformes, hialinos, de  $26.1 - 35.4 \times 9 - 12.7 \mu\text{m}$ . Pleurocistidios más o menos lageniformes, alargados, de  $35.7 - 48 \times 5.4 - 8.7 \mu\text{m}$ . Caulocistidios fusoides, segmentados, de  $32.6 - 47.5 \times 9.2 - 11.5 \mu\text{m}$ . Trama himenal bilateral. Pileipellis formando un trichodermis.



**Figura 7.** Estructuras microscópicas de *B. quercophilus*. **A.** Esporas. **B.** Basidio. **C.** Pleurocistidio. **D.** Queilocistidio. **E.** Caulocistidia. **F.** Células terminales del pileipellis. **G.** Trama himenal.



**Figura 7.** Continuación.

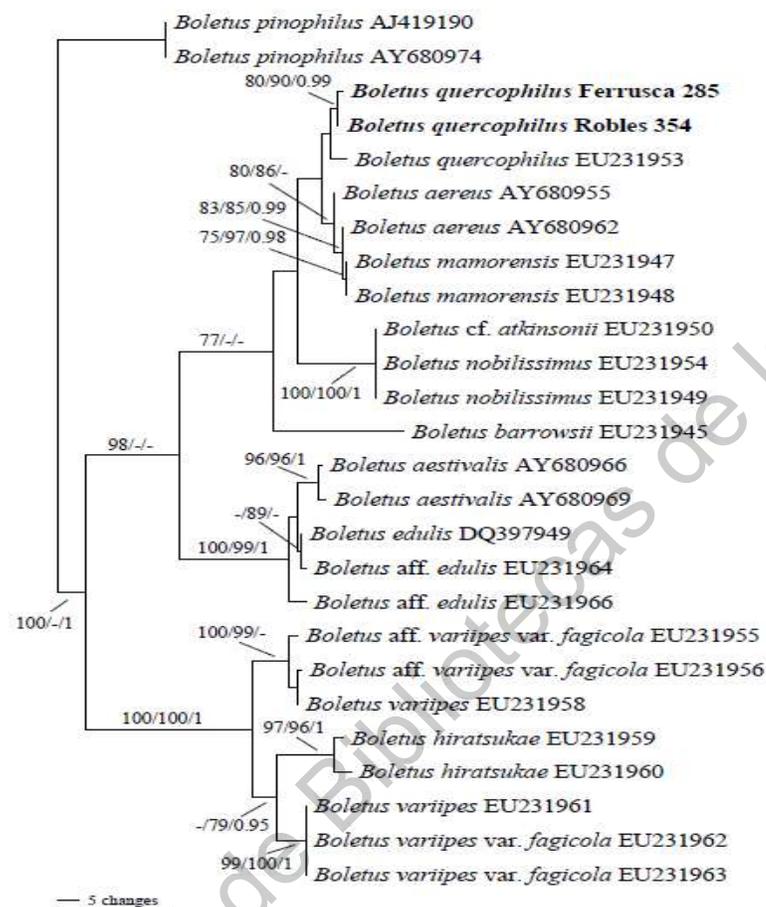
*Comentarios taxonómicos:* Las características macroscópicas de los ejemplares Ferrusca 285 y Robles 354 coinciden con las descritas por Halling y Mueller (1999), algunas características presentes en los ejemplares aquí estudiados no se mencionan en la descripción original, como lo son, la forma de los poros y el cambio de color de estos al madurar. Para el

caso de los ejemplares aquí revisados los poros son angulares y cambian de una coloración blanquecina cuando jóvenes, a una coloración amarillenta en ejemplares maduros.

En cuanto a las características microscópicas, para *B. quercophilus* se reportan esporas de 9.8 – 13.3 x 3.5 – 5 µm y basidios de 24 – 30 x 9 – 10 µm (Halling y Mueller, 1999), siendo ligeramente de menor tamaño que las estructuras aquí revisadas; en cuanto a los pleurocistidios, los de *B. quercophilus* van de 40 – 60 x 6 – 8 µm, siendo más grandes que los del material aquí revisado, sin embargo, por el estado deteriorado de los ejemplares, no se pudieron observar muchos, de igual manera, solamente se pudo observar un queilocistidio.

La asociación de la especie a bosques de *Quercus* es otra característica compartida con el material analizado, además de que nuestros ejemplares se agrupan a *Boletus quercophilus* en la filogenia del género *Boletus* aquí mostrada (figura 8); y aunque no existe un alto soporte de la rama, un análisis de “pairwise base differences” entre las secuencias de los ejemplares aquí estudiados, con la secuencia de *B. quercophilus* EU231953, arroja diferencias de solamente el 0.9 y 1.1 %.

Esta especie pertenece al grupo llamado Porcini (Dentinger *et al.*, 2010), el cual incluye a especies muy parecidas morfológicamente, por lo cual es necesario tomar en cuenta otras cuestiones como el hábitat, aspectos geográficos y por supuesto, la filogenia molecular para poder separar especies crípticas. *Boletus quercophilus* es un nuevo registro para México.

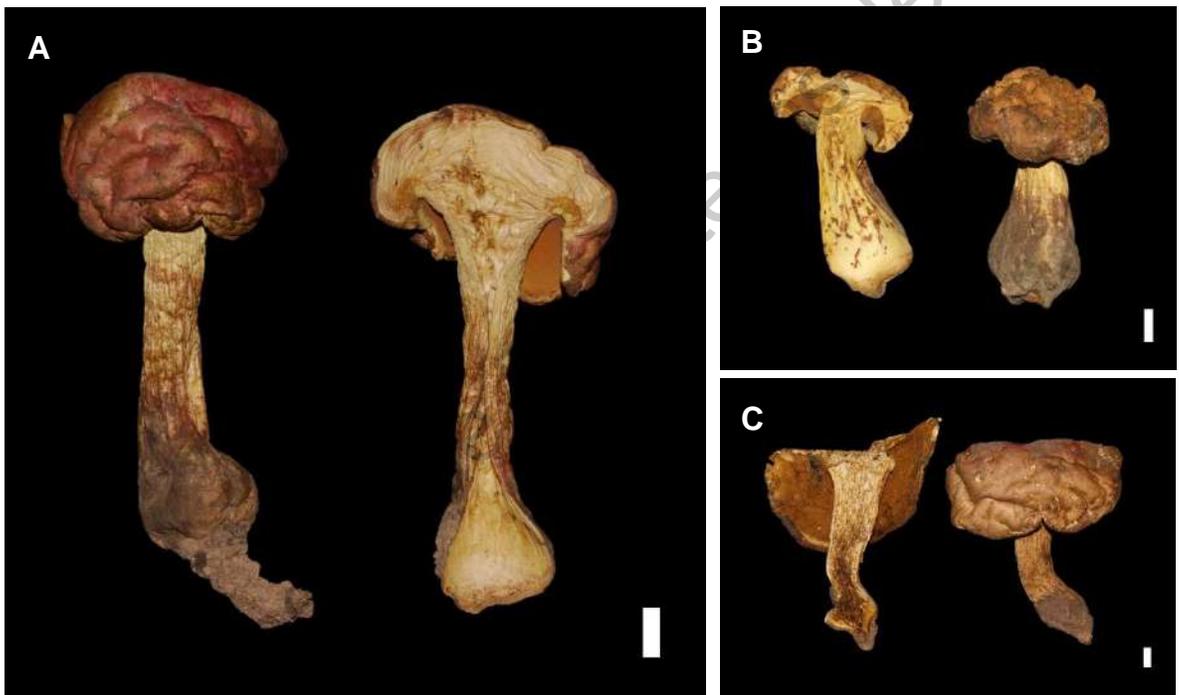


**Figura 8.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Boletus* elaborado con secuencias de la región ITS. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

### *Butyriboletus* sp. (Figs. 9 y 10)

*Material revisado:* Ferrusca 422, Tesquedó, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*, 11 de agosto de 2018; Ferrusca 425, Tesquedó, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*, 11 de agosto de 2018; Robles 7, Tesquedó, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*.

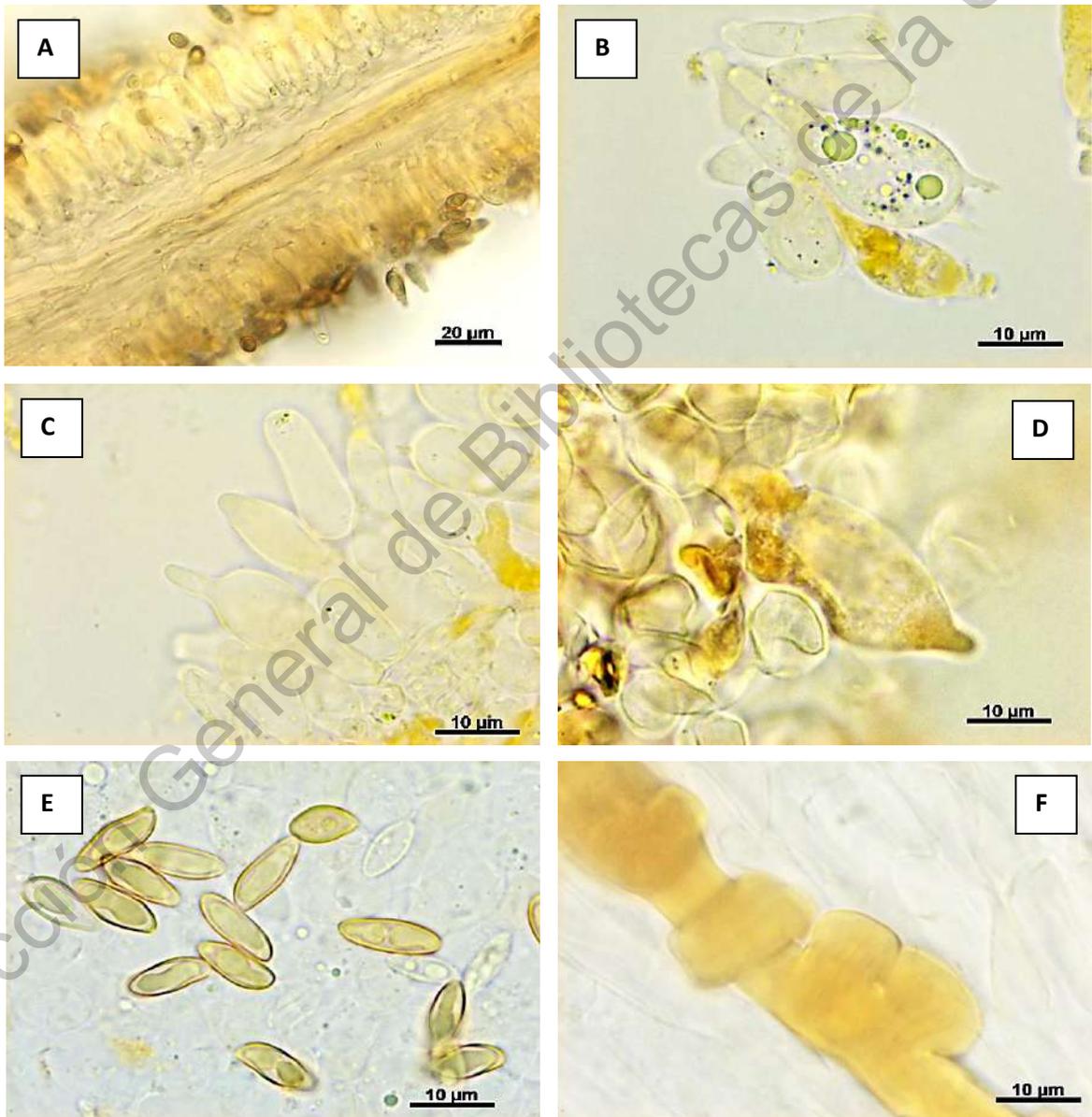
*Características macroscópicas:* Basidiomata de 110 – 120 mm de largo. Píleo ligeramente tomentoso, de color rosado a marrón, ligeramente apendiculado, de 70 – 100 mm de diámetro. Poros circulares, amarillentos, se manchan de azul al contacto, de  $\leq 1$  mm de diámetro. Tubos amarillentos que se manchan de azul al contacto. Estípite amarillento con zonas rojizas, reticulado en su parte posterior, retículo rojizo, el estípite se mancha de azul al contacto. Contexto amarillento que se mancha de azul al contacto, profusamente en la zona del píleo. Sabor agridulce. Creciendo solitario en bosque de encino (*Quercus* sp.).



**Figura 9.** Basidiomas herborizados de *Butyriboletus* sp. **A.** Ferrusca 425. **B.** Robles 7. **C.** Ferrusca 422. Barras= 1 cm.

*Características microscópicas:* Esporas fusiformes a subfusiformes, amarillentas o marrón claro, de 10 – 13.2 x 3.6 – 5  $\mu\text{m}$ . Basidios claviformes, globosos, hialinos o pigmentados de color amarillo o marrón claro, de 17.9 – 31.2 x 7.7 – 12.7  $\mu\text{m}$ . Queilocistidios lageniformes, claviformes o globosos, algunos ventricosos, hialinos o con pigmentos amarillentos a marrón claro, de 29.7 – 55.2 x 6.6 – 16.5  $\mu\text{m}$ . Pleurocistidios lanceolados,

fusiformes, ventricosos, hialinos o con incrustaciones de pigmento amarillento, de 38 – 54 x 8 – 13.5  $\mu\text{m}$ . Caulocistidios globosos o lageniformes, con incrustaciones de pigmento color amarillo a marrón, de 24.1 – 36.5 x 8.5 – 14.6  $\mu\text{m}$ . Trama himenal bilateral. Pileipellis formando un trichodermis, con muy pocas células terminales erectas. Presencia de hifas oleíferas en el contexto.

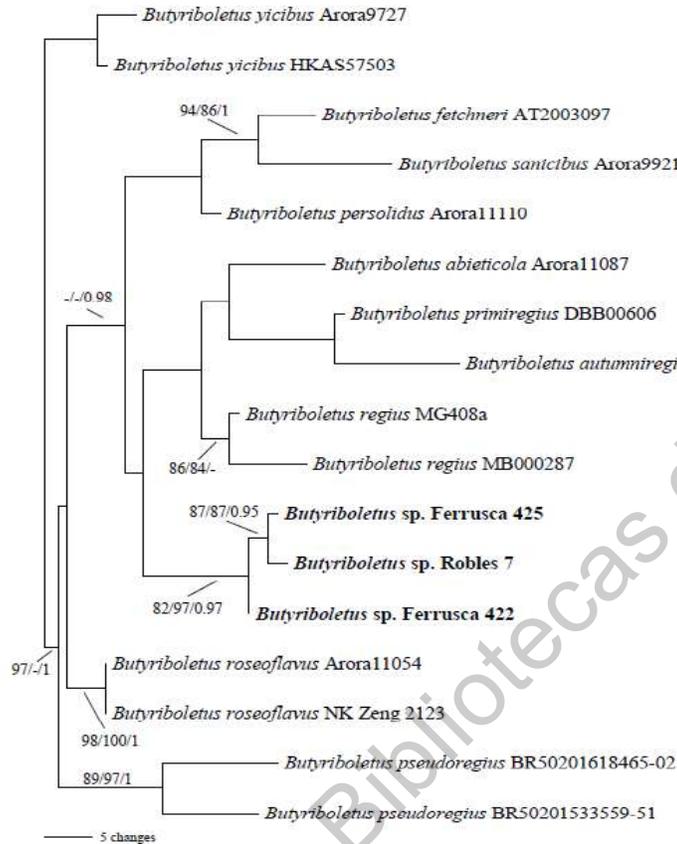


**Figura 10.** Estructuras microscópicas de *Butyriboletus* sp. **A.** Trama himenal. **B.** Basidio y pleurocistidio. **C.** Queilocistidia. **D.** Caulocistidio. **E.** Esporas. **F.** Hifas oleíferas.

*Comentarios taxonómicos:* Las características macroscópicas descritas por García-Jiménez (1999) para la especie *Boletus pseudopeckii*, difieren de los ejemplares de este estudio en que presenta poros angulares, también en que poros y estípites se manchan de azul en un principio y después de color naranja; por último, el retículo cubre totalmente el estípite; microscópicamente difieren en que los caulocistidios de *B. pseudopeckii* son de mayor tamaño,  $32 - 100 \times 2.4 - 5.6 \mu\text{m}$ . *Boletus speciosus* es una especie muy parecida, difiere macroscópicamente en que presenta un retículo que cubre completamente al estípite, microscópicamente presenta pleurocistidios de menor tamaño  $22 - 32 \times 6.4 - 8 \mu\text{m}$ , queilocistidios más alargados y menos anchos  $34 - 72 \times 4.2 - 8.8 \mu\text{m}$  y caulocistidios de mayor tamaño  $22 - 48 \times 4.4 - 13.6 (-20) \mu\text{m}$  (García-Jiménez, 1999). *Boletus pseudopeckii* solamente ha sido reportado para el estado de Nuevo León en un bosque de *Quercus mexicana*, *Boletus speciosus* se ha encontrado en bosques de *Quercus* en los estados de Hidalgo y Guanajuato (García-Jiménez, 1999).

Especies como *Butyriboletus autumniregius*, *Butyriboletus primiregius*, *Butyriboletus pseudoregius*, *Butyriboletus regius*, *Butyriboletus roseoflavus* y *Butyriboletus roseopurpureus* son muy parecidas a los ejemplares revisados, en un análisis filogenético preliminar, *Butyriboletus roseopurpureus* resultó lejanamente relacionada con los ejemplares del estudio, las demás especies están un poco más cercanas, sin embargo, los ejemplares Ferrusca 422, Ferrusca 425 y Robles 7 se encuentran en un clado separado con alto soporte de la rama (figura 11).

Es primordial la obtención de secuencias de ADN del material tipo de *Boletus pseudopeckii* y *Boletus speciosus*, así como de más material mexicano para conocer a las especies que se encuentran en el país.



**Figura 11.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Butyriboletus* elaborado con una matriz concatenada de secuencias de las regiones ITS y 28S. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

### *Chalciporus* sp. (Figs. 12 y 13)

*Material revisado:* Landeros 3557, Tesquedó, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*, 13 de agosto de 2016.

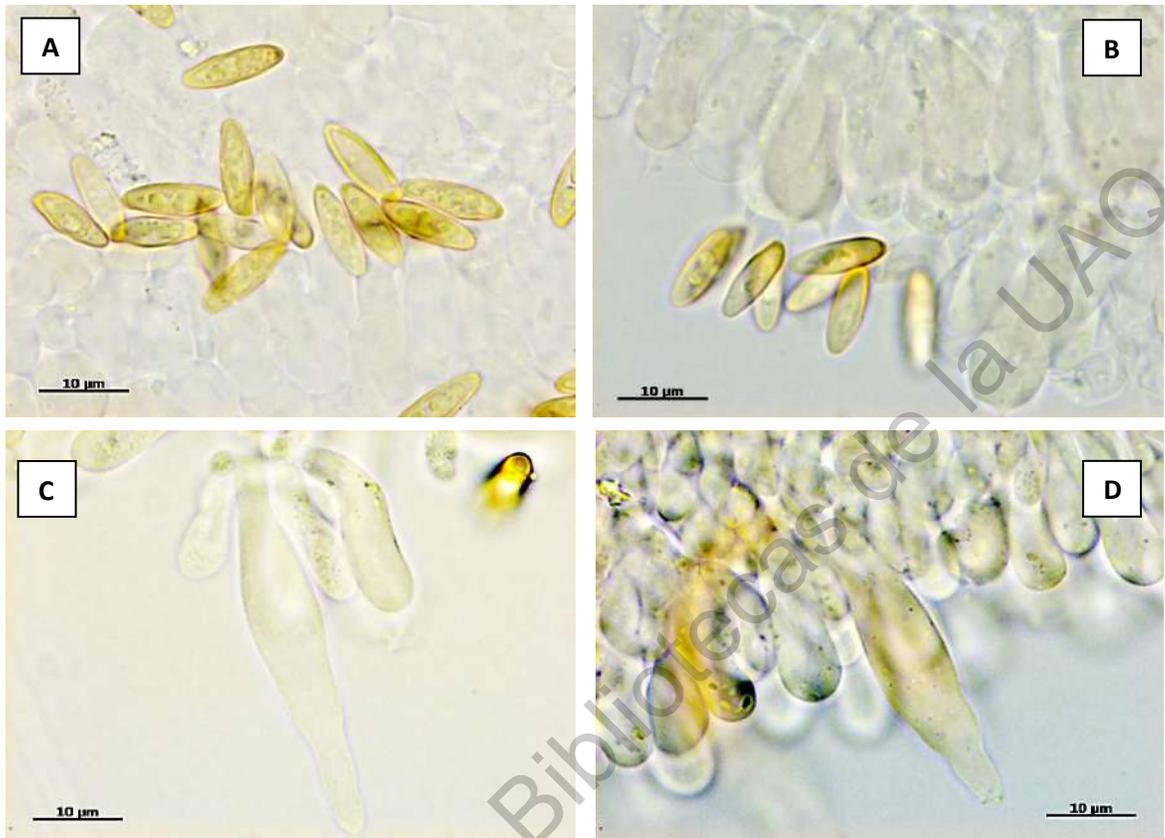
*Características macroscópicas:* Píleo de color marrón-amarillento de 40 – 50 mm de diámetro, ligeramente pubescente. Estípite ligeramente más oscuro que el píleo, de apariencia lisa, de 40 – 55 mm de largo por 8 – 10 mm de ancho, puede presentar un ensanchamiento

hacia la base. Poros angulares, generalmente  $\leq 1$  mm de apertura, aunque pueden presentar una apertura mayor. Tubos rojizos de 4 – 8 mm de longitud. Contexto amarillento, ligeramente blanquecino en la zona del píleo. El contexto puede tornarse de un tono rojizo-morado, los tubos y poros de coloración rojizo-morada.



**Figura 12.** Basidioma herborizado de *Chalciporus* sp. (Landeros 3557). Barra= 1 cm.

*Características microscópicas:* Esporas fusoides, elípticas, alargadas, de coloración amarillenta, de 11.1 – 12.9 x 3.5 – 4.4  $\mu\text{m}$ . Basidios claviformes, hialinos, de 22.9 – 30.6 x 8 – 10.8  $\mu\text{m}$ . Pleurocistidios fusiformes, ventricosos, hialinos, de 39.5 – 59.4 x 7 – 10  $\mu\text{m}$ . Queilocistidios claviformes o lageniformes, hialinos o de coloración amarillenta a marrón claro de 15 – 60 x 4.5 – 8.7  $\mu\text{m}$ . Trama himenal bilateral.



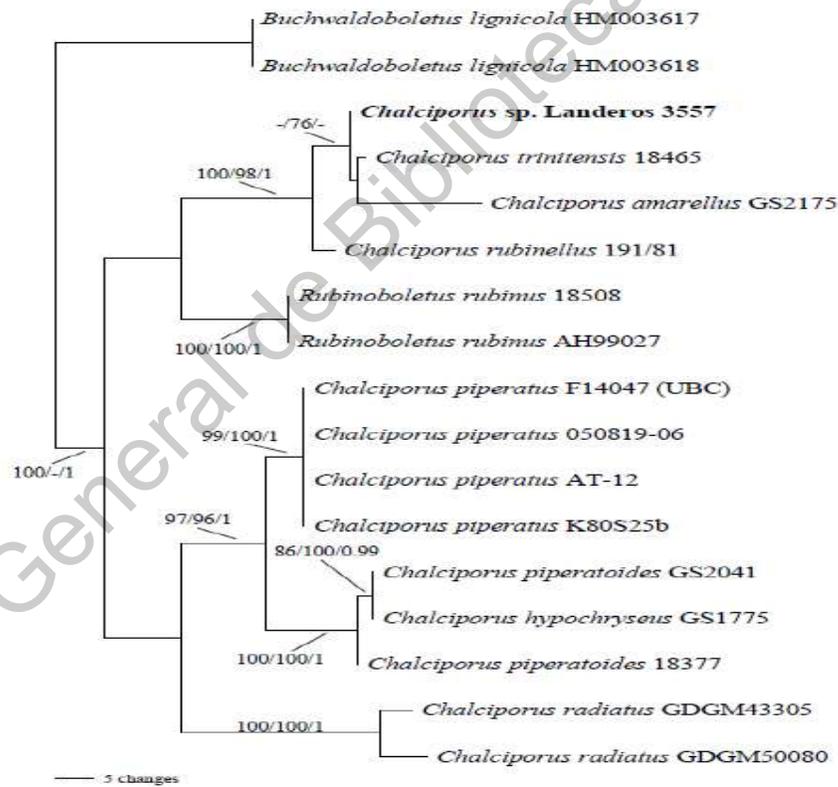
**Figura 13.** Estructuras microscópicas de *Chalciporus* sp. **A.** Esporas. **B.** Basidia. **C.** Pleurocistidio. **D.** Queilocistidio.

*Comentarios taxonómicos:* *Chalciporus amarellus* (Quéll.) Singer, *Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille y *Chalciporus rubinellus* (Peck) Singer, son especies muy parecidas, sin embargo, difieren en los tamaños de las estructuras microscópicas y en sus asociaciones micorrícicas, la primera especie se asocia a *Pinus cembroides*, la segunda a *Pinus* y *Abies* y la tercera a bosques mixtos de *Pinus-Quercus* y de coníferas (García-Jiménez, 1999), mientras que Landeros 3557 se asocia a bosque de *Quercus*. De acuerdo a las descripciones de Singer *et al.* (1983), *Chalciporus trinitensis* (Heinem.) Singer, I. J. Araujo & M. H. Ivory, tiene ligeras diferencias en el tamaño de las esporas (9 – 13 x 4 – 6 µm) y un poco más marcadas en el tamaño de los basidios (32 – 40 x 7.3 – 9 µm).

En la filogenia aquí presentada (figura 14), el ejemplar revisado se asocia en un clado a *Chalciporus amarellus*, *Chalciporus rubinellus* y *Chalciporus trinitensis*, sin embargo, el

soporte de dicho clado solamente es algo significativo por uno de los tres métodos filogenéticos utilizados.

Es necesaria la revisión de material y generación de más secuencias de las especies antes mencionadas, por su parecido morfológico y los indicios de estar emparentadas filogenéticamente, para poder resolver las relaciones entre este complejo de especies. *Chalciporus pseudorubinellus* (A. H. Sm. & Thiers) L. D. Gómez, es otra especie muy parecida, cercana a *Chalciporus amarellus* y *Chalciporus rubinellus* de acuerdo a la filogenia de Zhang *et al.* (2016), por la falta de secuencias de la región ITS de dicha especie no pudo incluirse en el análisis.



**Figura 14.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Chalciporus* elaborado con secuencias de la región ITS. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección y para *Buchwaldoboletus lignicola*, se muestran los números de accesión.

*Cyanoboletus* sp. nov. (Figs. 15 y 16)

*Material revisado:* Ferrusca 296, El Pinalito, El Marqués, Querétaro, bosque de *Pinus*, 10 de octubre de 2014; Ferrusca 390, Cerro del Zamorano, Colón, Querétaro, bosque de *Abies*, 23 de septiembre de 2017.

*Características macroscópicas:* Basidiomas de 70 – 130 mm de largo. Píleo de 40 – 100 mm de diámetro, color marrón, de ligeramente víscido a muy víscido. Estípite de 55 – 100 mm de largo, rojizo, amarillo hacia el ápice, pruinoso, se mancha de azul al contacto. Contexto del píleo blanco, amarillo hacia el estípite con la base de color violeta, se mancha profusamente de azul al corte. Poros angulares, de apariencia laminar hacia el estípite, amarillos, se manchan de azul al contacto, de  $\leq 1$  mm de apertura. Tubos amarillos, se manchan de azul al corte, de 3 – 13 mm de longitud. Creciendo cerca del tocón de un abeto seco, en bosque de *Abies-Quercus* (Ferrusca 390) y en bosque de *Pinus* (Ferrusca 296).

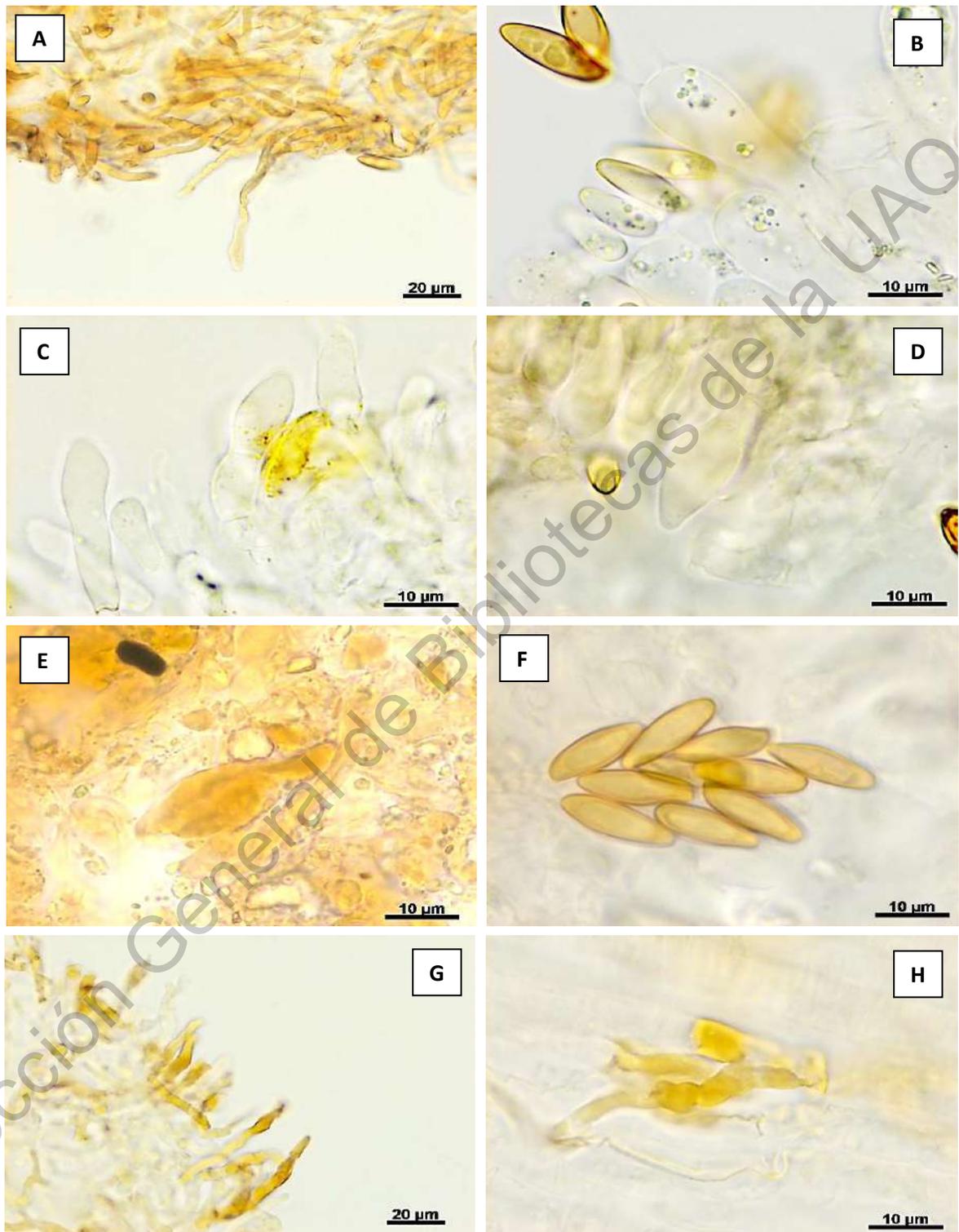


**Figura 15.** Basidiomas herborizados de *Cyanoboletus* sp. nov. **A.** Ferrusca 296. **B.** Ferrusca 390. Barras= 1 cm.



**Figura 15.** Continuación.

*Características microscópicas:* Esporas fusoides o subfusoides, de coloración amarillenta a marrón claro, de  $13 - 18.3 \times 4.7 - 6 \mu\text{m}$ . Basidios claviformes de color amarillo o marrón claro, de  $30.5 - 51.5 \times 10 - 11.7 \mu\text{m}$ . Pleurocistidios lageniformes o fusiformes, hialinos o con incrustaciones de pigmento amarillento, de  $35 - 63 \times 9 - 16.8 \mu\text{m}$ . Queilocistidios más o menos lageniformes, segmentados, hialinos o ligeramente pigmentados de color amarillo, de  $20 - 33.3 \times 5 - 7 \mu\text{m}$ . Caulocistidios alargados, algunos ligeramente lageniformes, otros elípticos, con incrustaciones de pigmentos amarillentos, naranjas o color marrón claro, de  $25.7 - 47.5 \times 6.5 - 11.6 \mu\text{m}$ . Pileipellis formando un trichodermis, las células terminales del pileipellis son alargadas y de coloración amarillenta. Presencia de hifas oleíferas en el contexto.



**Figura 16.** Estructuras microscópicas de *Cyanoboletus* sp. nov. **A.** Pileipellis. **B.** Basidio. **C.** Queilocistidia. **D.** Pleurocistidio. **E.** Caulocistidio. **F.** Esporas. **G.** Células terminales del estípite. **H.** Hifas oleíferas.

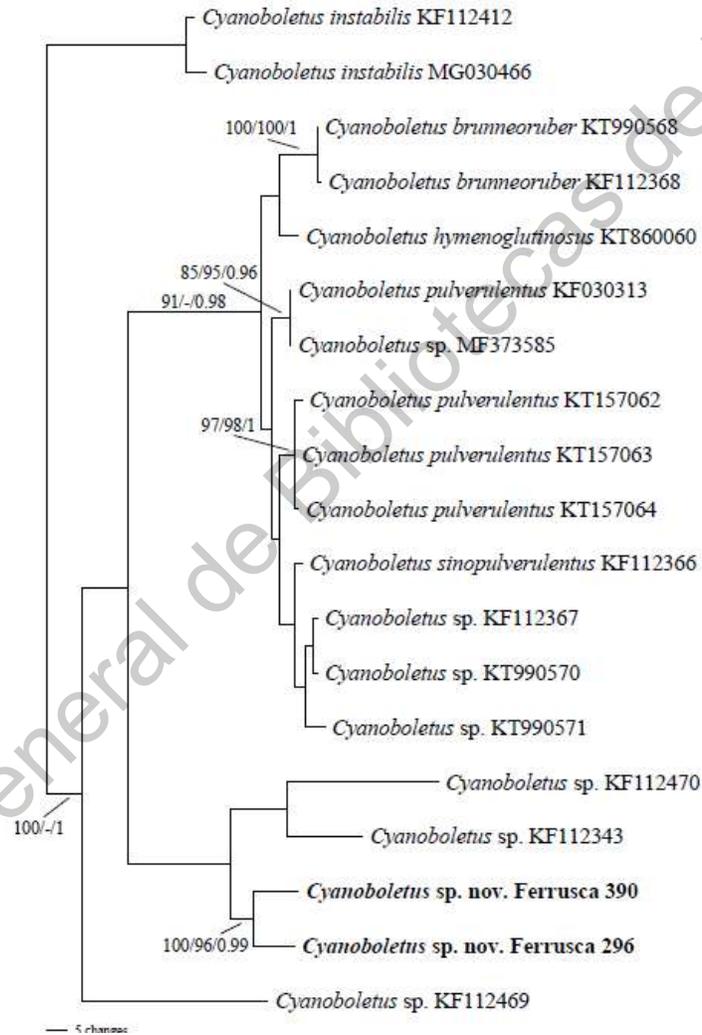
*Comentarios taxonómicos:* Las medidas de las estructuras microscópicas varían un poco de las descritas por García-Jiménez (1999), para *Boletus pulverulentus*, sin embargo, las características macroscópicas coinciden, así como las asociaciones micorrícicas con *Abies* y *Pinus*.

Un análisis de “pairwise base differences” entre las secuencias de ITS de los ejemplares Ferrusca 296 y Ferrusca 390, arrojó una diferencia de 4.03 % entre ambas. Además de presentar estas diferencias, morfológicamente, Ferrusca 296 presenta un estípite muy alargado y de una coloración profusamente rojiza, también, el píleo es proporcionalmente de menor tamaño y excesivamente víscido, además de una coloración rojiza, mientras que Ferrusca 390 presenta un píleo de coloración marrón. Otra diferencia importante, es que el ejemplar Ferrusca 296 está asociado a bosque de *Pinus*, mientras que Ferrusca 390 se asocia a bosque de *Abies-Quercus*.

El ejemplar Ferrusca 296 es parecido a *B. pulverulentus* subespecie típica, que García-Jiménez (1999) reporta en su estudio, por su píleo víscido y rojizo, así como la coloración rojiza del estípite, sin embargo, el autor menciona que esa subespecie presenta una asociación estricta y constante con especies de *Abies*. Un ejemplar de *B. pulverulentus* subespecie típica (García-Jiménez, 1999), corresponde a la misma localidad del ejemplar Ferrusca 390. Una variedad de *Boletus pulverulentus*, revisada por el mismo autor, tiene concordancia con los ejemplares de Ferrusca 390 por el píleo seco, sin embargo, García-Jiménez (1999) menciona que dicha variedad está asociada estrictamente a *Quercus* en altitudes no mayores a los 1500 m s. n. m. y el Cerro del Zamorano, la localidad donde se colectaron los ejemplares, tiene en su base una altitud de 1900 m s. n. m. y en su pico más alto llega hasta los 3400 m s. n. m (Landeros *et al.*, 2006).

Por las diferencias ya mencionadas y por lo que nos muestra la filogenia (figura 17), el material aquí revisado corresponde a una nueva especie de *Cyanoboletus*, aunque la

probabilidad de que se trate de dos nuevas especies es alta, para resultados más concluyentes, es necesaria la revisión de más material de estos taxones y generación de más secuencias de estos mismos marcadores.



**Figura 17.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Cyanoboletus* elaborado con una matriz concatenada de secuencias de las regiones ITS y 28S. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

*Leccinum* sp. nov. (Figs. 18 y 19)

*Material revisado:* Robles 486, Tenasdá, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*. Robles 589, Tesquedó, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*.

*Características macroscópicas:* Basidiomas de píleo convexo o convexo irregular, rugoso, color marrón amarillento a marrón oscuro, borde ondulado y ligeramente apendiculado. Poros irregulares, amarillentos, de menos de 1 mm, depresos hacia el estípite, tubos concoloros, de 12 a 15 mm. Estípite cilíndrico o ventricoso, ligeramente reticulado, retículo color negro, escabroso-escamoso, escamas color marrón oscuro. Contexto blanquecino que cambia a color naranja al corte. Olor no distintivo, sabor no distintivo o dulce. Píleo, poros y estípite cambian a color naranja rojizo al añadirles KOH 5%, contexto y tubos cambian a color amarillo; una reacción similar ocurre, pero en menor grado, al añadirles NH<sub>4</sub>OH.

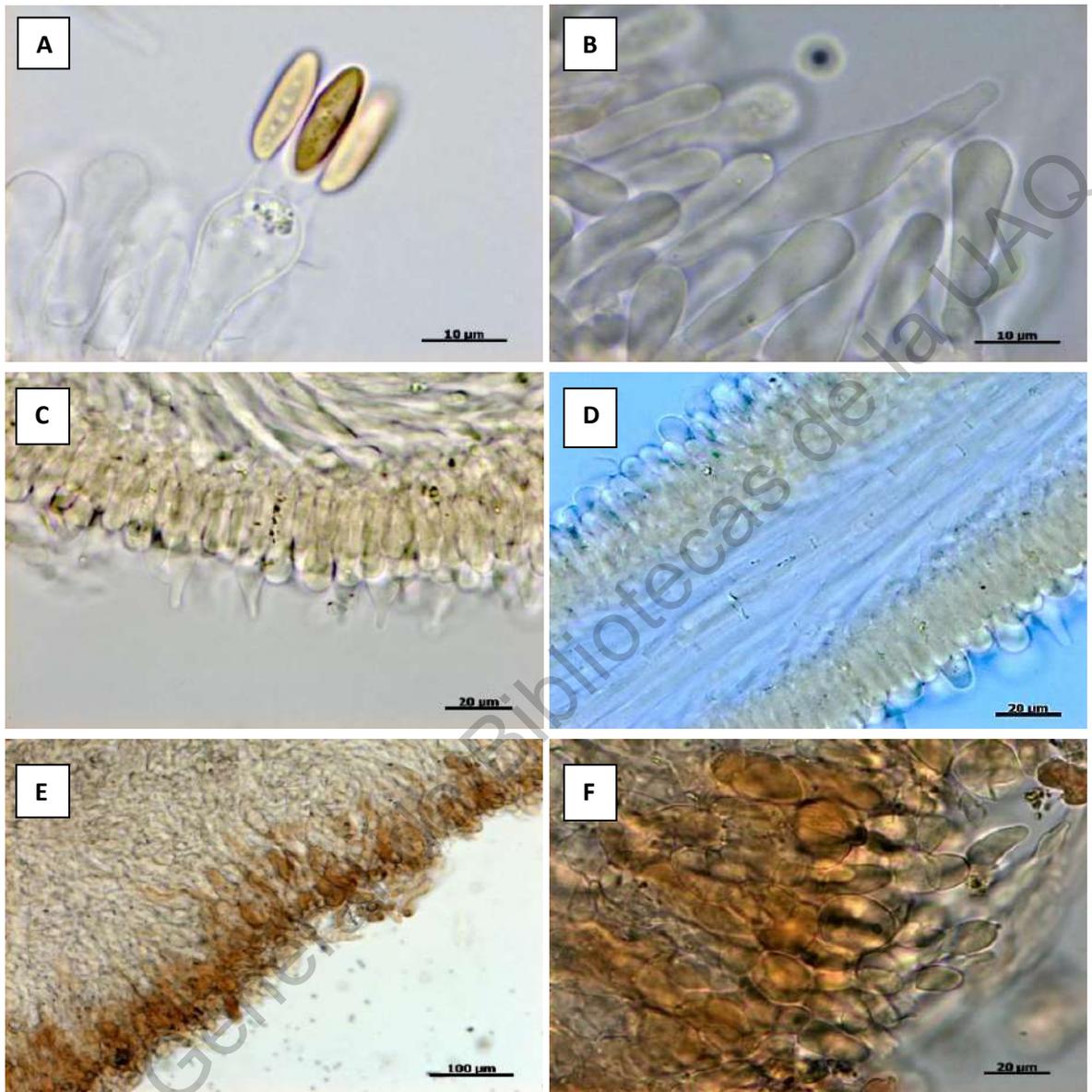


**Figura 18.** Basidiomas herborizados de *Leccinum* sp. nov. **A.** Robles 35 **B.** Robles 486. Barras= 1 cm.



**Figura 18.** Continuación.

*Características microscópicas:* Esporas fusoides o subfusoides, alargadas, algunas ligeramente ventricosas, de coloración amarillenta a marrón claro o hialinas, de  $11.5 - 17.6 \times 3.9 - 5.2 \mu\text{m}$ . Basidios claviformes, hialinos, de  $26 - 39.5 \times 9.7 - 12.9 \mu\text{m}$ . Pleurocistidios lageniformes, lectiformes, lanceolados o ampuliformes, hialinos, de  $29.4 - 58.5 \times 7.5 - 10.6 \mu\text{m}$ . Queilocistidios lectiformes o lageniformes, hialinos, de  $21.9 - 42.2 \times 4.8 - 8.1 \mu\text{m}$ . Pileipellis formando una dermis o trichodermis, con estructuras terminales, segmentadas, compuestas de células más o menos globosas, de color amarillento a marrón-amarillento.



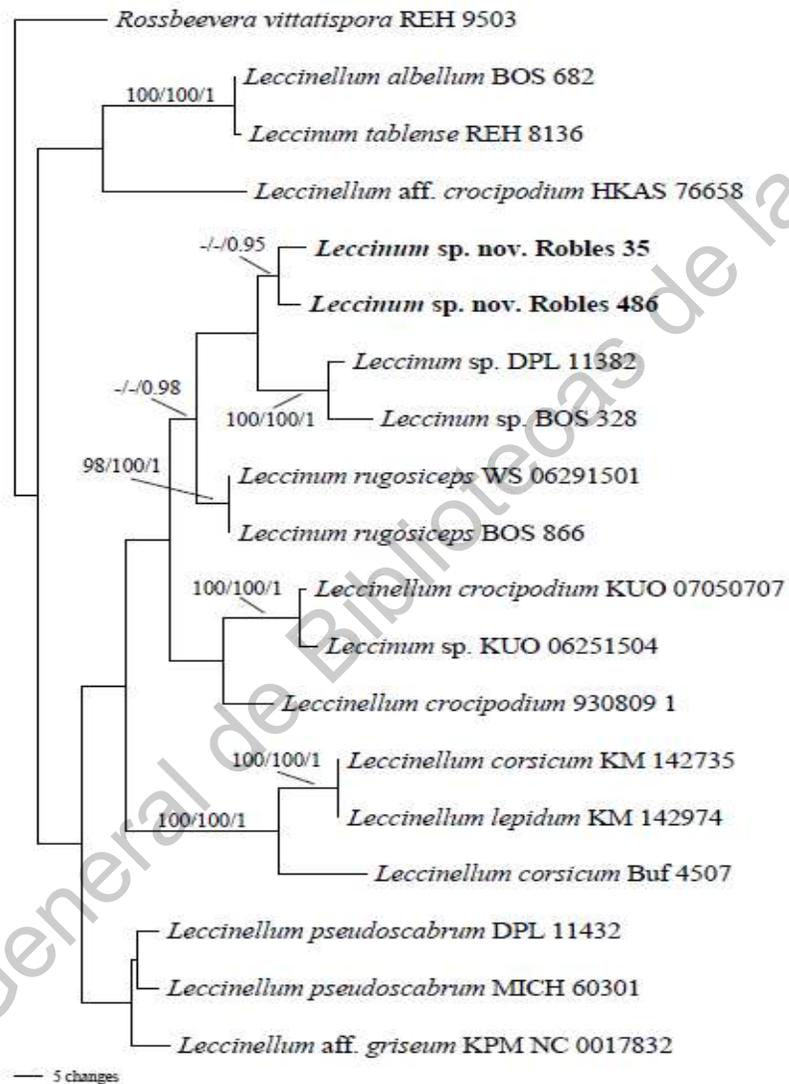
**Figura 19.** Estructuras microscópicas de *Leccinum* sp. nov. **A.** Basidio con esporas. **B.** Pleurocistidio. **C.** Queilocistidia. **D.** Trama himenal. **E.** Pileipellis. **F.** Células terminales del pileipellis.

*Comentarios taxonómicos:* La especie más parecida al material revisado es *Leccinum rugosiceps*, el material concuerda con lo mencionado por García-Jiménez (1999), presenta un píleo rugoso o areolado, se mancha del contexto de color naranja al cortarse y crece en bosques de *Quercus* y mesófilo de montaña, también reporta el tamaño de esporas muy similar a las aquí mencionadas (11.5 – 20 x 4 – 5.5 µm); sin embargo, la filogenia elaborada

en este estudio, agrupa a los ejemplares en un clado distinto a *Leccinum rugosiceps* (figura 20).

Haciendo un análisis de “pairwise base differences”, los ejemplares Robles 35 y 486, difieren de *L. rugosiceps* WS 06291501 y BOS 866, en 2.7 % en sus secuencias; también, difieren de los ejemplares *Leccinum* sp. DPL 11382 y BOS 328, desde 4.6 a 5.6 %. La mayoría de secuencias usadas en la filogenia, tienen un tamaño de alrededor de 900 pb, sin embargo, las secuencias generadas para este estudio, son más o menos de la mitad del tamaño; aun así, la comparación entre secuencias de los ejemplares Robles 35 y Robles 486, arroja una diferencia de 1.9 %. Es posible que la obtención de secuencias completas de los ejemplares aquí revisados, aumenten el porcentaje de diferencias entre secuencias de los distintos taxones, incluso entre sí mismas; siendo probable que Robles 35 y Robles 486, se trate de dos especies nuevas, aunque la única diferencia morfológica pareciera ser la coloración más oscura del píleo en Robles 35.

*Leccinum* cf. *rugosiceps* Robles 589 (ver anexo fotográfico), no pudo ser incluido en los análisis filogenéticos, por no contar con la secuencia de la región 28S. Es importante el análisis morfológico, generación y análisis de más secuencias de material etiquetado como *Leccinum rugosiceps*, de distintas partes del país y del mundo, para resolver las relaciones de dicho grupo que, al parecer, contiene especies crípticas.



**Figura 20.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Leccinum* elaborado con secuencias de la región 28S. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

*Neoboletus* sp. (Figs. 21 y 22)

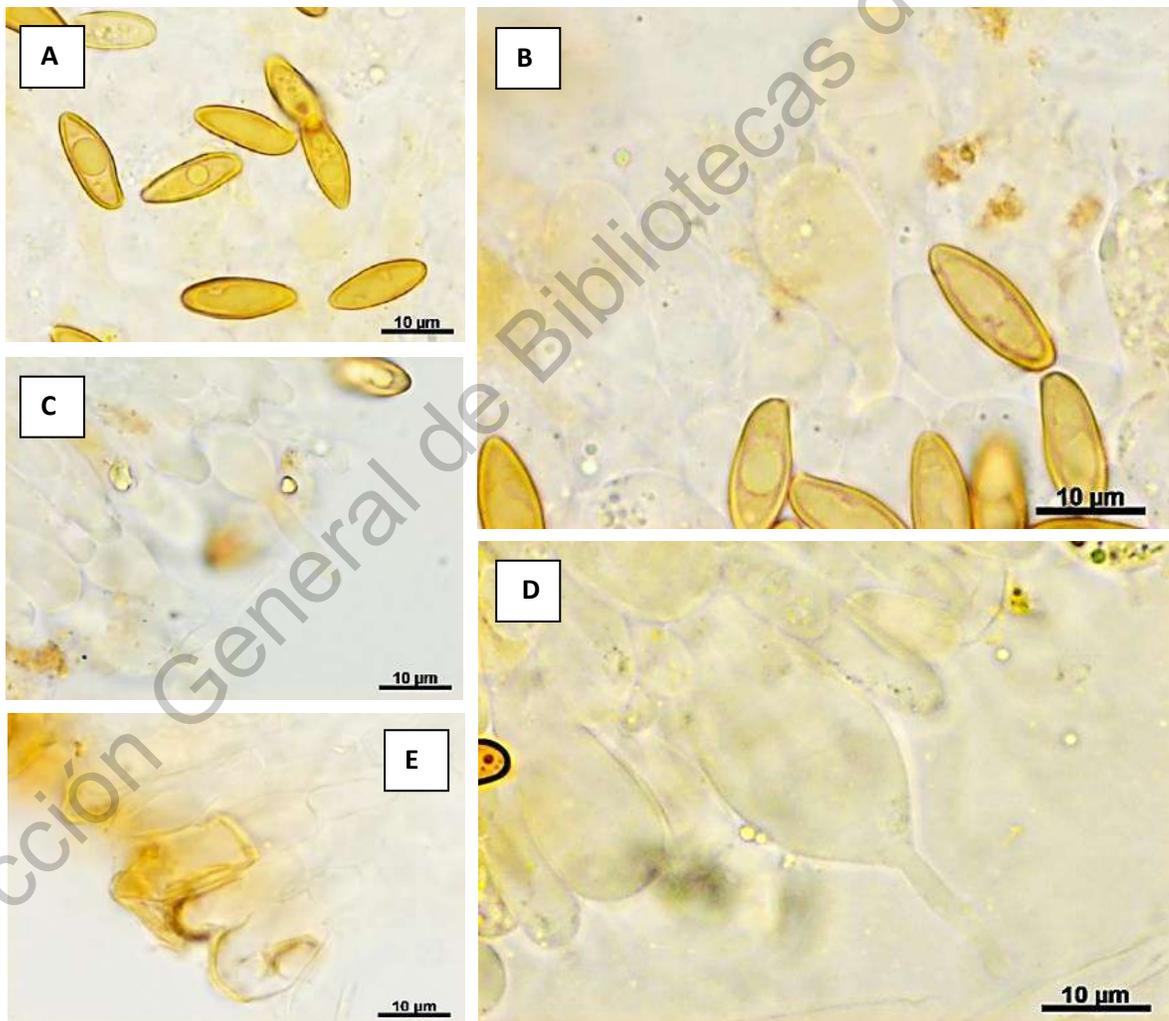
*Material revisado:* Ferrusca 392, Cerro del Zamorano, Colón, Querétaro, bosque de *Abies-Quercus*, 23 de septiembre de 2018.

*Características macroscópicas:* Basidioma de 100 mm de largo. Píleo de 90 mm de diámetro, color marrón. Poros irregulares con borde rosado que a simple vista les da una apariencia rojiza, de menos de 1 mm de diámetro, se manchan de azul al contacto. Estípite de 85 mm de largo por 28 mm de ancho, color amarillento con zonas rojizas, pruinoso, se mancha de azul al contacto. Contexto amarillento a excepción de la base del estípite, que es de color violeta, el contexto se mancha de azul al corte. Creciendo en el mantillo del bosque, en bosque mixto de *Abies-Quercus*.

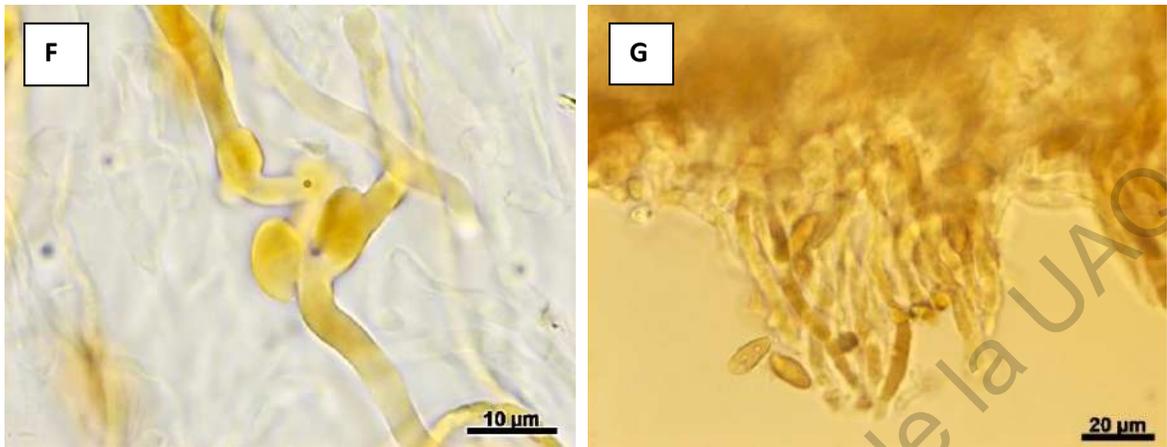


**Figura 21.** Basidioma herborizado de *Neoboletus* sp. (Ferrusca 392). Barra= 1 cm.

*Características microscópicas:* Esporas fusiformes a subfusiformes, amarillentas o color marrón claro, de 13 – 17.6 x 4.7 – 6.2  $\mu\text{m}$ . Basidios claviformes, algo globosos, de 24.8 – 38 x 9.1 – 12  $\mu\text{m}$ . Pleurocistidios ampuliformes, hialinos o ligeramente pigmentados, de 38.9 – 56.9 x 8.5 – 16.5  $\mu\text{m}$ . Queilocistidios ampuliformes, hialinos o ligeramente pigmentados, de 24.2 – 44.4 x 7 – 10.8  $\mu\text{m}$ . Caulocistidios ligeramente lageniformes a claviformes, segmentados, con incrustaciones de pigmento color amarillento, de 28 – 58.8 x 7 – 12.5  $\mu\text{m}$ . Pileipellis formando un trichodermis. Presencia de hifas oleíferas en el contexto.



**Figura 22.** Estructuras microscópicas de *Neoboletus* sp. **A.** Esporas. **B.** Basidio. **C.** Queilocistidio. **D.** Pleurocistidio. **E.** Caulocistidia. **F.** Hifas oleíferas. **G.** Pileipellis.

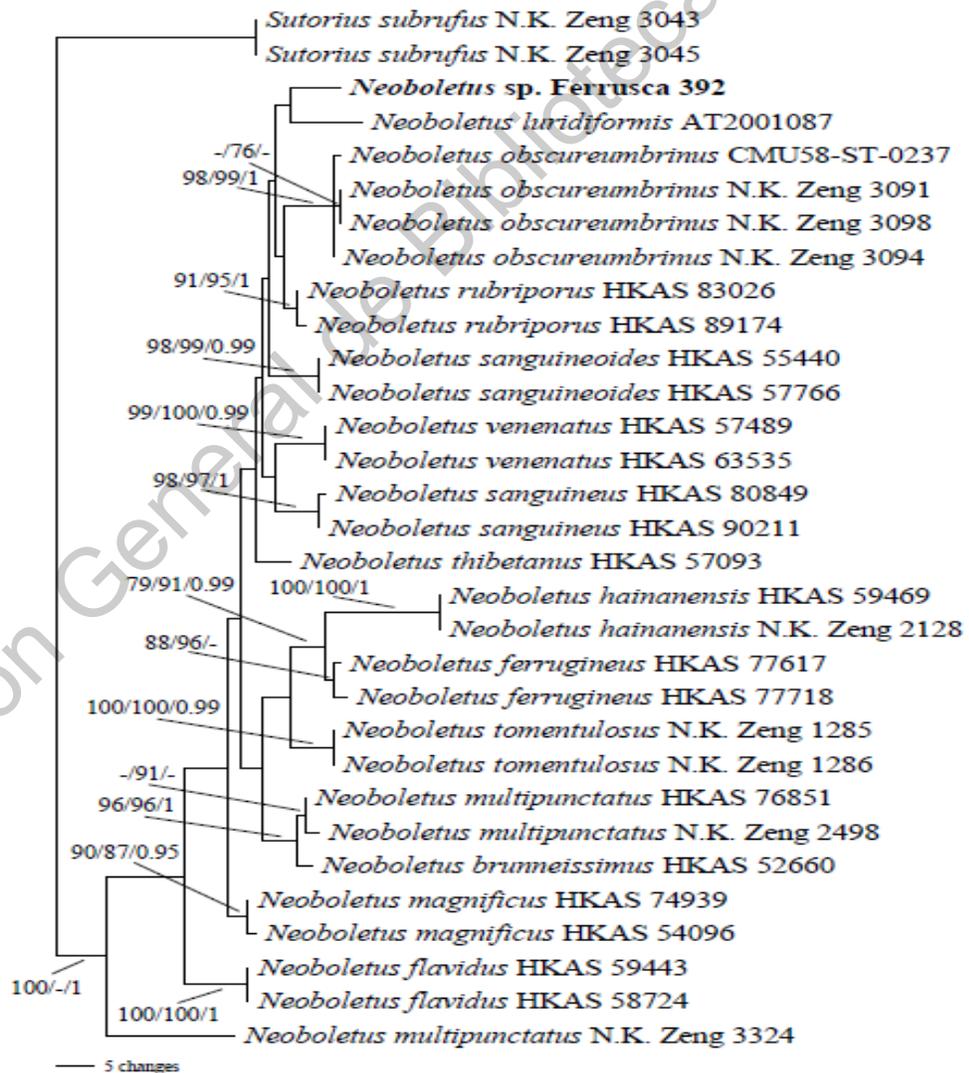


**Figura 22.** Continuación.

*Comentarios taxonómicos:* *Neoboletus rubriporus* es una especie muy parecida al material aquí revisado, macroscópicamente las únicas diferencias son el estípite pruinoso y la coloración violeta del contexto en la base del estípite, características presentes en el material aquí revisado y que no son mencionadas para *N. rubriporus*. Microscópicamente, sus estructuras entran en los rangos de tamaño aquí revisados y las diferencias se encuentran en las elongaciones que presentan los pleuro y queilocistidios en la parte apical (figura 20 c y d). El material correspondiente a *Neoboletus* sp. Ferrusca 392 y la especie *N. rubriporus*, comparten un hábitat similar, ya que *N. rubriporus* es reportado de bosques subalpinos dominados por *Abies* spp. o *Picea* spp. (Wu *et al.*, 2016).

También es muy semejante a *Neoboletus multipunctatus*, sin embargo, difiere en las características microscópicas, sobre todo en que *N. multipunctatus* presenta esporas de menor tamaño (8.5 – 11 x 4 – 5 µm); otra diferencia reside en que, a diferencia del ejemplar aquí revisado, que está asociado a bosque de *Abies-Quercus*, *N. multipunctatus* se asocia a *Lithocarpus* spp., género perteneciente a la familia Fagaceae (Chai *et al.*, 2019).

La filogenia aquí presente (figura 23) no resuelven las relaciones entre el material de Ferrusca 392 y otras especies del género, es necesario revisar más material que corresponda al mismo taxón y también generar secuencias de otras regiones del ADN para elaborar una filogenia más concreta. Algunos ejemplares de *Boletus subvelutipes* Peck son similares al ejemplar revisado y del sitio de colecta se ha reportado la especie (Landeros *et al.*, 2006); una secuencia utilizada en el trabajo de Gelardi *et al.* (2019) está etiquetada bajo este nombre y se agrupa dentro del género *Neoboletus* en la filogenia, es necesaria la revisión y obtención de secuencias del material etiquetado como *Boletus subvelutipes*, para saber si se trata del taxón descrito en este trabajo.



**Figura 23.** (Página anterior). Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Neoboletus* elaborado con secuencias de la región 28S. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

***Phylloporus* sp. nov.** (Figs. 24 y 25)

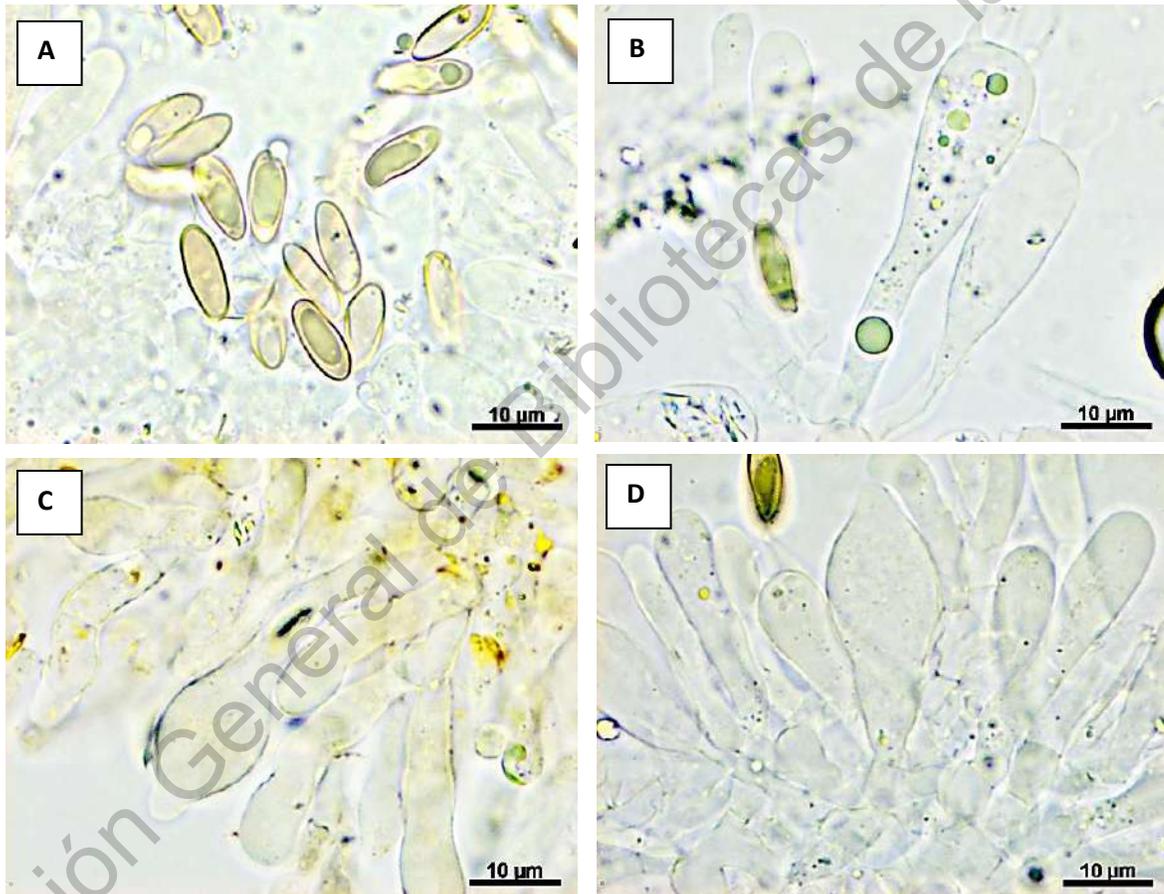
*Material revisado:* Ferrusca 428, Laguna de Servín, Amealco, Querétaro, bosque de *Pinus* sp., 11 de agosto de 2018.

*Características macroscópicas:* Basidiomata de 60 mm de largo. Píleo marrón rojizo, areolado, tomentoso, de 30 – 40 mm de largo por 18 – 20 mm de ancho. Himenio laminar, láminas amarillentas, no cambian de color al corte. Estípite de 30 – 35 mm de largo por 5 – 10 mm de ancho, color beige-marrón claro. Contexto blanquecino amarillento que no cambia de color al corte. Sabor ligeramente agrisado. Creciendo en una pequeña ladera en bosque de *Pinus* sp.

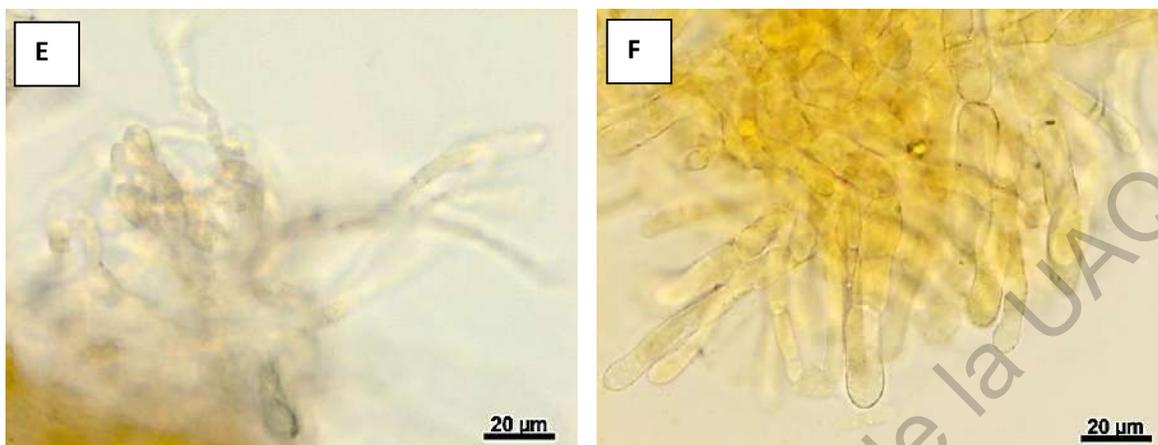


**Figura 24.** Basidioma herborizado de *Phylloporus* sp. nov. (Ferrusca 428). Barra= 1 cm.

*Características microscópicas:* Esporas elipsoidales, ligeramente ventricosas, de coloración amarillenta a marrón claro, de 10 – 13 x 3.7 – 4.9  $\mu\text{m}$ . Basidios claviformes hialinos o ligeramente pigmentados de color amarillo a marrón claro, de 34.9 – 46.8 x 9 – 11.5  $\mu\text{m}$ . Queilocistidios lageniformes, algunos alargados con ápices obtusos, algunos segmentados, de 34 – 56.6 x 7.8 – 14.7  $\mu\text{m}$ . Pleurocistidios fusiformes, lageniformes o claviformes, hialinos, de 31.2 – 72.2 x 8.1 – 14.6  $\mu\text{m}$ . Pileipellis formando un trichodermis. Presenta células alargadas, de coloración amarillenta en la superficie del estípite.



**Figura 25.** Estructuras microscópicas de *Phylloporus* sp. nov. **A.** Esporas. **B.** Basidia. **C.** Queilocistidio. **D.** Pleurocistidio. **E.** Células terminales del estípite. **F.** Pileipellis.



**Figura 25.** Continuación.

*Comentarios taxonómicos:* García-Jiménez (1999) menciona algunas especies similares al ejemplar revisado, *Phylloporus bellus* (Masse) Corner, *P. centroamericanus* Singer & Gómez, *P. foliiporus* (Murrill) Singer, *P. guzmanii* Montoya & Bandala, *P. leucomyelinus* Singer y *P. rhodoxanthus* (Schwein.) Bres. De las especies anteriores, *P. bellus* se diferencia por mancharse de azul en las láminas y se encuentra en bosques de *Quercus* o mixtos de *Pinus-Quercus* (García-Jiménez, 1999), aunque, siguiendo a Neves y Halling (2010), es probable que se asocie a *Quercus* y *Castanopsis*, de acuerdo a la filogenia aquí elaborada (figura 26), esta especie no es tan cercana al material estudiado.

*Phylloporus centroamericanus*, *P. foliiporus* y *P. guzmanii*, difieren del material examinado en mancharse de azul de las láminas y contexto (García-Jiménez, 1999); *P. centroamericanus* se asocia con *Quercus* (García-Jiménez, 1999; Neves y Halling, 2010), *P. foliiporus* crece en bosques de *Quercus* y mesófilo de montaña (García-Jiménez, 1999) o asociado a *Pinus* y *Quercus* según Neves y Halling (2010), *P. guzmanii* se asocia a *Pinus* y *Quercus* (García-Jiménez, 1999; Neves y Halling, 2010). De acuerdo a la filogenia de Montoya *et al.* (2019), *P. centroamericanus*, *P. foliiporus* y *P. leucomyelinus* se encuentran en clados distintos al clado en el que se agrupa el material aquí estudiado.

El ejemplar aquí revisado se diferencia de *P. leucomyelinus* en que esta especie se mancha de azul verdoso y luego color naranja de las láminas, de amarillo brillante y de tonos naranja-rojizos en el contexto bajo la cutícula (García-Jiménez, 1999), ha sido encontrada en México en el estado de Tamaulipas en un bosque de *Quercus fusiforme*, *Quercus polymorpha* y *Quercus canbyi*, bajo la sombra y restos de *Sabal mexicana* (García-Jiménez, 1999); Neves y Halling (2010) mencionan que sus posibles hospederos son *Quercus* y *Fagus*.

*Phylloporus arenicola* H. M. Sm. & Trappe, es una especie asociada a *Pinus*, muy parecida al material revisado, coinciden en no cambiar de color a azul en ninguna de sus partes, pero tiene algunas diferencias de tamaño en sus estructuras microscópicas (Neves y Halling, 2010), filogenéticamente no es tan cercana al ejemplar Ferrusca 428 (figura 26). Otra especie asociada a *Pinus* (y *Quercus*) es *P. boletinoides*, la cual se distingue de Ferrusca 428, por su himenóforo alveolado a subporoide y su coloración que no es amarilla brillante como en muchas especies de *Phylloporus* (Neves y Halling, 2010). *P. scabripes*, se distingue del material aquí analizado y de las demás especies de *Phylloporus*, por presentar un estípite escabroso, esta especie se asocia a *Pinus* y *Quercus* (Neves y Halling, 2010).

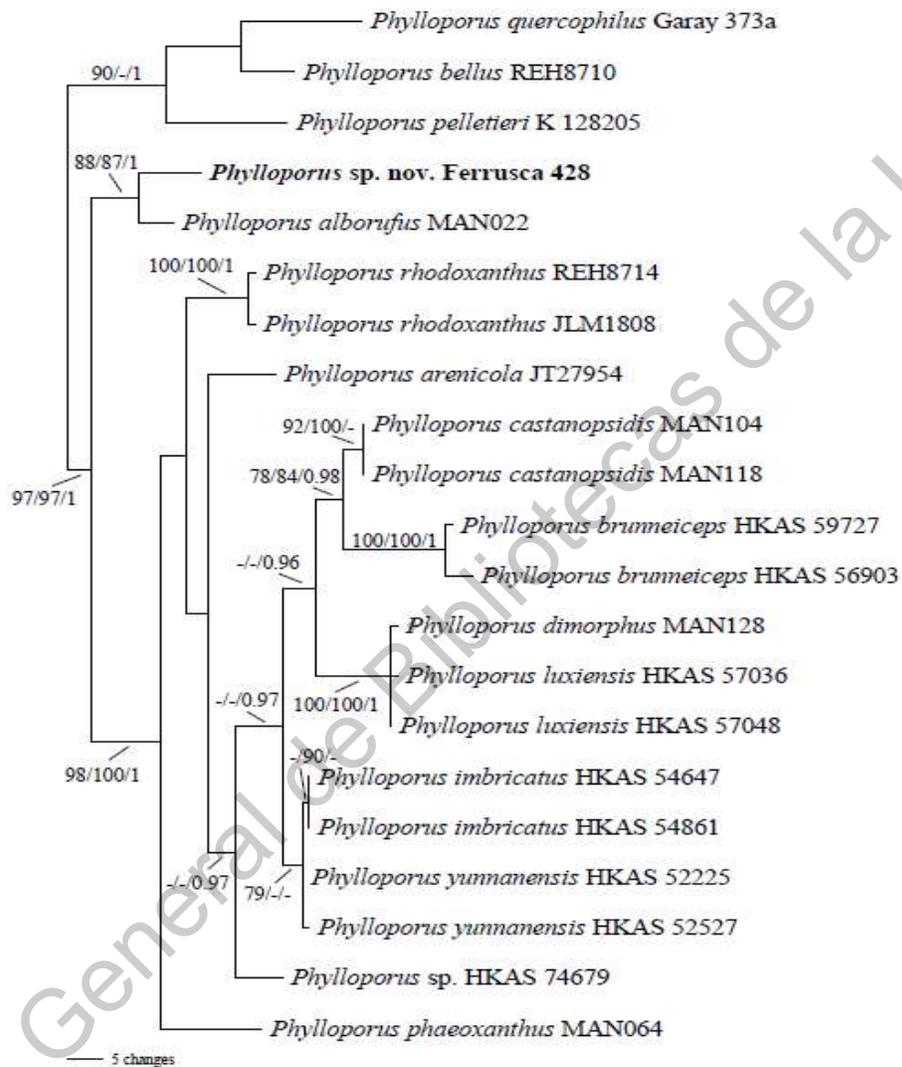
De acuerdo a la descripción de García-Jiménez, *P. rhodoxanthus* es una especie muy parecida, las diferencias radican en que algunos ejemplares se manchan ligeramente de azul en las láminas y en el contexto sobre las láminas, también, los pleurocistidios de esta especie son de mayor tamaño, de 72 – 100 x 12 – 26  $\mu\text{m}$ ; este taxón corresponde a un complejo de especies y al menos dos subespecies son válidas, la subespecie *europaeus* y la subespecie *americanus* las cuales se diferencian por no mancharse de azul en las láminas y contexto, que en sentido estricto son las características que distinguen a *P. rhodoxanthus*.

En la filogenia aquí presentada (figura 26), *P. rhodoxanthus* aparece en un clado distinto al material del presente estudio, en la filogenia de Montoya *et al.* (2019), aparece un taxón etiquetado como *P. rhodoxanthus* en un clado distinto a su especie. Neves y Halling

(2010), mencionan a seis subespecies, de las cuales, cuatro de ellas fueron elevadas al rango de especie: *P. bogoriensis* Höhn., *P. foliiporus*, *P. leucomyelinus* y *P. sulcatus* (Pat.) E.-J. Gilbert; de las dos subespecies restantes, la subespecie *americanus*, fue designada en el trabajo antes mencionado (Neves y Halling, 2010) como el neotipo para la especie *P. rhodoxanthus*, mientras que la subespecie *europaeus*, está considerada como sinónimo de la especie *P. pelletieri* en la base de datos Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/>). Por estas razones, es necesaria la revisión y obtención de secuencias de ejemplares etiquetados como *P. rhodoxanthus*, ya que es posible se traten de nuevas especies, como el material aquí revisado.

Acorde a la filogenia, la especie más emparentada es *P. alborufus* Neves & Halling, se diferencia del material estudiado en que se mancha de azul en las láminas y se asocia con *Quercus* (Neves y Halling, 2010). Un análisis de “pairwise base differences” entre el material de Ferrusca 428 y *P. alborufus* MAN022, arroja diferencias de 1.6% entre sus secuencias, sin embargo, la región 28S, es una región de cambio evolutivo más lento que la región ITS, por lo cual, es buena para separar grupos a nivel de género (Raja *et al.*, 2017), es necesario amplificar la región ITS del material aquí analizado y obtener más secuencias de material mexicano, para obtener una filogenia más concluyente.

El género *Phylloporus* contiene especies muy parecidas morfológicamente, las asociaciones micorrícicas son una característica importante para la separación de especies, así como la filogenia molecular.



**Figura 26.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Phylloporus* elaborado con secuencias de la región 28S. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

***Rubroboletus* sp. nov.** (Figs. 27 y 28)

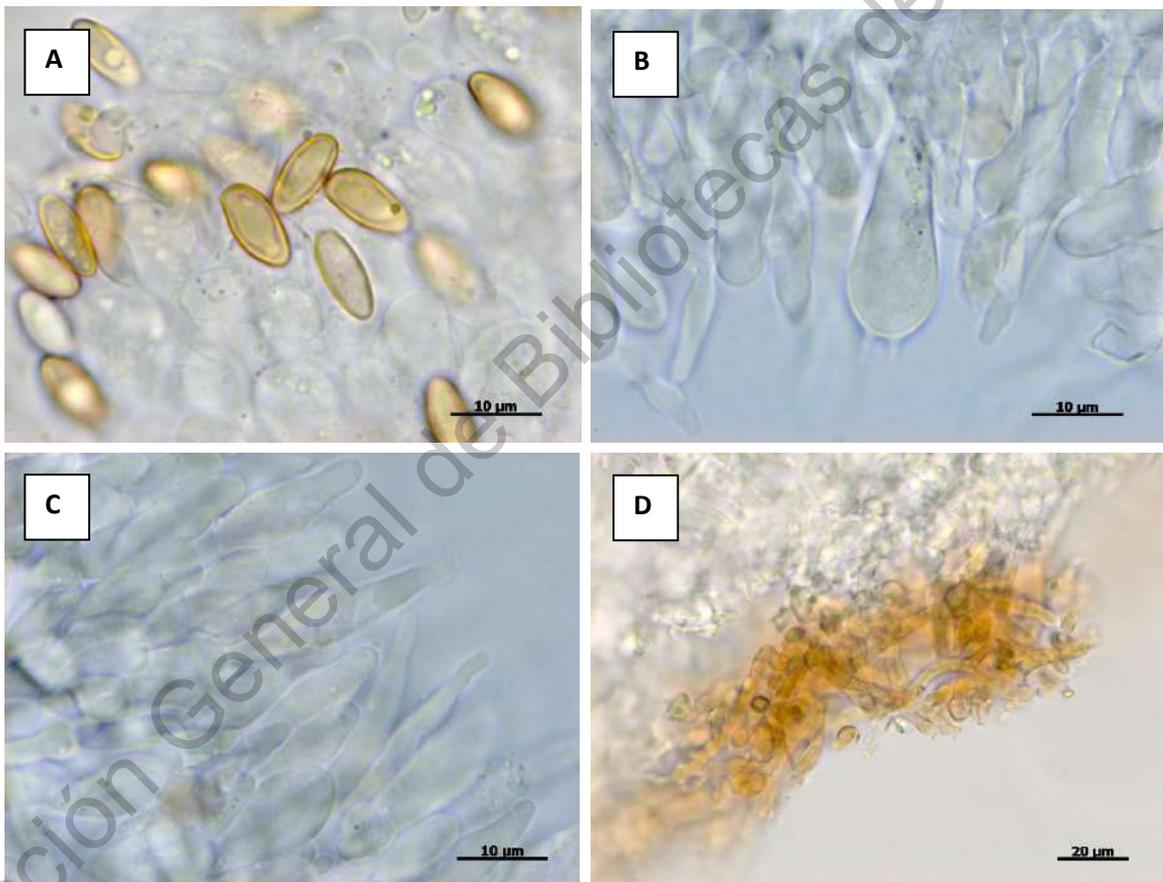
*Material revisado:* Robles 573, Xajay, Amealco, Querétaro, bosque de *Quercus*.

*Características macroscópicas:* Píleo de 30 – 65 mm de diámetro, rojizo, de apariencia lustrosa en ejemplares maduros, liso o tomentoso, algunos ejemplares agrietados. Poros circulares a irregulares de menos de 1 mm de apertura, de color rojizo, tubos amarillos de hasta 10 mm de longitud. Estípite de 20 – 60 mm de largo por 12 – 25 mm de ancho, de coloración beige-amarillenta, bulboso, reticulado. Contexto blanquecino a beige.



**Figura 27.** Basidiomas herborizados de *Rubroboletus* sp. nov. (Robles 573). Barra= 1 cm.

*Características microscópicas:* Esporas elipsoidales, subfusoides o fusoides, algunas ligeramente ventricosas, de coloración amarillenta, de 9.8 – 12.7 x 3.9 – 6.5 µm. Basidios claviformes, hialinos, de 28 – 38.2 x 9.5 – 10.7 µm. Pileipellis correspondiente a un mixtocutis, las células son de coloración marrón-amarillenta. Trama himenal bilateral.



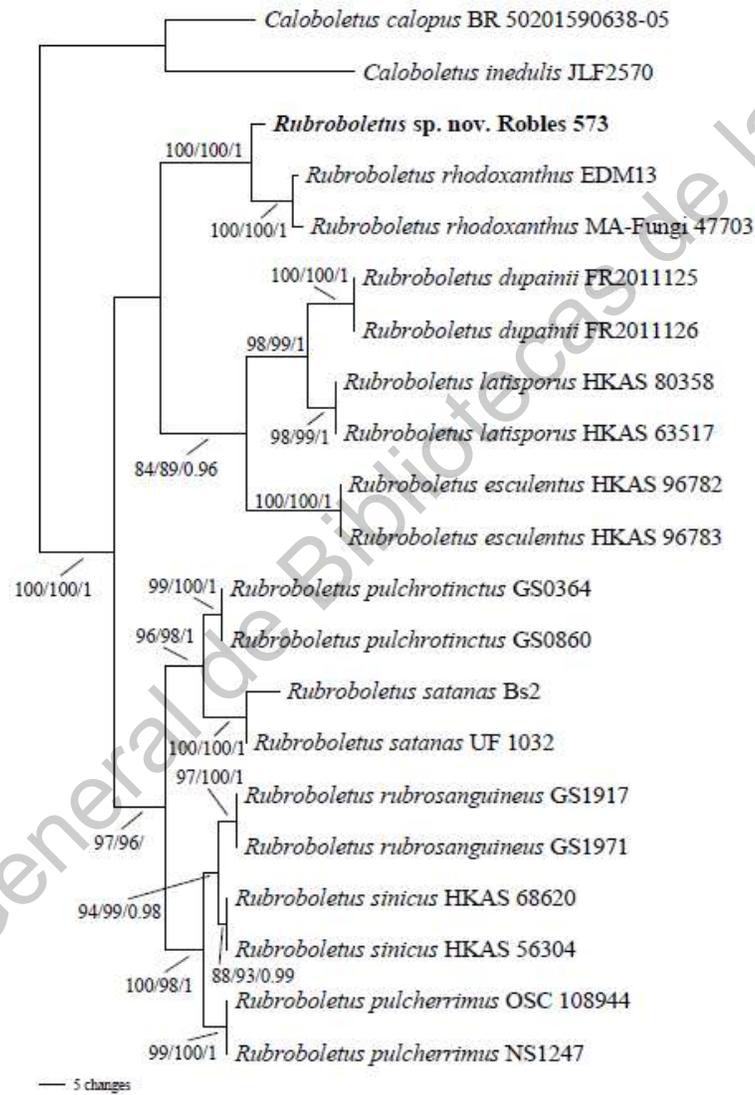
**Figura 28.** Estructuras microscópicas de *Rubroboletus* sp. nov. **A.** Esporas. **B.** Basidio. **C.** Queilocistidio. **D.** Pileipellis.

*Comentarios taxonómicos:* *Boletus michoacanus* es una especie parecida, sin embargo, difiere en presentar un estípite rojizo y en su asociación micorrícica con *Abies religiosa* (García-Jiménez, 1999). *Suillelus amygdalynus* (*Boletus amygdalinus* en García-Jiménez, 1999) es otra especie similar, pero se diferencia por presentar esporas amigdaliformes y un estípite carente de retículo. *Rubroboletus satanas*, es muy parecido al material aquí analizado, sin embargo, parece tener una distribución al norte del país, ya que solamente ha sido reportado del estado de Baja California (García-Jiménez, 1999) y en nuestra filogenia (figura 29), se encuentra en un clado distinto.

El material aquí revisado concuerda con lo encontrado en varios estados de México e inclusive en dos localidades del municipio de Amealco del estado de Querétaro, se ha reportado como *Rubroboletus legaliae* (mencionado como *Boletus satanoides* en García-Jiménez, 1999), la coloración descrita para el píleo varía un poco, sin embargo, podrían ser cuestiones implicadas con la madurez de los ejemplares; también concuerda la asociación micorrícica con *Quercus*. Estudios filogenéticos anteriores (Janda *et al.*, 2017; Zhao y Shao, 2017), posicionan a *Rubroboletus legaliae* en un clado distinto al que ocupa nuestro material (figura 29).

La especie más cercana, según la filogenia elaborada (figura 29), al material aquí analizado es *Rubroboletus rhodoxanthus*, sin embargo, pudiera tratarse de una especie europea, ya que las secuencias del material usado en trabajos filogenéticos anteriores, ha sido proveniente de Italia y Portugal (Janda *et al.*, 2017; Zhao y Shao, 2017). Además, un análisis de “pairwise base differences” arrojó diferencias de 2.1 y 2.3 % entre las secuencias de *Rubroboletus rhodoxanthus* aquí utilizadas, con la secuencia del material de este estudio. *Rubroboletus* sp. Robles 408 (ver anexo 2), es probablemente el mismo taxón que *Rubroboletus* sp. nov. Robles 573, sin embargo, no pudo incluirse en el análisis filogenético, ya que solamente se obtuvo la secuencia de la región 28S. Es necesario la revisión de más

material del país etiquetado como *Rubroboletus legaliae*, ya que es probable que corresponda a la nueva especie aquí encontrada con la ayuda de la filogenia molecular.



**Figura 29.** Uno de los árboles más parsimoniosos del género *Rubroboletus* elaborado con secuencias de la región ITS. Se indican los valores de Bootstrap de los métodos de parsimonia, máxima verosimilitud y probabilidades posteriores, respectivamente. Para parsimonia y máxima verosimilitud se muestran valores  $\geq 75$ , para probabilidades posteriores se muestran valores  $\geq 0.95$ . Se muestran los vouchers de colección.

## CONCLUSIONES

Las especies del orden Boletales son difíciles de separar por medio de análisis morfológicos, es necesario tomar en cuenta otros factores, como la vegetación asociada y la distribución geográfica, así como análisis filogenéticos con secuencias de ADN. Tomando en cuenta lo antes mencionado, se han podido encontrar cuatro nuevas especies, de cuatro géneros distintos (*Cyanoboletus*, *Leccinum*, *Phylloporus* y *Rubroboletus*) y un nuevo registro para el país (*Boletus quercophilus*). Algunos taxones, al parecer, han sido encontrados en trabajos anteriores, pero no se les había considerado como especies distintas, ya que las diferencias morfológicas, principalmente, en algunos casos son mínimas.

Varias filogenias aquí presentadas, no pudieron ayudarnos a conocer la identidad de algunos taxones, por lo cual, es importante la revisión de más material mexicano para la obtención de más secuencias de ADN; ya que es probable que otros géneros del orden Boletales, se encuentren con esta misma problemática. Por lo anterior, es fundamental el uso de más marcadores moleculares, ya que, en algunos casos, genes del ADN ribosomal como los aquí utilizados, no son suficientes para resolver las relaciones filogenéticas entre especies; el uso de genes que codifican para proteínas, como *tef1*, *RPB1* y *RPB2*, puede contribuir a resolver esta problemática (Raja *et al.*, 2017).

El número de especies del orden Boletales para México, pudiera estar subestimado, es necesaria la revisión de material de distintas regiones del país, de distintos tipos de ecosistemas, para conocer a las especies existentes, su distribución y los aspectos ecológicos de las mismas.

## LITERATURA CITADA

- Ayala-Vásquez, O., Valenzuela, R., Aguirre-Acosta, E., Raymundo, T. y J. García-Jiménez. 2018. Species of Boletaceae (Boletales, Basidiomycota) with ornamented spores from temperate forests at the state of Oaxaca, Mexico. *Studies in Fungi* 3(1), 271–292. Doi:10.5943/sif/3/1/28
- Baroni, T. J., Cifuentes, J., Santana B. O. y S. Cappello. 2015. A new species of *Phlebopus* (Boletales, Basidiomycota) from Mexico. *North American Fungi* 10(7): 1-13. <http://dx.doi.org/10.2509/naf2015.010.007>
- Binder, M. y D. S. Hibbett. 2006. Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia*. 98(6):971-981.
- Cappello, S. y J. Cifuentes. 1982. Nuevos registros del género *Suillus* (Boletaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología*. 17:196-206.
- Catalogue Of Life -Annual Checklist  
<https://www.catalogueoflife.org/col/browse/tree/id/9753f83164a9a024551b1a7fc9baf3f1>  
(Accesado el 5 de junio de 2020).
- Chakraborty D., Semwal K. C., Adhikari S., Mukherjee S. K. y K. Das. 2017. Morphology and phylogeny reveal two new records of boletoid mushrooms for the Indian mycobiota. *Tropical Plant Research*. 4(1): 62–70
- de la Fuente, J. I., Ayala-Vásquez, O., Garza-Ocañas, F., López, C. Y. y J. García-Jiménez. 2018. Some interesting Boletales (Basidiomycota) from Quintana Roo, Mexico. *Scientia Fungorum*. 48: 77-86.
- Den Bakker, H. C., Zucarello, G. C., Kuyper, T. H. W. y M. E. Noordeloos. 2004a. Evolution and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Leccinum*. *New Phytologist*. 163:201-215.

- Den Bakker, H. C., Gravendeel, B. y T. W. Kuyper. 2004b. An ITS phylogeny of *Leccinum* and an analysis of the evolution of minisatellite-like sequences within ITS1. *Mycologia*. 96(1):102-118.
- Den Bakker, H. C. y M. E. Noordeloos. 2005. A revision of european species of *Leccinum* Gray and notes on extralimital species. *Persoonia*. 18(4):511-587.
- Detinger, B. T. M., Margaritescu, S. y J. M. Moncalvo. 2009. Rapid and reliable high-throughput methods of DNA extraction for use in barcoding and molecular systematics of mushrooms. *Molecular Ecology Resources*. 10:628-633.
- Detinger, B. T. M., Ammirati, J. F., Both, E. E., Desjardin, D. E., Halling, R. E., Henkel, T. W., Moreau, P. A., Nagasawa, E., Soyong, K., Taylor, A. F., Watling, R., Moncalvo, J. M. y D. J. McLaughlin. 2010. Molecular phylogenetics of porcini mushrooms (*Boletus* section *Boletus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 57:1276-1292.
- Drehmel, D., James, T. y R. Vilgalys. 2008. Molecular Phylogeny and Biodiversity of the Boletes. *Fungi*. 1(4):17-23.
- García-Jiménez, J. 1999. Estudio sobre la taxonomía, ecología y distribución de algunos hongos de la Familia Boletaceae (Basidiomycetes, Agaricales) de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Forestales, U.A.N.L., Linares, Nuevo León.
- García-Jiménez, J. 2013. Diversidad de Macromicetos en el Estado de Tamaulipas, México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Forestales, U.A.N.L., Linares, Nuevo León.
- García-Jiménez, J. y J. Castillo. 1981. Las especies de Boletáceos y Gomfidiáceos conocidos en el Estado de Nuevo León. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología*. 15:121-197.
- García-Jiménez, J., Gaona, J., Castillo, J. y G. Guzmán. 1986. Nuevos Registros de Boletáceos en México. *Revista Mexicana de Micología*. 2:346-366.
- García-Jiménez, J., Garza-Ocañas, F., de la Fuente J. I., Saldivar Á. E. y O. Ayala-Vásquez. 2019. Three new records of *Aureoboletus* Pouzar (Boletaceae, Boletales) from Mexico. *Check List*. 15(5): 759–765. <https://doi.org/10.15560/15.5.759>

- Gelardi, M., Angelini, C., Costanzo, F., Dovana, F., Ortiz-Santana, B. y A. Vizzini. 2019. *Neoboletus antillanus* sp. nov. (Boletaceae), first report of a red-pored bolete from the Dominican Republic and insights on the genus *Neoboletus*. MycoKeys. 49:73–97. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.49.33185>
- Gispert, M. 1958. Especies del género *Boletus* de la Sierra de las Cruces y el Desierto de los Leones, D. F. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 22:28-40.
- González-Chicas, E., Capello, S., Cifuentes, J. y M. Torres-de la Cruz. 2019. New Records of Boletales (Basidiomycota) in a Tropical Oak Forest from Mexican Southeast. Botanical Sciences. 97(3): 423-432. DOI:10.17129/botsci.2099
- Halling, R. E. y G. M. Mueller. 2003. *Leccinum* (Boletaceae) in Costa Rica. Mycologia. 95(3):488-499.
- Halling, R. E., Nuhn, M., Fechner, N., Osmundson, T. W. y K. Soyong. 2012. *Sutorius*: a new genus for *Boletus eximius*. Mycologia. 104(4):951–961. DOI:10.3852/11376
- Hosen, I., Feng, B., Wu, G., Zhu, X. T., Li, Y. C. y L. Yang. 2012. *Borofutus*, a new genus of Boletaceae from tropical phylogeny, morphology and taxonomy. Fungal Diversity. 58:215-226.
- Index Fungorum. (2020). <http://www.indexfungorum.org/> (Accesado el 5 de junio de 2020).
- Janda, V., Kříž, M., Konvalinkova, T. y J. Borovička 2017. Macroscopic variability of *Rubroboletus legaliae* with special regard to *Boletus spinarii*. Czech Mycology. 69(1): 31–50.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, D. W. Minter y J. A. Stalpers. 2008. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th. International Mycological Institute, CAB International, Wallingford. 771 p.
- Kumar, K. H. e Y. P. Sharma. 2013. Two species of *Strobilomyces* from Jammu and Kashmir, India. Mycosphere. 4(5):1006-1013.

- Kuo, M. y B. Ortiz-Santana. 2020. Revision of leccinoid fungi, with emphasis on North American taxa, based on molecular and morphological data. *Mycologia*. 112:197-211. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1685351>
- Landeros, F., Castillo, J., Guzmán, G. y J. Cifuentes. 2006. Los hongos (macromicetos) conocidos en el Cerro del Zamorano (Querétaro-Guanajuato), México. *Revista Mexicana de Micología*. 22:25-31.
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum*. Tomo II.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme van Reine, W. F., Smith, G. E., Wiersema, J. H. y N. J. Turland (eds). 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). *Regnum Vegetabile* 154. Koeltz Scientific Books.
- Maddison, D. R. y W. P. Maddison. 2000. *MacClade 4*. Analysis of phylogeny and character evolution. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Min, Y. J., Park, M. S., Fong, J. J., Seok, S. J., Han, S. K. e Y. W. Lim. 2014. Molecular Taxonomical Re-classification of the Genus *Suillus* Micheli ex S. F. Gray in South Korea. *Mycobiology*. 42(3):221-228.
- Montagner, D. F., Coelho, G., Silveira, A. O., Baldoni, D. B. y Z. I. Antonioli. 2015. Morphological and molecular analyses in *Scleroderma* (Basidiomycota) associated with exotic forests in Pampa biome, southern Brazil. *Mycosphere*. 6(3):337-344.
- Montoya, L. y V. M. Bandala. 2011. A new *Phylloporus* from two relict *Fagus grandifolia* var. *mexicana* populations in a montane cloud forest. *Mycotaxon*. 117:9-18. <http://dx.doi.org/10.5248/117.9>
- Montoya, L., Garay-Serrano, E. y V. M. Bandala. 2019. Two new species of *Phylloporus* (Fungi, Boletales) from tropical *Quercus* forests in eastern Mexico. *MycKeys*. 51: 107–123. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.51.33529>
- Mycobank. (2020). <http://www.mycobank.org/> (Accesado el 5 de junio de 2020).

- Neves, M. A. y R. Halling. 2010. Study on species of *Phylloporus* I: Neotropics and North America. *Mycologia*. 102(4):923–943. DOI: 10.3852/09-215
- Neves, M. A., Binder, M., Halling, R., Hibbet, D. y K. Soyong. 2012. The phylogeny of selected *Phylloporus* species, inferred from NUC-LSU and ITS sequences, and descriptions of new species from the Old World. *Fungal Diversity*. DOI 10.1007/s13225-012-0154-0
- Nguyen, N. H., Vellinga, E. C., Bruns, T. D. y P. G. Kennedy. 2016. Phylogenetic assessment of global *Suillus* ITS sequences supports morphologically defined species and reveals synonymous and undescribed taxa. *Mycologia*. 108(6):1216-1228.
- Nouhra, E. R., Hernández-Caffot, M. L. y N. Pastor. The species of *Scleroderma* from Argentina, including a new species from the *Nothofagus* forest. *Mycologia*. 104(2):488-495.
- Nuhn, M. E., Binder, M., Taylor, A. F. S. Halling, R. E. y D. S. Hibbet. 2013. Phylogenetic overview of the Boletineae. *Fungal Biology*. 117:479-511.
- Orihara, T., Smith, M. E., Shimomura, N., Iwase, K. y N. Maekawa. 2012. Diversity and systematics of the sequestrate genus *Octaviania* in Japan: two subgenera and eleven new species. *Persoonia*. 28:85-112.
- Orihara, T., Lebel, T., Ge, Z. W. Smith, M. E. y N. Maekawa. 2016. Evolutionary history of the sequestrate genus *Rossbeevera* (Boletaceae) reveals a new genus *Turmalinea* and highlights the utility of ITS minisatellite-like insertions for molecular identification. *Persoonia*. 37:173-198.
- Petersen, R. H., Hughes, K. W., Adamčík, S., Tkalčec, Z. y A. Mešić. 2012. Typification of three European species epithets attributable to *Strobilomyces* (Boletales). *Czech Mycology*. 64(2):141-163.
- Phosri, C., Martín, M. P., Sihanonth, P., Whalley, A. J. S. y R. Watling. 2007. Molecular study of the genus *Astraeus*. *Mycological Research*. 111(3):275-286.

- Raja, H., Miller, A., Pearce, C. y N. Oberlies. 2017. Fungal Identification Using Molecular Tools: A Primer for the Natural Products Research Community. *Journal of Natural Products*. 80:756-770. DOI: [10.1021/acs.jnatprod.6b01085](https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.6b01085)
- Rusevska, K., Karadelev, M., Phosri, C., Dueñas, M., Watling, R. y Martín M. P. 2014. Rechecking of the genus *Scleroderma* (Gasteromycetes) from Macedonia using barcoding approach. *Turkish Journal of Botany*. 38:375-385.
- Sanon, K. D., Bâ, A. M., Delaruelle, C., Duponnois, R. y F. Martin. 2009. Morphological and molecular analyses in *Scleroderma* species associated with some Caesalpinoid legumes, Dipterocarpaceae and Phyllanthaceae trees in southern Burkina Faso. *Mycorrhiza*. 19:571-584.
- Silvestro, D. e I. Michalak. 2012. raxmlGUI: A graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution*. 12:335-337. DOI: [10.1007/s13127-011-0056-0](https://doi.org/10.1007/s13127-011-0056-0)
- Singer, R., Araujo, I. y H. M. Ivory. 1983. The Ectotrophically Mycorrhizal Fungi of the Neotropical Lowlands, Especially Central Amazonia. *Beihefte zur Nova Hedwigia*. 77:1-352
- Singer, R. 1988. La fitogeografía de las Boletineae (Basidiomycetes, Agaricales) en relación a las especies mexicanas. *Revista Mexicana de Micología*. 4:267-74.
- Smith, M. E. y D. H. Pfister. 2009. Tuberculate ectomycorrhizae of angiosperms: The interaction between *Boletus rubropunctus* (Boletaceae) and *Quercus* species (Fagaceae) in the United States and Mexico. *American Journal of Botany*. 96(9):1665-1675.
- Šutara J., Janda V., Kříž M., Graca M. y M. Kolařík. 2014. Contribution to the study of genus *Boletus*, section *Appendiculati*: *Boletus roseogriseus* sp. nov. and neotypification of *Boletus fuscoroseus* Smotl. *Czech Mycology*. 66(1): 1–37.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Ulloa M. y T. Herrera. 1994. Etimología e iconografía de géneros de hongos. Cuadernos 21. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 300 pp.

- Vizzini, A., Angelini, C. y E. Ercole. 2012. A new *Neopaxillus* species (Agaricomycetes) from the Dominican Republic and the status of *Neopaxillus* within the Agaricales. *Mycologia*. 104(1):138-147.
- Vizzini, A. 2014. Nomenclatural novelties : Alfredo Vizzini. *Index Fungorum*. 176:1-1
- Wu, G., Feng, B., Xu, J., Zhu, X. T., Li, Y. C., Zeng, N. K., Hosen, I. y Z. L. Yang. 2014. Molecular phylogenetic analyses redefine seven major clades and reveal 22 new generic clades in the fungal family Boletaceae. *Fungal Diversity*. 69(1):93-115.
- Wu, G., Li, Y. C., Zhu, X. T., Zhao, K., Han, L. H., Cui, Y. Y., Li, F., Xu, J. P. y Z. L. Yang. 2016. One hundred noteworthy boletes from China. *Fungal Diversity*. 81(1):25-188.
- Zeng, N. K., Liang, Z. Q., Tang, L. P., Chun, Y. y Z. L. Yang. 2017. The genus *Pulveroboletus* (Boletaceae, Boletales) in China. *Mycologia*. 109(3):422-442.
- Zhang, M., Li, T. H., Wang, C. Q., Song, B. y J. Xu. 2015. *Aureoboletus formosus*, a new bolete species from Hunan Province of China. *Mycological Progress*. 14:118. DOI:10.1007/s11557-015-1142-z
- Zhang, M., Wang, C. Q., Li, T. H. y B. Song. 2016. A new species of *Chalciporus* (Boletaceae, Boletales) with strongly radially arranged pores. *Mycoscience*. 57:20-25.
- Zhao, K., Wu, G. y Z. L. Yang. 2014. A new genus, *Rubroboletus*, to accommodate *Boletus sinicus* and its allies. *Phytotaxa*. 188(2):61-77. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.188.2.1>
- Zhao, K., Wu, G., Halling, R. E. y Z. L. Yang. 2015. Three new combinations of *Butyriboletus* (Boletaceae). *Phytotaxa*. 234(1):51-62.
- Zhao, K., y H. M. Shao. 2017. A new edible bolete, *Rubroboletus esculentus*, from southwestern China. *Phytotaxa*. 303(3):243-252. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.303.3.4>

## ANEXO 1: Tablas de secuencias utilizadas para la elaboración de las filogenias

Taxa, vouchers, localidades y números de accesoión de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Aureoboletus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>GenBank</b>
<i>Aureoboletus aff. flaviporus</i>	<b>Ferrusca 424</b>	Tesquedó, Amealco, Querétaro	-
<i>Aureoboletus auriporus</i>	BDCR0431	Costa Rica	HQ161871
<i>Aureoboletus auriporus</i>	MAN020	Costa Rica	JQ003659
<b><i>Aureoboletus betula</i></b>	<b>Landeros 3531</b>	La Esperanza, San Joaquín, Querétaro.	-
<i>Aureoboletus betula</i>	DD9852	Condado de Orange, Carolina del Norte, EUA	AY612797
<i>Aureoboletus betula</i>	134/96	Massachusetts, EUA	AF050642
<i>Aureoboletus citrinoporus</i>	REH8719	Humboldt County, California, E.U.A	KF030298
<i>Aureoboletus formosus</i>	GDGM 44444	China	KT291750
<i>Aureoboletus formosus</i>	GDGM 44441	China	KT291749
<i>Aureoboletus gentilis</i>	Pug1	Alemania	DQ534635
<i>Aureoboletus gentilis</i>	MG372a	Italia	KF112344
<i>Aureoboletus innixus</i>	CFMR BOS-544	Nueva York, E.U.A	MK601707
<i>Aureoboletus innixus</i>	136	-	KF030240
<i>Aureoboletus innixus</i>	136/98	Massachusetts, E.U.A	DQ534639
<i>Aureoboletus longicollis</i>	HKAS 84679	China	KT990514
<i>Aureoboletus longicollis</i>	HKAS 80127	China	KT990515
<i>Aureoboletus longicollis</i>	GDGM42849	Guandong, China	KR052051
<i>Aureoboletus mirabilis</i>	REH9765	Mendocino, California, E.U.A	KP327661
<i>Aureoboletus mirabilis</i>	HKAS 57776	Lijiang, Yunnan, China	KF112360
<i>Aureoboletus projectellus</i>	NYBG13392	North Collins, Nueva York, E.U.A	KP327622
<i>Aureoboletus quercus-spinosae</i>	GDGM43757	Tíbet	KY039966
<i>Aureoboletus quercus-spinosae</i>	GDGM43755	Tíbet	NG057121
<i>Aureoboletus roxanae</i>	CFMR BOS-698	Nueva York, E.U.A	MK601709
<i>Aureoboletus rubellus</i>	HKAS 105265	Jiangxi, China	MN304782
<i>Aureoboletus rubellus</i>	HKAS 105266	Jiangxi, China	MN304783

<i>Aureoboletus tenuis</i>	GDGM42601	China	KF534789
<i>Aureoboletus tenuis</i>	HKAS 75104	China	KT990518
<i>Aureoboletus thibetanus</i>	HKAS 57692	China	KT990524
<i>Aureoboletus thibetanus</i>	HKAS 89494	China	KT990525
<i>Aureoboletus viscidipes</i>	HKAS 77103	China	KT990519
<i>Boletellus ananas</i>	REH8613	Provincia de Puntarenas, Costa Rica	KP327629
<i>Boletellus ananiceps</i>	REH9484	Isla Fraser, Queensland, Australia	KP327655
<i>Boletellus ananiceps</i>	REH9690	Cooloola, Queensland, Australia	KP327660
<i>Boletellus elatus</i>	TMI22101	Tottori, Japón	KP327620
<i>Boletellus elatus</i>	06-204NR	Tottori, Japón	KP327621
<i>Heimioporus australis</i>	REH9288	Isla Fraser, Queensland, Australia	KP327652
<i>Heimioporus conicus</i>	N. K. Zeng 3109	Hainan, China	MH241051
<i>Heimioporus gaojiaocong</i>	Z. L. Yang 5901	Yunnan, China	MF962377
<i>Heimioporus gaojiaocong</i>	N. K. Zeng 2788	Yunnan, China	MF962380
<i>Heimioporus japonicus</i>	Lancang-Y J. Hao 84	Yunnan, China	MF962386
<i>Heimioporus mandarinus</i>	FRIM4636	Sungai Kejar, Malasia	KP327624
<i>Heimioporus sp.</i>	HKAS 53451	Chenzhou, Hunan, China	KF112345
<i>Phylloporus pelletieri</i>	Pp1	Alemania	AF456818
<i>Xerocomus tenax</i>	REH6871	Jardín Botánico de Nueva York, E.U.A	KF030320

Taxa, vouchers, localidades, vegetación y números de acceso de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Boletus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>Vegetación</b>	<b>GenBank</b>
<i>Boletus aereus</i>	BaerZac2C	Civitella, Roveto, L'Aquila, Italia	-	AY680955
<i>Boletus aereus</i>	Baer1585	Gallice, Cosenza, Italia	-	AY680962
<i>Boletus aestivalis</i>	Baest6F	Cascine, L'Aquila, Italia	Asociado a <i>Fagus sylvatica</i> en suelo rendzina	AY680966
<i>Boletus aestivalis</i>	Baest1914	Lago Scuro, Parma, Italia	Asociado con <i>Abies alba</i> , <i>Picea abies</i> y <i>Pinus sylvestris</i>	AY680969
<i>Boletus</i> aff. <i>edulis</i>	HKAS 39145	Montaña Lion, Región de Wuding, Provincia de Yunnan, China	Bajo <i>Pinus yunnanensis</i>	EU231966
<i>Boletus</i> aff. <i>variipes</i> var. <i>facicola</i>	REH8527	Montaña Pine Ridge, Distrito de Cayo, Belice	Solitario sobre suelo arenoso bajo <i>Quercus oleoides</i>	EU231956
<i>Boletus</i> cf. <i>atkinsonii</i>	BD304	Condado de Washington, Minnesota, EUA, cerca del parque estatal Afton	En suelo bajo <i>Quercus ellipsoidalis</i> , con <i>Prunus</i> y <i>Q. macrocarpa</i>	EU231950
<i>Boletus</i> cf. <i>barrowsii</i>	JFA21519	Monte Baker, Seattle, Washington, EUA	En hierba cortada bajo <i>Tilia</i> y <i>Quercus cerris</i>	EU231945
<i>Boletus edulis</i>	Chu11	Yunnan, China	-	DQ397949
<i>Boletus edulis</i>	OKM22130	Korea	Bajo <i>Abies</i> sp.	EU231964
<i>Boletus hiratsukae</i>	TMI-17481	Ochidani, ciudad de Tottori, prefectura de Tottori, Japón	Bajo <i>Abies firma</i> en bosque mixto de <i>A. firma</i> y <i>Castanopsis cuspidata</i>	EU231959
<i>Boletus hiratsukae</i>	TMI-18352 <sup>a</sup>	Ochidani, ciudad de Tottori, prefectura de Tottori, Japón	En bosque de <i>Abies firma</i> y <i>Castanopsis cuspidata</i>	EU231960
<i>Boletus mamorensis</i>	CL.M.03.715	Noyelles-Godault, Francia. Supermercado Auchan	-	EU231947
<i>Boletus mamorensis</i>	PAM06-112001	Kenitra, Marruecos	En suelo subárido bajo <i>Quercus suber</i>	EU231948

<i>Boletus nobilissimus</i>	Both4244 <sup>a</sup>	Condado de Wyoming, Nueva York, EUA	Bajo <i>Quercus rubra</i> con <i>Pinus strobus</i> juveniles presentes	EU231954
<i>Boletus nobilissimus</i>	BD306	Condado de Washington, Minnesota, EUA, cerca del parque estatal Afton	En suelo de bosque de roble mixto, <i>Populus</i> y <i>Betula</i>	EU231949
<i>Boletus pinophilus</i>	Bpi2F	Chiarino, Teramo, Italia	Asociado a <i>Fagus silvatica</i>	AY680974
<i>Boletus pinophilus</i>	MAFungi47700	España	-	AJ419190
<b><i>Boletus quercophilus</i></b>	<b>Ferrusca 285</b>	El Pinalito, El Marqués, Querétaro	Bosque de <i>Quercus</i>	-
<b><i>Boletus quercophilus</i></b>	<b>Robles 354</b>	Xajay. Amealco, Querétaro	Bosque de <i>Quercus</i>	-
<i>Boletus quercophilus</i>	BDCR0417	San Gerardo de Dota, San José, Costa Rica	En el suelo bajo <i>Quercus copeyensis</i> y <i>Quercus rapurahuensis</i>	EU231953
<i>Boletus variipes</i>	BD245	Bosque Duke, Durham, Carolina del Norte, EUA	En suelo arenoso a la orilla del río, bajo <i>Fagus grandifolia</i>	EU231958
<i>Boletus variipes</i>	BD201	Parque Chesnut Ridge, Condado de Erie, Nueva York, EUA.	Bajo roble en área de césped abierta	EU231961
<i>Boletus variipes</i> var. <i>fagicola</i>	REH7756	Sendero a aguas termales, Rincón de la Vieja sector Santa María, área de conservación Guanacaste, Costa Rica	Gregario en suelo bajo <i>Quercus oleoides</i>	EU231955
<i>Boletus variipes</i> var. <i>fagicola</i>	AHS75914 <sup>a</sup>	Berry Creek, cerca de Wolverine, Condado de Cheboygan, Michigan, EUA	Disperso a gregario bajo haya, arce y algunos álamos	EU231962
<i>Boletus variipes</i> var. <i>fagicola</i>	BD190	Bosque Nacional Allegheny, Condado McKean, Pensilvania, EUA	A orillas de Linn Creek, bajo abeto canadiense, roble rojo y haya	EU231963

Taxa, vouchers, localidades, vegetación y números de accesión de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Butyriboletus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>Vegetación</b>	<b>ITS</b>	<b>28S</b>
<i>Butyriboletus abieticola</i>	Arora 11087	California, EUA, bosque nacional Lassen	Asociado a <i>Abies</i> y <i>Pinus</i>	KC184412	KC184413
<b><i>Butyriboletus</i> sp.</b>	<b>Robles 7</b>	Tesquedó, Amealco, Querétaro	Bosque de <i>Quercus</i>	-	-
<b><i>Butyriboletus</i> sp.</b>	<b>Ferrusca 425</b>	Tesquedó, Amealco, Querétaro	Bosque de <i>Quercus</i>	-	-
<b><i>Butyriboletus</i> sp.</b>	<b>Ferrusca 422</b>	Tesquedó, Amealco, Querétaro	Bosque de <i>Quercus</i>	-	-
<i>Butyriboletus autumniregius</i>	Arora 11108	California, EUA, condado de San Mateo	Bosque mixto	KC184423	KC184424
<i>Butyriboletus fetchneri</i>	AT2003097	Upsala, Suecia	Asociado a <i>Fagus sylvatica</i>	KC584784	
<i>Butyriboletus persolidus</i>	Arora 11110	California, EUA, condado de Amador	Asociado a <i>Quercus</i> , <i>Arctostaphylos</i> y <i>Pinus</i>	KC184444	KC184444
<i>Butyriboletus primiregius</i>	DBB00606	Dunsmuir, California, EUA	Asociado a <i>Quercus</i> , <i>Pseudotsuga</i> y <i>Abies</i>		KC184451
<i>Butyriboletus pseudoregius</i>	BR50201618465-02	Eprave, Bélgica	-	KT002602	KT002613
<i>Butyriboletus pseudoregius</i>	BR50201533559-51	Meise, Bélgica	-	KT002603	KT002614
<i>Butyriboletus regius</i>	MG408a	Lacio, Italia	Asociado a <i>Quercus</i> , <i>Fagus</i> y <i>Castanea</i>	KC584789	KC584790
<i>Butyriboletus regius</i>	MB000287	Kunming, Yunnan, China.	-	KT002605	KT002616
<i>Butyriboletus roseoflavus</i>	Arora 11054	Lu Feng, Yunnan, China.	Bosque mixto	KC184434	KC184435
<i>Butyriboletus roseoflavus</i>	N. K. Zeng 2123	Yunnan, China.	-	MH885348	MH879686

<i>Butyriboletus sanicibus</i>	Arora 99211	Yunnan, China.	-	KC184469	KC184470
<i>Butyriboletus yicibus</i>	Arora 9727	Yunnan, China.	-	KC184474	KC184475
<i>Butyriboletus yicibus</i>	HKAS57503	Yunnan, China.	-	KT002608	KT002620

Dirección General de Bibliotecas de la UAG

Taxa, vouchers, localidades, vegetación y números de accesión de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Chalciporus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>Vegetación</b>	<b>Número de accesión</b>
<i>Buchwaldoboletus lignicola</i>	-	Escocia, Reino Unido	-	HM003617
<i>Buchwaldoboletus lignicola</i>	-	Suecia	-	HM003618
<b><i>Chalciporus</i> sp.</b>	<b>Landeros 3557</b>	Tesquedó, Amealco, Querétaro	Bosque de <i>Quercus</i>	-
<i>Chalciporus amarellus</i>	GS2175	¿Italia?	Asociado a <i>Pinus halepensis</i>	UDB000423
<i>Chalciporus hypochryseus</i>	GS1775	¿Italia?	Asociado a <i>Abies alba</i> y <i>Picea abies</i>	UDB000426
<i>Chalciporus piperatoides</i>	18377	-	-	JF907795
<i>Chalciporus piperatoides</i>	GS2041	Tempio Pausania, Italia	Asociado a <i>Abies cephalonica</i> , y <i>Pinus nigra</i>	UDB000424
<i>Chalciporus piperatus</i>	F14047 (UBC)	-	-	AF335457
<i>Chalciporus piperatus</i>	K80S25b	Nueva Zelanda	-	GQ267470
<i>Chalciporus piperatus</i>	050819-06	Escocia, Reino Unido	Asociado a <i>Pinus sylvestris</i>	UDB001528
<i>Chalciporus piperatus</i>	AT-12	Sutherland, Escocia, Reino Unido	Asociado a <i>Betula pubescens</i>	UDB002409
<i>Chalciporus radiatus</i>	GDGM43305	Provincia de Guangdong, China	-	KP871805
<i>Chalciporus radiatus</i>	GDGM50080	Provincia de Hunan, China	-	KP871806
<i>Chalciporus rubinellus</i>	191/81	Maine, EUA.	-	EU685111
<i>Chalciporus trinitensis</i>	18465	Guatemala	-	JF908790
<i>Rubinoboletus rubinus</i>	18508	Reino Unido	-	JF908793
<i>Rubinoboletus rubinus</i>	AH99027	Inglaterra, Reino Unido	Asociado a <i>Quercus</i> sp.	UDB000429

Taxa, vouchers, localidades y números de acceso de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Cyanoboletus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>ITS</b>	<b>28S</b>
<i>Cyanoboletus brunneoruber</i>	HKAS 80579-1	Yunnan, China	-	KT990568
<i>Cyanoboletus brunneoruber</i>	HKAS 63504	Yunnan, China	-	KF112368
<i>Cyanoboletus hymenoglutinosus</i>	DC14-010	India	KT907355	KT860060
<i>Cyanoboletus instabilis</i>	HKAS 59554	Yunnan, China	-	KF112412
<i>Cyanoboletus instabilis</i>	FHMU1839	Yunnan, China	MG030473	MG030466
<i>Cyanoboletus pulverulentus</i>	9606	EUA	-	KF030313
<i>Cyanoboletus pulverulentus</i>	MG126a	Italia	KT157053	KT157062
<i>Cyanoboletus pulverulentus</i>	MG456a	Islas Azores, Portugal	KT157054	KT157063
<i>Cyanoboletus pulverulentus</i>	MG628a	Italia	KT157055	KT157064
<i>Cyanoboletus sinopulverulentus</i>	HKAS 59609	Yunnan, China	-	KF112366
<i>Cyanoboletus</i> sp.	PRM944518	EUA	-	MF373585
<i>Cyanoboletus</i> sp.	HKAS 52639	Yunnan, China	-	KF112367
<i>Cyanoboletus</i> sp.	HKAS 59418	China	-	KT990570
<i>Cyanoboletus</i> sp.	HKAS 90208-1	China	-	KT990571
<i>Cyanoboletus</i> sp.	HKAS 50292	Yunnan, China	-	KF112470
<i>Cyanoboletus</i> sp.	HKAS 76850	Hainan, China	-	KF112343
<b><i>Cyanoboletus</i> sp. nov.</b>	<b>Ferrusca 296</b>	El Pinalito, El Marqués, Querétaro	-	-
<b><i>Cyanoboletus</i> sp. nov.</b>	<b>Ferrusca 390</b>	Cerro del Zamorano, Colón, Querétaro	-	-
<i>Cyanoboletus</i> sp.	HKAS 52601	Yunnan, China	-	KF112469

Taxa, vouchers, localidades y números de accesión de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Leccinum*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>GenBank</b>
<i>Leccinellum</i> aff. <i>crocipodium</i>	HKAS 76658	Guizhou, China	KF112447
<i>Leccinellum</i> aff. <i>griseum</i>	KPM NC0017832	Tottori, Japón	JN378509
<i>Leccinellum albellum</i>	BOS 682	Nueva York, EUA	MK601744
<i>Leccinellum corsicum</i>	KM 142735	Italia	MK601748
<i>Leccinellum corsicum</i>	Buf 4507	-	KF030347
<i>Leccinellum crocipodium</i>	KUO 07050707	Illinois, EUA	MK601749
<i>Leccinellum crocipodium</i>	930809 1	Francia	AF139694
<i>Leccinellum lepidum</i>	KM 142974	Italia	MK601751
<i>Leccinellum pseudoscabrum</i>	DPL 11432	Texas, EUA	MK601752
<i>Leccinellum pseudoscabrum</i>	MICH 60301	Berkshire, Inglaterra	MK601754
<i>Leccinum rugosiceps</i>	WS 06291501	Ohio, EUA	MK601772
<i>Leccinum rugosiceps</i>	BOS 866	Arkansas, EUA	MK601770
<b><i>Leccinum</i> sp. nov.</b>	<b>Robles 35</b>	Tesquedó, Amealco, Querétaro	-
<b><i>Leccinum</i> sp. nov.</b>	<b>Robles 486</b>	Tenasdá, Amealco, Querétaro	-
<i>Leccinum</i> sp.	DPL 11382	Texas, EUA	MK601786
<i>Leccinum</i> sp.	BOS 328	Belice	MK691781
<i>Leccinum</i> sp.	KUO 06251504	Illinois, EUA	MK601790
<i>Leccinum tablense</i>	REH 8136	Costa Rica	MK601774
<i>Rossbeevera vittatispora</i>	REH 9503	Queensland, Australia	MK601808

Taxa, vouchers, localidades y números de acceso de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Neoboletus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>GenBank</b>
<b><i>Neoboletus</i> sp.</b>	<b>Ferrusca 392</b>	Cerro del Zamorano, Colón, Querétaro	-
<i>Neoboletus brunneissimus</i>	HKAS 52660	Yunnan, China	KF112314
<i>Neoboletus ferrugineus</i>	HKAS 77617	Guangdong, China	KT990595
<i>Neoboletus ferrugineus</i>	HKAS 77718	Guangdong, China	KT990596
<i>Neoboletus flavidus</i>	HKAS 58724	Yunnan, China	KU974140
<i>Neoboletus flavidus</i>	HKAS 59443	Yunnan, China	KU974139
<i>Neoboletus hainanensis</i>	HKAS 59469	Yunnan, China	KF112359
<i>Neoboletus hainanensis</i>	N.K. Zeng 2128	Yunnan, China	MH879690
<i>Neoboletus luridiformis</i>	AT2001087	Berkshire, Inglaterra	JQ3226995
<i>Neoboletus magnificus</i>	HKAS 74939	Yunnan, China	KF112320
<i>Neoboletus magnificus</i>	HKAS 54096	Yunnan, China	KF112324
<i>Neoboletus multipunctatus</i>	HKAS 76851	Hainan, China	KF112321
<i>Neoboletus multipunctatus</i>	N.K. Zeng 2498	Hainan, China	MH879693
<i>Neoboletus multipunctatus</i>	N.K. Zeng 3324	Hainan, China	MK061360
<i>Neoboletus obscureumbrinus</i>	CMU58-ST-0237	-	KX017292
<i>Neoboletus obscureumbrinus</i>	N.K. Zeng 3091	Hainan, China	MH879694
<i>Neoboletus obscureumbrinus</i>	N.K. Zeng 3094	Hainan, China	MH879695
<i>Neoboletus obscureumbrinus</i>	N.K. Zeng 3098	Hainan, China	MH879696
<i>Neoboletus rubriporus</i>	HKAS 83026	Yunnan, China	KT990601
<i>Neoboletus rubriporus</i>	HKAS 89174	Yunnan, China	KT990602

<i>Neoboletus sanguineoides</i>	HKAS 55440	Yunnan, China	KF112315
<i>Neoboletus sanguineoides</i>	HKAS 57766	Yunnan, China	KT990605
<i>Neoboletus sanguineus</i>	HKAS 80849	Yunnan, China	KT990609
<i>Neoboletus sanguineus</i>	HKAS 90211	Xizang, China	KT990610
<i>Neoboletus thibetanus</i>	HKAS 57093	Xizang, China	KF112326
<i>Neoboletus tomentulosus</i>	N.K. Zeng 1285	Fujian, China	MH879691
<i>Neoboletus tomentulosus</i>	N.K. Zeng 1286	Fujian, China	MH879692
<i>Neoboletus venenatus</i>	HKAS 57489	Yunnan, China	KF112325
<i>Neoboletus venenatus</i>	HKAS 63535	Sichuan, China	KT990613
<i>Sutorius subrufus</i>	N.K. Zeng 3043	Hainan, China	MH879698
<i>Sutorius subrufus</i>	N.K. Zeng 3045	Hainan, China	MH879699

Taxa, vouchers, localidades y números de accesión de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Phylloporus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>GenBank</b>
<i>Phylloporus alborufus</i>	MAN022	Costa Rica	JQ003678
<i>Phylloporus arenicola</i>	JT27954	EUA	JQ003704
<i>Phylloporus bellus</i>	REH8710	EUA	JQ003686
<i>Phylloporus brunneiceps</i>	HKAS 56903	China	JQ967198
<i>Phylloporus brunneiceps</i>	HKAS 59727	China	JQ967201
<i>Phylloporus castanopsidis</i>	MAN104	Tailandia	JQ003689
<i>Phylloporus castanopsidis</i>	MAN118	Tailandia	JQ003693
<i>Phylloporus dimorphus</i>	MAN128	Tailandia	JQ003697
<i>Phylloporus imbricatus</i>	HKAS 54647	China	JQ967202
<i>Phylloporus imbricatus</i>	HKAS 54861	China	JQ967205
<i>Phylloporus luxiensis</i>	HKAS 57036	China	JQ967207
<i>Phylloporus luxiensis</i>	HKAS 57048	China	JQ967209
<i>Phylloporus pelletieri</i>	K 128205	Inglaterra	JQ967215
<i>Phylloporus phaeoxanthus</i>	MAN064	Costa Rica	JQ003670
<i>Phylloporus quercophilus</i>	Garay 373a	México	MK226557
<i>Phylloporus rhodoxanthus</i>	JLM1808	EUA	JQ003688
<i>Phylloporus rhodoxanthus</i>	REH8714	EUA	JQ003675
<i>Phylloporus</i> sp.	HKAS 74679	China	JQ967228
<b><i>Phylloporus</i> sp. nov.</b>	<b>Ferrusca 428</b>	Laguna de Servín, Amealco, Querétaro	-
<i>Phylloporus yunnanensis</i>	HKAS 52225	China	JQ967222
<i>Phylloporus yunnanensis</i>	HKAS 52527	China	JQ967223

Taxa, vouchers, localidades y números de acceso de las secuencias utilizadas para la filogenia de *Rubroboletus*.

<b>Taxón</b>	<b>Voucher</b>	<b>Localidad</b>	<b>Número de acceso</b>
<i>Caloboletus calopus</i>	BR 502012590638-05	Montenau, Bélgica	KJ605655
<i>Caloboletus inedulis</i>	JLF2570	EUA	KC812283
<b><i>Rubroboletus</i> sp. nov.</b>	<b>Robles 573</b>	Xajay, Amealco, Querétaro.	-
<i>Rubroboletus dupainii</i>	FR2011125	-	KR782304
<i>Rubroboletus dupainii</i>	FR2011126	-	KR782305
<i>Rubroboletus esculentus</i>	HKAS 96782	Xiaojin, Sichuan, China	KY272125
<i>Rubroboletus esculentus</i>	HKAS 96783	Xiaojin, Sichuan, China	KY272126
<i>Rubroboletus latisporus</i>	HKAS 80358	Chongqing, China	KJ951990
<i>Rubroboletus latisporus</i>	HKAS 63517	Qujing, Yunnan, China	KJ951989
<i>Rubroboletus pulcherrimus</i>	OSC 108944	USA	EU837221
<i>Rubroboletus pulcherrimus</i>	NS1247	California, EUA	KT122395
<i>Rubroboletus pulchrotinctus</i>	GS0364	Capadno, RE, Italia	UDB000406
<i>Rubroboletus pulchrotinctus</i>	GS0860	Traversetolo, PR, Italia	UDB000407
<i>Rubroboletus rhodoxanthus</i>	EDM13	Italia	EU444539
<i>Rubroboletus rhodoxanthus</i>	MA-Fungi 47703	Portugal	AJ419189
<i>Rubroboletus rubrosanguineus</i>	GS1917	Valle di Calone, Italia	UDB000409
<i>Rubroboletus rubrosanguineus</i>	GS1971	Provincia di Trieste, Italia	UDB000412
<i>Rubroboletus satanas</i>	Bs2	Zellingen, Alemania	DQ534567
<i>Rubroboletus satanas</i>	UF 1032	Francia	HM347649
<i>Rubroboletus sinicus</i>	HKAS 68620	Lanping, Yunnan, China	KJ951991
<i>Rubroboletus sinicus</i>	HKAS 56304	Deqin, Yunnan, China	KJ605666

**ANEXO 2: Fotografías macroscópicas del material secuenciado restante**



Basidioma herborizado de *Leccinum cf. rugosiceps* (Robles 589). Barra= 1 cm.



Basidioma herborizado de *Retiboletus cf. griseus* (Ferrusca 310). Barra= 1 cm.



Basidiomas herborizados de *Rubroboletus* sp. (Robles 408). Barra= 1 cm.



Basidiomas herborizados de *Scleroderma* cf. *areolatum* (Martínez 10). Barra= 1 cm.



Basidioma herborizado de *Scleroderma* cf. *areolatum* (Rodríguez 5). Barra= 1 cm.



Basidiomas herborizados de *Scleroderma* cf. *areolatum* (Sánchez 27). Barra= 1 cm.



Basidioma herborizado de *Suillus* sp. (Robles 322). Barra= 1 cm.



Basidiomas herborizados de *Suillus* sp. (Robles 336). Barra= 1 cm.



Basidioma herborizado de *Xanthoconium* aff. *separans* (Ferrusca 426). Barra= 1 cm.

Dirección General de