Bull. Soc. mycol. Fr., 133 (1–2), p. 67-141 (2017).

UNE RÉVISION DES AMANITES « VAGINÉES » (*AMANITA* SECT. *VAGINATAE*) EN EUROPE
1re partie : quelques amanites argentées

Jean-Michel Hanss* et Pierre-Arthur Moreau**

Résumé

Les amanites du groupe de *Amanita vaginata* (« amanites sans anneau ») ont fait l'objet de nombreuses publications, mais elles restent difficiles et parfois impossibles à identifier avec la littérature même récente. Les auteurs proposent ici un aperçu de la diversité de la sect. *Vaginatae* en Europe, à travers l'étude morphologique, microscopique et moléculaire de récoltes récentes et la révision sur bases moléculaires de types nomenclaturaux d'espèces décrites d'Europe occidentale.

L'analyse phylogénétique proposée, fondée sur les séquences de la région ITS, montre également l'importance de la structure et de la couleur du voile général dans l'évolution des *Vaginatae*, et propose une amorce de classification phylogénétique de la section. En se fondant sur ces résultats, une étude des espèces « argentées » (à chapeau gris soyeux prenant un reflet métallique par temps sec) est proposée, avec la reconnaissance de deux nouvelles espèces (*A. electra*, proche de *A. huijsmanii*, et *A. alseides*, proche de *A. albogrisescens*), deux nouvelles formes (*A. albogrisescens* f. *subglobispora* et f. *separata*) et l'épitypification de *A. argentea*. Cinq nouvelles combinaisons sont introduites : *A. brunneofuliginea* f. *ochraceomaculata* et f. *ochraceopallida*, *A. albogrisescens* f. *pseudolactea* et f. *cinereifolia*, *A. lividopallescens* f. *malleata*.

Mots-clés : Basidiomycota, Amanitaceae, *Amanita vaginata*, phylogénie moléculaire, taxinomie.

Abstract

The amanitas of the *Amanita vaginata*-group ("ringless amanitas") have been the subject of many publications, but their identification with even recent literature remain difficult, if not impossible. The authors propose here an overview of the diversity of sect. *Vaginatae* in Europe, through molecular data on nomenclatural types of species described from Western Europe.

The phylogenetic analysis proposed here, based on ITS sequences, also reveals the importance of the structure and colour of universal veil in the evolution of *Vaginatae*, and proposes the outlines of a phylogenetic systematics of the section. Based on these results, a revision of "silvery" species (with grey silky pileus acquiring a metallic shine when dry) is proposed, with the recognition of two new species (*A. electra*, close to *A. huijsmanii*, and *A. alseides*, close to *A. albogrisescens*), two novel forms (*A. albogrisescens* f. *subglobispora* and f. *separata*) and the epitypification of *A. argentea*. Five new combinations are introduced : *A. brunneofuliginea* f. *ochraceomaculata* and f. *ochraceopallida*, *A. albogrisescens* f. *pseudolactea* and f. *cinereifolia*, *A. lividopallescens* f. *malleata*.

* 341, rue de Montjustin, F–70200 Arpenans (France). *hanjm@sfr.fr*

** Faculté de pharmacie, ULR 4515, Laboratoire de génie civil et géo-environnement (LGCgE), université de Lille, BP 83, F–59006 Lille cedex (France). *pierre-arthur.moreau@univ-lille.fr*

Introduction

Qu'est-ce qu'*Amanita vaginata* ? Cette « question de débutant » n'est que faussement naïve, et tous les auteurs de travaux d'envergure sur les amanites s'y sont heurtés, en soulignant la difficulté d'appliquer ce nom à des récoltes réelles. De ce fait, chacun interprète *Amanita vaginata* à sa manière, tentant de s'approcher le plus possible des planches de Bulliard (1783, pl. 98 et 1791, pl. 512), tout en soulignant que Bulliard lui-même rassemblait sous ce nom des récoltes de toutes tailles et de toutes couleurs (Fraiture, 1993).

À ce jour, le nom *Amanita vaginata* n'est toujours pas épitypifié. Il n'existe donc pas de récolte interprétable à l'heure des analyses moléculaires pour fixer de manière univoque l'application de ce nom à une espèce définie. Ce n'est pas non plus l'objet de cet article, qui n'a pour ambition que de poser quelques nouveaux repères parmi les espèces « argentées » auquel le nom de *A. vaginata* est bien souvent abusivement appliqué. Ces amanites détaillées ici ont pour point commun un caractère qui n'apparaîtra que comme une convergence morphologique : le chapeau gris, à divers niveaux, montrant à l'œil nu un aspect argenté ou soyeux à l'état frais, selon le degré d'imbibition du champignon.

Les « amanites sans anneau » (*Amanita* sect. *Vaginatae* (Fr.) Quél., dans la classification actuelle de Cui et coll., 2018, correspondant aux genres *Vaginata* Gray, *Amanitopsis* Roze et *Amanitella* Earle) ont vu le nombre de leurs taxons européens croître sensiblement depuis les années 1980. En effet, depuis la synthèse bibliographique de Garcin (1984), qui ne recensait alors que 12 espèces de *Vaginatae* (à volve membraneuse) et 9 d'*Inauratae* (à volve friable), et Fraiture (1993) qui n'en reconnaissait que 23, ce nombre passa à 40 en 2003, avec les publications de Consiglio (2000), Consiglio & Contu (1999), Contu (1986a, 1986b, 1998, 1999a, 1999b) et Contu & Pacioni (1998), synthétisées dans la clef de Contu (2003) ; puis il crût encore avec Neville & Poumarat (2007, 2009). Avec tant de noms disponibles et si peu de caractères apparemment significatifs pour les interpréter, les *Vaginatae* demeurent difficiles et assez souvent impossibles à déterminer avec certitude, malgré les monographies plus récentes de Kibby (2012) ou de Ludwig (2012a, 2012b) et les fiches et clefs du site de référence *www.amanitaceae.org* (R. Tulloss, mise à jour permanente).

L'une des difficultés de cette section tient à son apparente monotonie et au polymorphisme de certaines espèces, qui donnent l'impression d'une continuité impossible à sérier ou d'une unique espèce extrêmement variable. Pourtant, les mycologues même peu expérimentés savent reconnaître des entités plus stables et bien caractérisées, telles qu'*A. ceciliae*, *A. crocea*, *A. fulva*, *A. friabilis, A. spadicea*, etc. Il est donc possible de poser des repères dans ce groupe et, petit à petit, de prêter attention à d'autres taxons plus rares ou plus ambigus. Et de découvrir, avec l'expérience, des caractères distinctifs passés inaperçus ou négligés des prédécesseurs.

Le recours à la biologie moléculaire a rendu possible la publication de nombreuses espèces extra-européennes (Tang et coll., 2015 ; Jabeen et coll., 2017 ; Cui et coll., 2018 ; Kiran et coll., 2018 ; Lambert et coll., 2018 ; Mehmood et coll., 2018 ; Thongbai et coll., 2018 ; Saba et coll., 2019 ; Ullah et coll., 2019 ; etc.), mais aussi de montrer l'extrême polymorphisme de certaines espèces européennes banales, décrites sous des noms multiples pour des différences de forme de spores ou d'aspect du voile général (*A. lividopallescens :* Vizzini et coll., 2016 ; *A. albogrisescens :* Contu, 1999a, 1999b, 1999c, 2007). Extrapolés sans réserve à l'ensemble de la section, de tels résultats ne peuvent que dissuader davantage encore les mycologues de se lancer dans l'étude des *Vaginatae* !

Voici bientôt cinq ans que nous avons initié un projet de séquençage des amanites européennes de la section *Vaginatae*, d'abord à partir de récoltes personnelles (qui se sont vite révélées insuffisantes pour définir des taxons !), puis en y intégrant la révision microscopique et l'analyse moléculaire des types nomenclaturaux d'espèces européennes. Les résultats que nous avons obtenus, qui confirment dans les grandes lignes les relations phylogénétiques mises en lumière par Malysheva & Kovalenko (2015), nous ont amenés à revoir l'importance accordée aux caractères de chaque espèce et de chaque groupe d'espèces, et à reconnaître des taxons bien définis moléculairement et morphologiquement, passés jusque-là inaperçus.

Nous avons choisi ici de présenter quelques exemples de taxons nouveaux ou méconnus, que la littérature précitée nous aurait sans doute conduits à nommer « *Amanita argentea* » (ou « *A. mairei* » si nous adoptions le point de vue synonymiste de Fraiture, 1993). Ce groupe morphologique d'espèces à chapeau gris argenté n'a pas d'homogénéité phylogénétique : on retrouve ce morphotype dans divers clades, ce qui permet de nous attarder sur les caractères à haute valeur systématique que sont, en particulier, la structure de la volve et celle de la trame des lames.

Nous détaillons également ici, pour inaugurer cette série de travaux consacrés aux *Vaginatae*, les caractères morphologiques observés dans ce groupe et la terminologie adoptée dans nos descriptions, ainsi qu'une classification phylogénétique complète de la section basée sur l'analyse de la région ITS, pouvant servir de trame à une révision future de la systématique des *Vaginatae*.

Caractères macroscopiques des *Vaginatae*

La volve

La forme de la volve est un caractère très important dans la description des *Vaginatae*. Nous adoptons les quatre types de formes proposés par Fraiture (1993 ; fig. 1a) :

- type I : voile général friable soit pulvérulent, soit formant une volve morcelée à la base du pied ;

- type II : partie inférieure accolée au pied, partie supérieure bien écartée du pied ;
- type III : volve vaginée ; la base peut être variable, accolée plus ou moins longtemps au pied ou faiblement dilatée ;
- type IV : volve en sac, large, épaisse à très épaisse, en général nettement membraneuse.

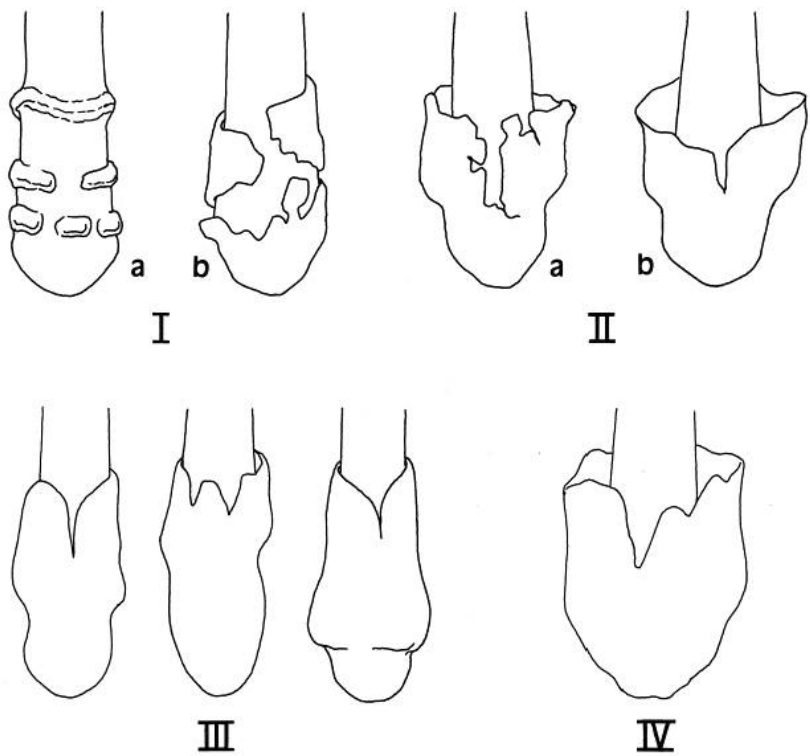

Fig. 1a. – Différents types de volve (selon FRAITURE, 1993, avec l'autorisation de l'auteur).

Un autre caractère, très intéressant, étudié par BAS (1969), est le limbe interne de la volve.

Dans le primordium des amanites, une bande de tissu en forme d'anneau remplit l'espace entre le voile général et le pied, faisant fonction de voile partiel (voir ci-après). Sur le champignon adulte, après qu'une partie de ce voile partiel s'est dispersé le long du pied, il en reste le limbe interne. Celui-ci peut-être absent ou difficile à percevoir, lorsqu'il est complètement confondu avec le voile partiel ou lorsque le voile partiel et la volve sont tous deux friables.

Chez les *Vaginatae*, nous connaissons trois configurations du limbe interne (fig. 1b), lesquelles sont (Bas, 1969, fig. 8) :

1. — Limbe interne situé dans l'angle formé par la base du stipe et la paroi intérieure de la volve (type *A. argentea*) ;

2. — Limbe interne situé sur la paroi intérieure de la volve (type *A. vaginata*) ;

3. — Limbe interne absent.

N.B. Le limbe interne ne peut être observé que sur du matériel frais.

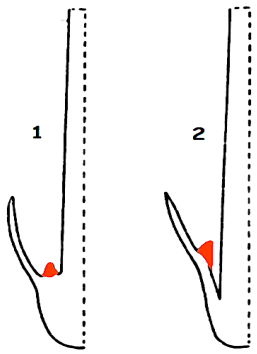

Fig. 1b. — Limbe interne chez les *Vaginatae* : **1.** de type *argentea*, **2.** de type *vaginata*.

La forme du chapeau

Pour la forme du chapeau, il n'y a pas de terminologie spécifique consacrée aux amanites. Nous adoptons celle utilisée par Courtecuisse & Duhem (2013). En plus de la forme, il faut considérer les restes de voile primaire sur le chapeau et, occasionnellement, l'aspect martelé de la surface piléique.

Le voile partiel

Chez les amanites, le voile partiel est constitué du tissu primordial initialement situé entre les lames du primordium et le pied. Il couvre initialement l'arête des jeunes lames et le haut du pied. Lors du développement du champignon, il forme habituellement un anneau supère.

Dans la section *Vaginatae*, l'anneau est avorté, sauf quelques rares exceptions, le voile partiel recouvre le pied jusqu'à la limite supérieure de la volve (Bas, 1969). Si le voile partiel sert rarement dans les clefs, il est des cas où son observation est décisive.

Aspect du voile partiel recouvrant le pied :

- sur le sujet jeune, il peut, suivant les cas, être parfaitement lisse, pruineux, très finement squamuleux ou, au contraire, fortement squamuleux ;
- au cours du développement, il peut ne changer que faiblement ou devenir de plus en plus squamuleux. Lorsqu'il se déchire, des bracelets se forment.

Couleur du voile partiel sur le pied :

- sur le sujet jeune, il est souvent blanc, mais il est des cas où il se colore très rapidement ;
- au cours du développement, il peut, suivant les cas, brunir, grisonner ou ne pas changer de couleur.

Les lames

Peu de caractères des lames sont exploités ; deux sont cependant notables.

- L'arête couverte de cystides (correspondant aux éléments de la surface du pied), présentes chez la plupart des espèces. Elles ne sont peu nombreuses ou absentes que chez un nombre réduit d'espèces : *A. praelongipes* (d'après Kärcher & Contu, 1999) et *A. lividopallescens* (Vizzini et coll., 2016). L'arête, presque toujours blanche à l'origine, se teinte de la couleur du revêtement vélaire du pied à partir de la marge et avec l'âge chez de nombreuses espèces, par exemple en ocre jaune chez *A. betulae* ou en brun noirâtre chez *A. umbrinolutea*.
- Le rosissement : visible parfois sur le frais, il s'accentue au séchage chez plusieurs espèces de *Vaginatae* dont les lames tournent alors au rose saturé. Cela a donné lieu à la description de plusieurs taxons jugés remarquables (*A. vaginata* var. *roseilamellata*, synonyme de *A. supravolvata* ; *A. roseoxeros* Courtec. *ad int*., dans Beauvillain, 1998, synonyme de *A. simulans* ; Fraiture, 2014). Ce caractère semble occasionnel, et d'ailleurs signalé chez diverses espèces d'*Amanita* hors *Vaginatae*, mais devrait être noté systématiquement afin de lui accorder une éventuelle valeur systématique.

Caractères microscopiques des *Vaginatae*

Comme nous avons principalement étudié du matériel d'herbier, nous choisissons de ne présenter ici que des observations réalisées sur du matériel sec. Nous utilisons une solution aqueuse de potasse à 3 % pour regonfler les tissus, puis le rouge Congo aqueux, ce qui assure une transparence et une lisibilité excellentes des coupes. On peut aussi utiliser l'ammoniaque à 10 % ou la solution alcaline de Bas : ammoniaque à 10 % et potasse à 5 % à parts égales. Si l'on souhaite chauffer pour améliorer le regonflage des tissus, ne pas mettre de lame couvre-objet au préalable.

Microscopie des lames

La microscopie des lames dans la section *Vaginatae* peut paraître monotone, mais une analyse fine apporte des informations qui sont autant de paramètres supplémentaires permettant parfois de caractériser les espèces (Tulloss, 1993). Les coupes sont toujours faites vers le milieu de la lame. Elles doivent impérativement être fines, et l'usage d'un microtome de Ranvier facilite le travail ; il faut en réaliser plusieurs séries jusqu'à l'obtention de coupes convenables. Au séchage, les articles physaloïdes rétrécissent, parfois considérablement, mais ils conservent leur position et l'angle qu'ils forment avec l'axe de la lame. Le matériel regonflé ne retrouve pas l'aspect du matériel frais mais, avec un peu d'expérience, on peut reconstituer mentalement la lame originale.

Pour l'étude spécifique du sous-hyménium, les meilleurs résultats sont obtenus par réhydratation, dans le ramollisseur GDS de Clémençon (1999), d'une coupe en biseau par rapport à l'axe de la lame.

L'analyse des lames sur matériel sec est un travail de microscopie minutieux et, pour cette raison, délicate à utiliser dans les clefs de détermination ; nous n'y recourons que pour la caractérisation fine des espèces. Par contre, lorsque l'étude sur matériel sec conclut à une strate bilatérale nette (hyménopode important) celle-ci est aussi visible sur matériel frais, en plus évident. Nous indiquerons les cas où cette information est particulièrement pertinente pour la détermination.

Trame canonique chez les amanites et adaptation à l'étude de la section Vaginatae

Chez les amanites, la trame des lames est définie comme étant bilatérale et la forme canonique est la suivante, du centre vers l'hyménium (fig. 2) : le médiostrate parallèle, à partir duquel divergent, à des angles plutôt marqués, les articles physaloïdes (cellules renflées) disposés régulièrement et constituant l'hyménopode ; puis le sous-hyménium, entre la couche à articles physaloïdes et la base des basides. Dans la section *Vaginatae*, cette configuration « parfaite » est rare. Les articles physaloïdes peuvent être répartis dans presque toute la trame, y compris dans le médiostrate (ils sont alors parallèles à celui-ci). On s'intéressera à ceux qui sont divergents, à leur angle par rapport à l'axe central et à leur positionnement.

Trame des lames : ensemble des tissus se trouvant sous les basides et incluant le sous-hyménium (selon Tulloss, 1993).

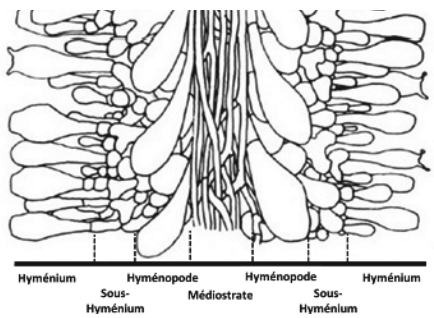

Fig. 2. – Reproduction d'un dessin de la trame « canonique » des amanites (selon Tulloss, 1993, p. 455 ; légendes des auteurs).

Articles physaloïdes : dans le schéma de trame canonique des amanites, ce sont des cellules parfois très volumineuses, qui partent du médiostrate avec un angle de divergence variable et ne dépassent pas le niveau du sous-hyménium. Dans le cas des amanites de la section *Vaginatae*, ces cellules peuvent être terminales (*acrophysalides* typiques de la trame des Amanitales) ou intercalaires. Elles peuvent également être absentes.

Médiostrate : ensemble des hyphes et des cellules du centre de la lame, parallèles, orientées de la base de la lame vers l'arête. Par convention nous appelons *médiostrate* la partie de la trame passant par l'axe central et ne contenant pas d'articles physaloïdes divergents. Le médiostrate peut contenir des articles physaloïdes non divergents ; c'est généralement le cas pour les amanites de la section *Vaginatae*.

Hyménopode : entre le médiostrate et le sous-hyménium, c'est la partie qui contient des articles physaloïdes divergents. Lorsque ceux-ci sont absents ou très rares et que la trame possède une structure parallèle, nous considérons que cette couche est absente et reconnaissons uniquement un médiostrate. Dans le cas où, entre le médiostrate et le sous-hyménium, se trouve une strate à hyphes filamenteuses bilatérales, nous appelons cette strate *hyménopode*, même lorsqu'elle ne contient que peu ou pas d'articles physaloïdes.

Sous-hyménium : couche de petites cellules sous les basides, donnant naissance à celles-là. Nous suivons BAS (1969) qui distingue quatre types de sous-hyménium (fig. 3, ci-dessous) :

- rameux (type 1) : cellules étroites et rameuses dans le type 1-a ; dans 1-b, il y a une projection horizontale, la cellule sous-hyméniale semblant plus ou moins perpendiculaire à la baside ;
- renflé-rameux (type 2) : renflées et rameuses ; on distingue des confluences entre cellules ;
- coralloïde (type 3) : cellules de formes très irrégulières, avec plus de projections que de connexions avec d'autres cellules ;
- cellulaire (type 4) : cellules ellipsoïdales ou plus ou moins isodiamétriques, sans connexions visibles avec les autres.

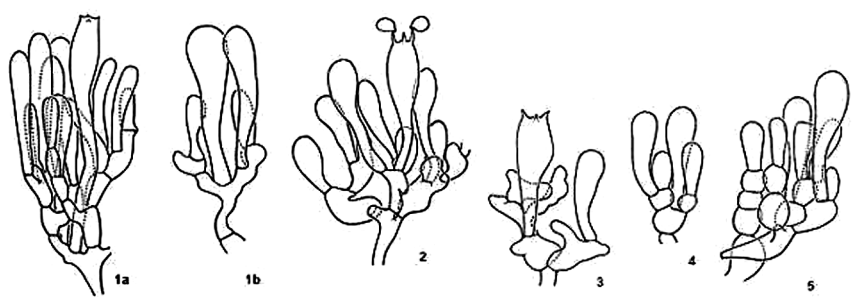

Fig. 3. – Différents types de sous-hyménium (selon BAS, 1969, p. 319 et 411). **1a** et **1b :** rameux ; **2 :** renflé-rameux ; **3** : coralloïde ; **4** et **5 :** cellulaire (reproduit avec l'autorisation du Rijksherbarium, Leiden, Pays-Bas).

Chez plusieurs espèces, les cellules du sous-hyménium sont plus renflées avant maturité ; c'est pour cela que nous décrivons le sous-hyménium au stade où il porte des basides mûres.

Caractères de la trame :

- présence ou absence d'acrophysalides (articles physaloïdes terminaux) ;
- angle des acrophysalides divergentes par rapport à l'axe central (fourchette) ;

- présence d'articles physaloïdes agglomérés parallèles aux hyphes du médiostrate, mais situés à la base des basides ;
- nombre de cellules de l'arbre sous-hyménial (fourchette entre minimum et maximum) ;
- nature du sous-hyménium (voir fig. 3) ;
- épaisseur de la trame ;
- épaisseur relative des différentes strates ;
- forme particulière du profil de la lame en coupe.

Microscopie du revêtement piléique

Le revêtement piléique des amanites consiste en hyphes gélifiées, très distinct de la chair, constitué d'hyphes grêles peu différenciées. Il repose sur un hypoderme qui peut être net ou indifférencié. La présence ou l'absence apparente d'hypoderme est un caractère systématique à noter.

Les acrophysalides se trouvent généralement nombreuses à la confluence de la chair et du revêtement piléique. Il est intéressant de noter la densité d'hyphes oléifères dans le revêtement.

Microscopie de la volve

Nous effectuons nos coupes dans la partie libre de la volve, sans contact avec la chair, sauf, bien sûr, dans les volves entièrement adhérentes au pied. Sur exsiccat, nous réhydratons généralement les volves dans le ramollisseur GDS de Clémençon.

On distingue trois types de composition des éléments de la volve :

- filamenteuse : à éléments filamenteux fortement dominants ;
- cellulaire : à éléments renflés ou globuleux fortement dominants ;
- mixte : comprenant, dans des proportions variables, éléments filamenteux et éléments globuleux.

Nombre de couches de tissus : la volve peut être relativement homogène ou composée de deux voire de trois couches de tissus différenciées. La couche la plus externe, parfois colorée, peut être nettement distincte de la partie interne de la volve.

Disposition des éléments de la volve

- Parallèles au pied : c'est le cas, par exemple, chez les amanites du clade *Argentea*. Les hyphes sont disposées individuellement (hyphes non agglomérées avec d'autres) ou groupées en faisceaux plus ou moins tressés.

- Emmêlées dans toutes les directions : nous distinguons plusieurs dispositions, les volves à filaments individuellement emmêlés, celles de faisceaux emmêlés et celles où les filaments sont contournés, entourant plusieurs fois les sphérocystes. Dans ce dernier cas, il y a toujours présence d'hyphes assurant la cohésion. La résistance mécanique dépend de la cohérence des tissus, c'est-à-dire du degré d'intrication des filaments et de la proportion de cellules renflées, mais aussi de l'épaisseur de la volve et du degré d'adhésion à la chair.
- Perpendiculaires au pied : la volve a tendance à se fissurer perpendiculairement à la surface (comme chez *A. strobiliformis*). Les verrues résultantes sont d'autant plus petites que la disposition perpendiculaire est régulière. Si les cellules ont tendance à se désolidariser, la volve devient pulvérulente.

Chez certaines espèces le voile primaire, vu au microscope, est coloré, les articles physaloïdes pouvant être pigmentés ou hyalins. Ce caractère a une valeur systématique. Nous conseillons de l'observer dans l'eau.

La présence d'hyphes oléifères doit être notée, ainsi que leur abondance et leur aspect (sur le frais de préférence).

Microscopie des spores

L'étude des spores d'amanites ne présente pas de difficultés particulières, mais il est néanmoins important de soigner la préparation microscopique. Certains échantillons peuvent présenter de grandes fluctuations dans la forme ou dans le quotient L/l des spores, ce dernier prenant par exemple toutes les valeurs entre Q = 1 et Q = 1,5. Il convient alors de mettre peu de liquide sur la préparation, car en s'échappant de la lamelle couvre-objet celui-là entraînerait avec lui les spores les plus légères, à coefficient Q élevé, laissant au centre les spores les plus massives et plus ou moins globuleuses. Les valeurs moyennes peuvent être fortement affectées par ce problème.

Réactions macrochimiques

La réaction au phénol, rouge ou pourpre vif si elle est positive, est un caractère d'identification, par exemple pour *A. crocea*. Peu de descriptions font état des réactions chimiques des *Vaginatae* et c'est probablement regrettable.

La réaction K-K (voir Neville & Poumarat, 2009) concerne l'amyloïdité sur quelques microns des zones protoplasmiques entourant certaines cloisons des hyphes. La méthode la plus simple consiste à prélever, dans la chair de la partie du pied en contact avec le chapeau (ou dans la chair du chapeau en contact avec le pied), une petite quantité de matière et à l'examiner dans le melzer, au microscope.

Si cette réaction est nette pour beaucoup d'espèces, elle reste à préciser pour d'autres ; nous l'indiquons lorsque nous avons pu la pratiquer. Rappelons que nous travaillons essentiellement sur du matériel d'herbier où les éléments permettant d'observer la réaction peuvent être difficiles à trouver. Nous doutons de la fiabilité des observations faites sur du matériel de qualité médiocre.

Écologie

La grande majorité des *Amanita* ont un mode de vie ectomycorhizien (Singer, 1986 ; Wolfe et coll., 2012 ; Tulloss et coll., 2016). Pourtant, la littérature a rarement suggéré une relation exclusive, ou *a minima* préférentielle, entre les amanites sans anneau et telle ou telle essence. La seule exception notable est la « petite amanite des aulnaies », *Amanita friabilis*, dont la spécificité vis-à-vis des aulnes (*Alnus* sp.) n'a encore jamais été remise en question (Rouzeau, 1967, 1981 ; Corriol, 1999). Neville & Poumarat (2004) ont eu le mérite de remettre en question cette idée reçue qu'est l'indifférence écologique des *Vaginatae* en considérant l'hôte comme un puissant facteur de spéciation, à l'instar d'autres modèles hôtes-symbiontes tels que les *Suillus* (Boletales) avec les *Pinaceae* (Kretzer et coll., 1996) ou les communautés symbiotiques des aulnes (Rochet et coll., 2011). Plusieurs espèces décrites par Neville & Poumarat (2007, 2009), *A. betulae*, *A. coryli* ou *A. pini*, respectivement réputées associées aux bouleaux, noisetiers et pins, paraissaient ainsi plus aisées à reconnaître par leur hôte que par leurs caractères morphologiques.

Cette approche novatrice était sans doute trop peu nuancée par rapport au caractère adaptatif des champignons en général vis-à-vis des conditions environnementales. En effet, même pour des espèces réputées spécifiques de certains hôtes, un confinement forcé dans des refuges exigus lors des âges glaciaires ou des contingences historiques récentes telles qu'une déforestation, l'introduction d'essences allochtones, voire la disparition d'espèces concurrentes ouvrant de nouvelles niches écologiques jusque-là occupées, peuvent être autant de raisons de rencontrer des espèces dans des milieux atypiques. Il faut ajouter à cela le potentiel adaptatif intrinsèque à chaque espèce : là où des éléments d'une communauté perturbée (un déboisement par exemple) auront la capacité innée de s'adapter à des hôtes de substitution, d'autres disparaîtront avec leur hôte.

L'exemple de *Amanita simulans* est particulièrement instructif de ce point de vue. Cette espèce, connue de longue date par les mycologues francophones sous l'appellation « la *malleata* des peupliers », est particulièrement fréquente sous les peupliers, plus spécialement *Populus nigra*. Il aura fallu une étude européenne fondée sur de multiples récoltes (Vizzini et coll., 2016) pour lui rattacher des récoltes effectuées sous saules (ce qui est encore conforme aux prédictions, puisque saules et peupliers appartiennent à la même famille des *Salicaceae*), mais aussi les nombreuses récoltes de toute l'Europe dans des prairies dépourvues

d'arbres où elle forme des mycorhizes avec les *Helianthemum* (*Cistaceae*). Il est aisé d'imaginer que cette espèce, sans doute originellement associée aux *Salicaceae*, a su s'adapter aux plantes compagnes de ces arbres dans les prairies, notamment arctiques et alpines, au point de pouvoir survivre et même prospérer avec leur hôte secondaire lorsqu'il se retrouve seul à la suite de déboisements. Ici, cette substitution d'hôte n'est pas liée à une spéciation détectable, sans doute parce que trop récente. En revanche, la spéciation semble plus aboutie (donc probablement plus ancienne) avec les *Cistus*, associés à des espèces ectomycorhiziques génétiquement distinctes de leurs cousins forestiers dans la plupart des genres (Loizides, 2016).

Avec le recul que nous fournissent les centaines de séquences disponibles dans les bases de données internationales, notre expérience nous enseigne qu'à quelques exceptions près, les *Vaginatae* ont des préférences bien marquées en termes d'hôtes, associées soit aux feuillus, soit aux conifères. La plupart sont spécifiques d'un genre (*Pinus* pour *A. supravolvata*, par exemple), d'une famille ou d'une sous-famille d'arbres (*Pinaceae* pour *A. brunneofuliginea*, par exemple). Lorsqu'une espèce est liée à plusieurs genres de ligneux, ses caractères morphologiques peuvent être assez différents selon l'hôte, comme on le voit avec *A. simulans* (Vizzini et coll., 2016), *A. brunneofuliginea* (voir ci-après) ou, *a fortiori*, *A. coryli* s. lat. qui reste à débrouiller. Il est très important, lors de la récolte, de bien vérifier les arbres et arbustes environnant le champignon et pas uniquement l'arbre le plus proche, comme nous l'enseigne la mésaventure de Neville & Poumarat (2007) avec *A. pini*. Toutefois, pour les espèces encore peu documentées, telles qu'*A. betulae*, il ne faut pas exclure qu'une apparente spécificité d'hôte (qui plus est suggérée par l'épithète) soit simplement due à un manque d'informations. Il faut du temps et des observations répétées concordantes (y compris des absences d'observations) pour regarder comme établie une caractéristique écologique. En attendant, il ne s'agit que d'une hypothèse.

Sur le plan chorologique, beaucoup de *Vaginatae* aiment les milieux thermophiles, peut-être aussi la lumière, en lisière de forêt ou en milieu ouvert. Les récoltes se rencontrant sous un couvert forestier dense se rapportent généralement à des espèces distinctement sciaphiles, comme par exemple *A. huijsmanii*.

L'influence de l'altitude est incontestable. La plupart des espèces affectionnent les étages planitiaires et collinéens, aussi bien dans les milieux tempérés que méditerranéens. L'étage montagnard héberge des espèces comme *A. pachyvolvata*, *A. brunneofuliginea*, *A. submembranacea, A. umbrinolutea*.

L'étage alpin héberge des amanites localement abondantes, associées aux saules nains (*Salix herbacea*), à *Dryas octopetala* et sans doute aussi aux hélianthèmes, mais dont l'identité reste incertaine : les conditions alpines, entre insolation et gelées, affectent la couleur et le développement des carpophores, et la couleur blanche, le développement du voile partiel en faux-anneau (comme chez *A. oreina* ss. Bon, 1987) ou la fragmentation mécanique du voile général rendent difficile

la reconnaissance d'espèces occasionnellement alpines qui se développeraient beaucoup plus « normalement » sous les feuillus de la plaine.

Nos premiers résultats suggèrent d'ailleurs que les espèces « alpines » sont des nomades également présents dans les milieux forestiers (*A. groenlandica–alpina–nivalis* et *A. mortenii* correspondraient respectivement à *A. coryli* s. lat. et *A. submembranacea* ; voir ci-après, fig. 3).

Enfin, la nature du substrat, notamment le pH et la teneur en calcium, paraît avoir une certaine influence : toute la stirpe *Submembranacea* est distinctement acidophile et recherche des sols organiques profonds, tout comme *Amanita fulva*, mais la plupart des espèces semblent préférer les sols argileux, argilocalcaires ou schisteux riches en minéraux. D'après notre expérience, *Amanita umbrinolutea*, *A. crocea*, *A. lividopallescens*, *A. simulans* sont indifférentes à la nature du sol, tandis qu'*A. alseides*, *A. ceciliae*, *A. brunneofuliginea* paraissent franchement calcicoles.

Analyses moléculaires

Extraction, amplification PCR et séquençage de l'ADN

Les séquençages ont été réalisés en partie dans le cadre du projet MycoSeq (collaboration entre la Société mycologique de France et le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, CNRS, Montpellier ; *www.mycofrance.fr/mycoseq*), en partie par la société Alvalab (Oviedo, Espagne) ; quelques séquences de spécimens provenant de l'herbier de la faculté de pharmacie de Lille (LIP) ont été réalisées par S. Dumez au sein du laboratoire des sciences végétales et fongiques de cette même faculté. Les séquences analysées sont listées en annexe à la fin de l'article.

1. — *Protocole communiqué par Alvalab*.

L'ADN total est extrait à partir de spécimens secs, selon le protocole modifié basé sur Murray & Thomson (1980).

L'amplification PCR est réalisée à partir des amorces simples ou combinées ITS1F, ITS3, ITS4 ou ITS4B (White et coll., 1990 ; Gardes & Bruns, 1993) pour la région ITS de l'ADN ribosomique.

Les réactions PCR se déroulent selon un programme consistant en un démarrage à chaud de 95 ºC pendant 5 minutes, suivi de 35 cycles à 94 ºC, 54 ºC et 72 ºC (respectivement pendant 45, 30 et 45 secondes) et une opération finale de 10 minutes à 72 ºC.

Les produits PCR sont vérifiés dans des gels d'agarose à 1 % et les réactions positives sont séquencées avec une ou plusieurs amorces PCR. Les chromatogrammes sont vérifiés pour détecter les erreurs de lecture et celles-ci sont ensuite corrigées.

2. — *Protocole communiqué par MycoSeq*.

L'extraction de l'ADN génomique a été réalisée à l'aide du nécessaire REDExtract-N-Amp Plant PCR (Sigma-Aldrich, Saint Louis, MO, USA), suivant les instructions du fabricant. La région ITS a été amplifiée par PCR grâce aux combinaisons d'amorces ITS1F, ITS5, ITS4, ITS4B ainsi que, pour les cas problématiques, ITS2 et ITS3 (White et coll., 1990 ; Gardes & Bruns, 1993), selon les conditions détaillées dans Richard et coll. (2015). La purification et le séquençage dans les deux sens des amplicons ont été réalisés par Eurofins Genomics (Ebersberg, Allemagne). La reconstitution et l'affichage des séquences en pleine longueur ont été réalisés sous Codon Code Aligner 4.1.1 (Codon Code Corp., Centerville, MA, USA).

Alignement des séquences et analyses phylogénétiques

Un alignement de 363 séquences de la région ITS, dont 119 générées pour cette étude (tab. 1), et 244 séquences téléchargées des banques de séquences GenBank (*www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank*) et UNITE (*unite.ut.ee*), a été réalisé à l'aide du logiciel libre BioEdit (Tom Hall, 1997-2005), par l'application intégrée Clustal W Multiple Alignment, puis soigneusement vérifié et affiché.

L'analyse phylogénétique en maximum de vraisemblance (ML) présentée à la fig. 4 a été réalisée en ligne sur le portail *www.phylogeny.lirmm.fr* (Dereeper et coll., 2008), option « advanced », avec l'application PhyML 3.0 aLRT (Guindon et coll., 2010), utilisant un modèle d'évolution GTR + I + Γ optimisé pour le jeu de données. Les analyses restreintes présentées dans les figures 4 et 5 ont été réalisées à partir d'un sous-échantillon de l'alignement ci-dessus, avec les mêmes paramètres.

Résultats

Vers une révision systématique de la section *Vaginatae*

Malgré une très grande variabilité au niveau de la section, comme l'avaient constaté Malysheva & Kovalenko (2015), le marqueur ITS s'est révélé très informatif, aussi bien pour la distinction des espèces que pour la délimitation de clades robustes, comparables à ceux publiés sur plusieurs gènes par Cui et coll. (2018), par exemple. Nos analyses réalisées en parallèle sur le marqueur LSU (gène 28S), non montrées ici, ont fourni sensiblement les mêmes résultats, mais nous n'avons pas pu séquencer ce marqueur sur autant de spécimens (échecs plus fréquents). Nous recommandons, évidemment, pour les études à venir, l'étude prioritaire de l'ITS par rapport aux autres marqueurs. Toutefois il reste encore à préciser les différences entre espèces très proches au sein de certaines stirpes, que le LSU pourrait peut-être consolider.

Dans l'arbre phylogénétique présenté sur la figure 4, cinq clades principaux sont distingués, numérotés de 1 à 5. Ces clades correspondraient au rang taxinomique de série, en suivant la systématique de Tulloss (*www.amanitaceae*.

org) ; toutefois, en raison de la difficulté d'interprétation des espèces-types des séries existantes (série *Ovigerae* basée sur *A. biovigera* Singer, série *Vaginatae* basée sur *A. vaginata*), nous préférons ne pas nous avancer sur ce découpage et présenter les taxons par stirpes (*stirps*) au sein des cinq principaux clades, en suivant autant que possible la nomenclature de Fraiture (1993) et de Tulloss (*www.amanitaceae.org*).

Clade 1. Positionné avec fort soutien statistique (pp = 100 % sur la fig. 4) comme clade basal de la section *Vaginatae*, il inclut les séquences des holotypes de *Amanita magnivolvata* et de *A. praelongipes* (« stirpe *Magnivolvata* »), et de diverses espèces nord-américaines non officiellement publiées présentées sur le site de R. Tulloss (*www.amanitaceae.org*, mis à jour en permanence) : *Amanita « trygonion »* (la plus proche de *A. magnivolvata*), *A. « justicei »*, *A.« penetratrix »*, *A.* « *albemarlensis* », *A. « myrmeciae »*, *A. « williamsae »*. Un clade d'espèces paléotropicales (*A. madagascariensis* : Tang et coll., 2015 ; *A. brunneoumbonata*, *A. flammeola*, *A. cingulata* : Liu et coll., 2017 ; Thongbai et coll., 2018) se présente comme clade-frère du précédent ; il faut sans doute y ajouter *A. emodotrygon* décrite d'Inde et du Pakistan (Mehmood et coll., 2018 ; Ullah et coll., 2019). Nous y positionnons également *A. pachyvolvata*, distincte, mais très proche de *A. magnivolvata*, sur la base de nos récoltes personnelles (le type n'ayant pas pu être séquencé). *A. magnivolvata* et *A. pachyvolvata* présentent une volve en sac, haute et épaisse, maculée de roux ou d'ocracé, de même qu'*A. emodotrygon* (Ullah et coll., 2019). La volve de *A. pachyvolvata* est formée de trois strates, la plus épaisse composée d'hyphes en faisceaux flexueux emmêlés, avec très peu d'articles physaloïdes.

Ce clade n'avait pas été identifié par Malysheva & Kovalenko (2015).

Correspondance avec la littérature : stirps *Pachyvolvata* Tulloss et stirps *Penetratrices* Tulloss (inéd., *www.amanitaceae.org*)

Clade 2. Positionné avec fort soutien statistique (pp = 100 % sur la fig. 4) comme clade-frère de l'ensemble des autres *Vaginatae* (clades 3 à 5), il inclut un ensemble de séquences très semblables entre elles, que nous nommons « stirpe *Argentea* », et qui s'assemblent en deux sous-clades : l'un des sous-clades inclut les séquences de l'holotype de *A. huijsmanii* et de *A. electra* sp. nov. ; le second sous-clade inclut celles de l'épitype de *A. argentea* (seule récolte d'origine européenne dont nous disposons) et de diverses récoltes d'Asie orientale identifiées *A. ovalispora*, *A. alboflavescens* (dont l'identification reste à confirmer) et *A. subovalispora* (holotype). *Amanita olivovaginata*, récemment décrite du Pakistan (Ullah et coll., 2019) et dont les séquences ne sont pas encore disponibles à cette heure, appartient aussi à ce groupe. Les espèces de cette stirpe que nous connaissons sont des amanites argentées caractérisées par une croissance sous feuillus, une volve filamenteuse assez épaisse constituée d'hyphes linéaires, parallèles au pied, avec une quantité très faible voire nulle de sphérocystes, des spores elliptiques,

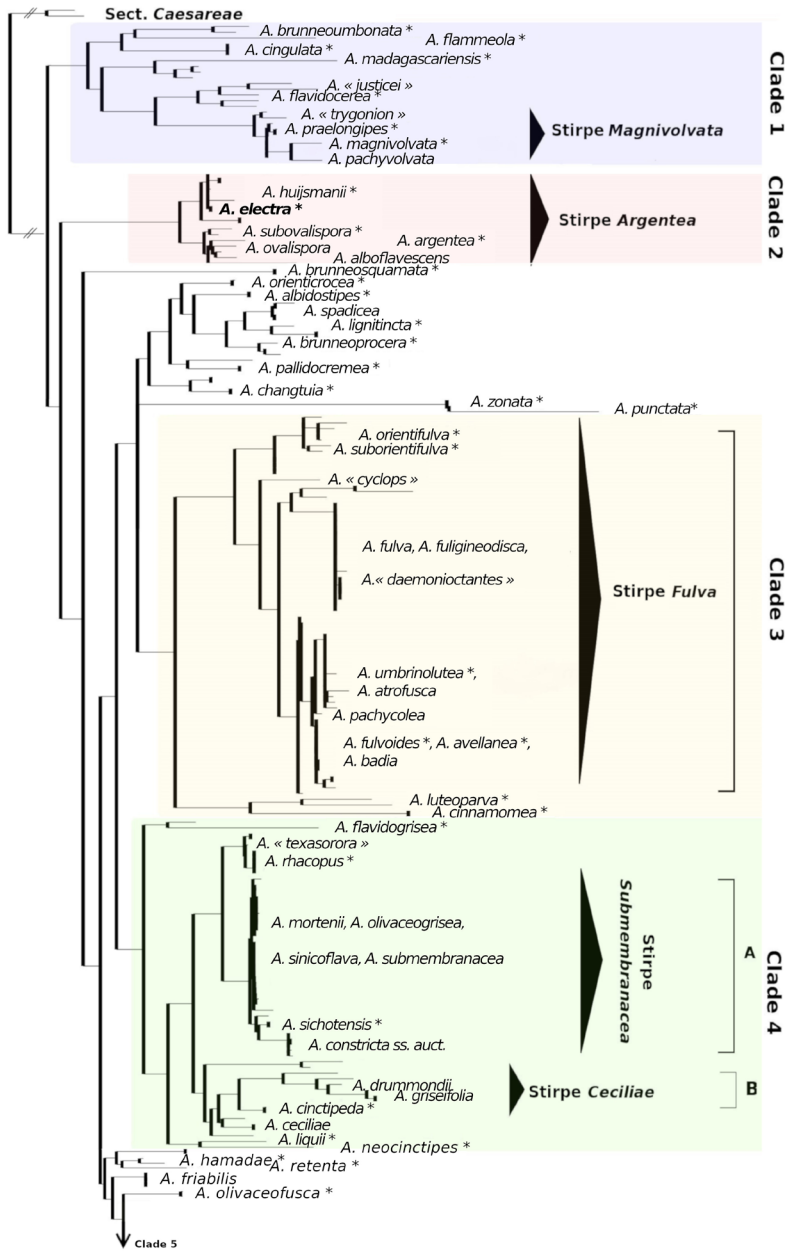

Fig. 4. — Reconstruction phylogénétique synthétique de la section *Vaginatae* (maximum de vraisemblance) réalisée à partir de 384 séquences ITS**.** L'astérisque (*) indique les séquences des récoltes-types analysées.

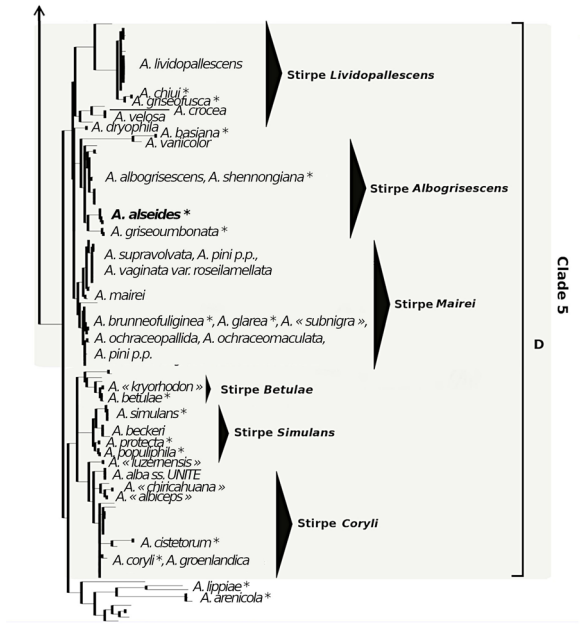

Fig. 4 (suite)

un chapeau hémisphérique ou très largement mamelonné. Ce clade n'avait pas été identifié par Malysheva & Kovalenko (2015).

Correspondance avec la littérature : stirps *Ovalispora* Tulloss (stirpe inédite, *www.amanitaceae.org*)

Clade 3. Ce clade bien soutenu (pp = 98,1 % sur la figure 4, « stirpe *Fulva* », correspondant au clade C de Malysheva & Kovalenko, 2015), comporte des espèces européennes caractérisées par le voile général couvert de squames, d'écailles ou de macules rousses ou brunes, mixte à structure emmêlée, avec des sphérocystes plus ou moins nombreux, mais de consistance membraneuse, et des spores globuleuses (Q < 1,15). *Amanita fulva* se révèle circumboréale, représentée en Asie orientale (*A. fuligineodisca*) et en Amérique du Nord (*A. « daemonioctantes »*), avec des séquences ITS identiques à celles des récoltes européennes ; les auteurs asiatiques et américains décrivent d'importantes différences chromatiques du chapeau par rapport au type européen. *Amanita umbrinolutea* (séquence du néotype désigné par Neville & Poumarat, 2004), incluant *A. atrofusca*, décrit d'Asie, et *A. badia* (avec de nombreuses séquences européennes souvent mal identifiées) sont les deux autres espèces communes d'Europe appartenant à cette stirpe. Nous avons séquencé les types de *A. vaginata* var. *avellanea* et de *A. fulvoides* et diverses récoltes attribuées à *A. badia*, toutes s'avérant être des variantes chromatiques d'une même espèce. À l'heure actuelle

nous conservons pour ce clade le nom de *A. fulvoides*, en attendant de redéfinir et de typifier *A. badia* dans un prochain travail.

Nos récoltes d'*Amanita spadicea* appartiennent à un clade voisin, surtout représenté par des séquences asiatiques non ou douteusement identifiées.

Correspondance avec la littérature disponible : stirps *Fulvae* Tulloss (inéd., *www.amanitaceae.org*)

Clade 4. Cet ensemble bien soutenu dans notre analyse (pp = 90,1 % sur la fig. 4) se trouve rassembler la quasi-totalité des espèces eurasiatiques ou circumboréales à volve grise ou grisonnante, friables (stirpe *Ceciliae*, correspondant au clade A de Malysheva & Kovalenko, 2015) ou semi-friables (stirpe *Submembranacea*, clade B des mêmes auteurs), le microscope révélant toujours la présence d'un pigment brun et d'une strate cellulaire pure, seule ou combinée à une autre strate. La stirpe *Ceciliae*, que nous définissons ici sur la base de nos analyses de séquences disponibles (sans avoir l'expérience personnelle des taxons asiatiques récemment décrits), nous paraît pouvoir regrouper l'ensemble des espèces à voile friable, sans volve persistante à la base du pied ; elle regrouperait, autour de *A. ceciliae : A. drummondii* (Australie), *A. griseofolia*, *A. cinctipes* et *A. liquii* (Asie orientale). La volve de *A. ceciliae* est constituée presque exclusivement de sphérocystes bruns sous le microscope. La stirpe *Submembranacea* regroupe des espèces d'affinités clairement boréo-montagnardes, mal individualisées par leurs séquences ITS : il s'agit, pour l'Europe, de *A. submembranacea* (indistincte de *A. mortenii*, décrite du Groenland), de *A. sinicoflava*, décrite du Japon mais fréquemment signalée en Amérique du Nord, et de *A. olivaceogrisea*, vicariant caducicole eurasiatique méconnu mais fréquent sous les *Betulaceae* (*Betula*, *Carpinus*, *Corylus*). Toutes ces espèces partagent une volve engainée persistante à semi-friable (mais souvent lacérée en grand lambeau sur le chapeau), des spores parfaitement sphériques, et des teintes originellement jaune clair, gris olivacé, brun-jaune, beige jaunâtre, grisonnant rapidement avec l'âge jusqu'à gris noirâtre (*A. submembranacea* var. *griseoargentata* en est une forme argentée, et il existe une forme albinique de l'espèce, non encore nommée). Très proches de ce complexe se positionne l'une des interprétations de *A. constricta* (Amérique du Nord ; une récolte norvégienne sous le nom de *A. arctica* dans GenBank, KX834234) et *A. sichotensis* (Russie orientale), dépourvues de tons jaunes ou verts caractéristiques des précédentes mais par ailleurs très semblables par leur type de volve, engainée et grisonnante. La volve de *A. submembranacea* est constituée en partie d'articles physaloïdes et de sphérocystes incolores ou pigmentés, et peut ne se colorer que tardivement avec l'âge.

Une paire d'espèces américaines, *A. rhacopus* et *A. « texasorora »* (Tulloss, inéd.), constituent un troisième clade, intéressant par sa position intermédiaire entre les deux précédents : le voile général est gris dès l'origine (comme dans la stirpe *Ceciliae*), mais moins friable et présent surtout sous forme de lambeaux

basaux ; dans la stirpe *Ceciliae* le voile est surtout fragmenté sur le chapeau et peu présent à la base du pied.

D'autres espèces asiatiques occupent des positions isolées dans ce clade : *A. neocinctipes* d'une part, *A. flavidogrisea*, en position basale, d'autre part.

On notera deux cas particuliers : d'une part *Amanita friabilis* (P. Karst.) Bas, souvent classée aux côtés de *A. ceciliae* en raison du voile général pulvérulent et gris (Garcin, 1984), plus souvent encore exclue des *Vaginatae* et classée dans la sect. *Amanita* en raison de son pied brusquement tronqué à la base (Bas, 1974 ; Fraiture ; 1993), mais complètement isolée au sein de la section *Vaginatae* dans nos analyses (fig. 3), et, d'autre part, *Amanita alseides*, à volve grisonnante, mince comme celle de *A. submembranacea*, et comme elle de structure mixte à nombreux articles physaloïdes mais de composition et de structure très différentes, décrite ci-après dans le clade 5.

Correspondance avec la littérature : sect. *Inauratae* Bon ; subsect. *Inauratae* (Bon) Sebek ; stirpe *Strangulata* Fraiture (inval.) ; stirpe *Submembranacea* Fraiture (inval.) ; series *Submembranaceae* Tulloss ; series *Ceciliae* Tulloss (inéd., *www.amanitaceae.org*).

Clade 5. Il s'agit du groupe le plus diversifié au sein de la section *Vaginatae*, et le plus difficile à définir aujourd'hui. Il regroupe, avec un fort soutien statistique (pp = 97,5 % sur la fig. 4), l'ensemble des espèces à volve filamenteuse ou mixte encore que membraneuse, blanche à l'extérieur (stirpes *Betulae*, *Coryli*, *Lividopallescens* et *Mairei*), mais aussi à volve plus ou moins grisonnante (*A. alseides* de la stirpe *Albogrisescens*), parfois maculée de jaune (*A. coryli*, *A. brunneofuliginea*), partiellement friable en raison d'une proportion importante d'articles physaloïdes plus ou moins globuleux (stirpe *Simulans*), voire majoritairement celluleuse, friable et brune (*A. beckeri*).

Certaines espèces européennes de ces stirpes sont remarquables par un polymorphisme sporal au sein d'une même espèce phylogénétique, comme *A. lividopallescens* (Vizzini et coll., 2013) et *A. albogrisescens*. Ce polymorphisme s'étend, chez ces mêmes espèces, à la composition de la volve. Pour les autres espèces européennes que nous connaissons, les caractères de la volve, le port et les teintes piléiques (hors cas d'albinisme) semblent plus constants et permettent une reconnaissance plus aisée en s'appuyant si nécessaire sur l'ensemble des autres caractères.

Chaque stirpe inclut des espèces eurasiatiques et nord-américaines, généralement distinctes les unes des autres et suggérant un fort continentalisme de la plupart d'entre elles (conformément aux observations de Zhang et coll., 2004, sur l'ensemble du genre *Amanita*). L'analyse ajoute à ces stirpes de l'hémisphère Nord tempéré un clade de récoltes néotropicales pour la plupart indéterminées, incluant *A. arenicola* (des Caraïbes) et *A. lippiae* (du Brésil), à volve semi-friable et spores ellipsoïdes.

La stirpe *Albogrisescens* inclut trois espèces européennes : la très polymorphe *A. albogrisescens* (syn. *A. separata* Contu, nom. illeg., que nous synonymisons ici à *A. shennongiana* d'après la séquence du type, d'origine asiatique), *A. alseides*, que nous décrivons ci-après, et *A. basiana*. Il faut y ajouter l'espèce asiatique *A. griseoumbonata* et l'américaine *A. variicolor*. Il est possible que ce que nous regroupons sous *A. albogrisescens* rassemble plusieurs taxons différant très peu par leur séquence ITS et que davantage de récoltes et d'autres marqueurs pourraient aider à distinguer. On notera qu'à part *A. albogrisescens*, ces taxons ont tendance à montrer une volve grisonnante, voire originellement gris ocre chez *A. basiana* et *A. variicolor*, par ailleurs groupées dans nos analyses.

La stirpe *Betulae* n'inclut ici que deux taxons encore insuffisamment connus : *Amanita betulae*, européenne, et *A. « kryorhodon »*, à teintes piléiques roux orangé à ocre rose ; diverses récoltes américaines et asiatiques non nommées se regroupent avec elles.

La stirpe *Coryli* est certainement la plus embarrassante de toute la section *Vaginatae*. Elle rassemble des récoltes d'origines variées, tant arctiques que méditerranéennes, à peine distinctes dans nos analyses, ayant en commun une volve blanche, non ou très peu friable, et un chapeau de couleur gris-brun se décolorant plus ou moins rapidement (décoloration constatée pour nos récoltes françaises en maturité dépassée et pour toutes nos récoltes boréales ou alpines). Les types d'*Amanita cistetorum* et d'*Amanita coryli* se positionnent dans un même ensemble phylogénétique mal résolu par l'ITS. Dans ce clade nous possédons des « candidats » pour l'interprétation du nom *Amanita vaginata*, à travers des récoltes que nous estimons représentatives du concept classique : une amanite à volve blanche filamenteuse, vaginée, à spores sphériques et chapeau mamelonné, dont il nous reste à déterminer la répartition écologique et géographique. Il nous paraît toutefois prématuré de nous attaquer à cette stirpe, dont nous ne parvenons pas encore à cerner clairement toutes les composantes.

La stirpe *Lividopallescens* inclut l'espèce éponyme, révisée en profondeur par Vizzini et coll. (2013) et à laquelle nous synonymisons *Amanita malleata* (Bon) Contu grâce à l'obtention d'une séquence du lectotype de cette espèce « fantôme » ; celle-ci est désormais à considérer comme une simple forme à volve atypique de *A. lividopallescens*. On y compte également deux espèces asiatiques très proches, *A. chiui* et *A. griseofusca*. Nous n'incluons ici ni *A. crocea* ni *A. dryophila*, que nos analyses révèlent trop distantes des précédentes pour constituer une stirpe homogène, et dont la position est pour l'instant irrésolue au sein du « clade 5 ».

La stirpe *Mairei* se révèle complexe, en regroupant des espèces morphologiquement assez distinctes, mais très peu différentes génétiquement. Elle se divise en deux grands ensembles : *A. brunneofuliginea* (espèce acicole cosmopolite, à spores subglobuleuses et volve souvent piquetée de jaune, dans laquelle nous regroupons *A. ochraceomaculata* et *A. ochraceopallida* décrites d'Europe,

Amanita glarea décrite d'Asie, et *A. « subnigra »* d'Amérique du Nord) et l'ensemble constitué par *A. mairei* et *A. supravolvata* (pinicoles, à volve blanche et spores oblongues). Nos analyses distinguent *A. mairei*, méridionale, de *A. supravolvata*, atlantique et continentale, mais il existe sans doute d'autres taxons à isoler dans ce complexe. La forme des spores, subglobuleuses d'une part, elliptiques d'autre part, distingue bien les deux lignées. *Amanita mansehraensis* décrite récemment du Pakistan est très proche de *A. supravolvata*. On notera qu'*Amanita pini* incluait, d'après les paratypes que nous avons analysés (NEVILLE & POUMARAT, 2007), à la fois *A. supravolvata* et *A. brunneofuliginea*, ce qui explique le polymorphisme, tant morphologique que sporal, décrit en détail pour *A. pini* par ses auteurs.

Correspondance avec la littérature : subsect. *Vaginatae* ; stirpe *Crocea* Fraiture (*nom. inval.*) ; stirpe *Lividopallescens* Fraiture (*nom. inval.*) ; stirpe *Mairei* Fraiture (*nom inval.*), etc.

Espèces non classées. Si la majorité des espèces actuellement connues et documentées appartiennent à de grandes lignées bien individualisées, il existe dans le monde, en particulier en Asie orientale, de petites lignées plutôt anciennes qui suggèrent évidemment une origine est-asiatique de la section *Vaginatae*. Parmi elles, diverses espèces de description récente : *A. brunneosquamata*, *A. hamadae*, *Amanita olivaceofusca* et *A. retenta* ne trouvent pas leur place dans le découpage proposé ici. Il en va de même pour *A. friabilis* (stirpe *Friabilis* Tulloss, inéd., *www.amanitaceae.org*), seule espèce documentée pour l'Europe qui soit exclue des cinq clades décrits ci-dessus ; l'originalité de cette espèce s'affirme autant sur le plan morphologique que sur le plan écologique, par son voile parfaitement celluleux pulvérulent et sa liaison stricte avec les aulnes.

TAXINOMIE

Note préliminaire. Nous dénommons ici « amanites argentées » les espèces dont le revêtement piléique, en dessous d'un certain seuil d'imbibition, prend une brillance métallique dans les tons argentés. En général, au-delà de ce seuil, la brillance s'estompe, le champignon pouvant paraître alors simplement soyeux. La couleur du champignon imbu doit être notée car elle varie d'une espèce à l'autre.

Les amanites argentées ne forment pas une entité phylogénétique, mais appartiennent à plusieurs groupes distincts, comme on peut le constater sur l'arbre phylogénétique de la figure 3. Nous les retrouvons dans trois stirpes.

- La stirpe *Argentea* (inéd.), associée aux feuillus, à volve blanche assez épaisse, filamenteuse, à hyphes linéaires parallèles au pied, avec une quantité très faible voire nulle de sphérocystes, soit membraneuse (*Amanita argentea* et *A. huijsmanii*), soit friable (*A. electra*), aux spores elliptiques, au chapeau hémisphérique parfois largement mamelonné.

- La stirpe *Albogrisescens* (inéd.), associée aux feuillus, à volve blanche ou grisâtre, de type mixte, fragile ou non selon les espèces et les formes, au chapeau convexe-conique ou hémisphérique, parfois faiblement mamelonné, le gris souvent d'un aspect impur ou plombé.
- La stirpe *Mairei* Fraiture (inval.), regroupant des espèces des conifères à volve blanche, ou tachetée d'ocre ou entièrement ocracée, de type mixte, relativement membraneuse, au chapeau hémisphérique ou conico-convexe, papillé ou non.

Stirpe *Argentea* inéd.

La stirpe *Argentea* se divise en deux sous-stirpes, la première contenant *A. huijsmanii* et *A. electra*, la seconde comprenant *A. argentea* et des espèces asiatiques.

La différence entre *A. huijsmanii* et *A. electra* est bien nette : 18 inversions, 7 insertions, 1 suppression, soit une similarité de 95 % sur l'ITS.

Amanita huijsmanii et *A. argentea* sont bien plus distantes puisque le coefficient de similarité vaut 89 % avec 38 substitutions, 3 suppressions et 10 insertions sur l'ITS.

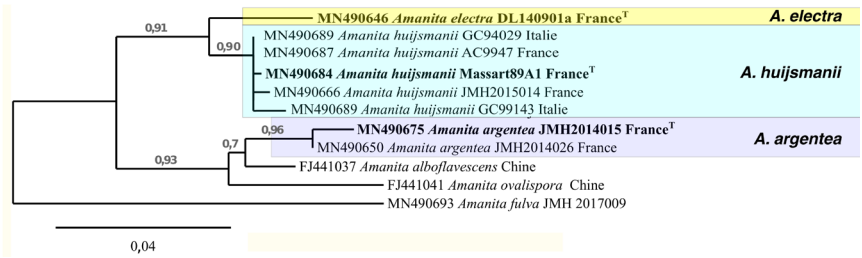

Fig. 5. — Reconstruction phylogénétique de la stirpe *Argentea* (séquences ITS).

Amanita argentea Huijsman

Bull. Soc. mycol. France, 75 (1), p. 14 (1959)

Récoltes étudiées. France : Lougres (Doubs), sous feuillus, le 7 août 1956, *leg*. H. J. S. Huijsman (herbier L, Huijsman 4320, holotype) ; Haute-Saône, forêt de Vacheresse, bois mixte de feuillus (chênes, charmes, frênes, noisetiers) et épicéas, le 3 octobre 2014, *leg*. J.-M. Hanss, JMH 2014015 (épitype, LIP 0001660) ; *idem*, le 26 octobre 2014, JMH 2014026 (topotype) ; Nord, Tilloy-lès-Marchienne, forêt domaniale de Marchienne, sous *Quercus robur* et *Corylus avellanea* sur sol acide, le 10 septembre 2017, *leg*. P.-A. Moreau et S. Welti, PAM17091001 (LIP 0401329).

Épitype. L'holotype de *A. argentea* n'ayant pas pu être séquencé malgré des efforts répétés, nous désignons ici comme épitype la récolte Hanss JHM2014015 (LIP 0001660), conforme à notre révision du matériel de Huijsman (MycoBank MBT390290).

Description macroscopique (fig. 6 à 8)

Chapeau de 3,3–8 cm de diamètre, hémisphérique à convexe-plan sans mamelon, strié à la marge sur 1 cm environ (soit un tiers du rayon) ; cuticule sèche, mais visqueuse à l'humidification, brillante, uniforme, de couleur argentée très brillante, à l'état imbu la brillance fait place à un aspect satiné gris, moyennement clair.

Pied de 90 × 10–18 mm, droit, blanc, couvert d'une pruine blanche dans sa moitié supérieure.

Volve membraneuse en sac à deux lobes (type IV), haute de 5 cm sur les deux spécimens examinés, épaisse de 1 à 2 mm, blanche avec quelques points de rouille sur un exemplaire.

Lames blanches, libres, ascendantes, à arête faiblement crénelée, blanche.

Chair blanche. Odeur non perçue.

Description microscopique

Spores (sur 20 spores) : 10–13 × 8–11 µm, L_{moy} = 11,42 µm, l_{moy} = 8,97 µm, Q_{moy} = 1,27 sur JMH2014015, Q_{moy} = 1,32 sur Huijsman 4320 ; de profil largement ovale, assez régulier, avec une guttule, parfois davantage. **Basides :** 40–60 × 10–13 µm très majoritairement tétrasporiques.

Lames. Médiostrate large d'environ la moitié de la trame, formé d'hyphes filamenteuses de l'ordre de 5 µm de diamètre, mélangées à des articles physaloïdes ovoïdes à largement cylindriques, atteignant 30 × 70 µm, formant parfois des chaînes de quelques éléments, et d'hyphes oléifères assez nombreuses. **Hyménopode** de même nature, à acrophysalides renflées divergeant d'un angle variable pouvant presque atteindre 90°, peu nombreuses, mélangées à des éléments parallèles ou celluleux ; on pourrait presque considérer qu'il n'y a pas d'hyménopode, étant donné le faible nombre de cellules divergentes. **Sous-hyménium** rameux ; les basides sont fixées sur des éléments cylindriques assez courts, en profondeur à éléments celluleux, × 10–15 µm, rapidement mélangés à des éléments plus volumineux, jusqu'à × 40 µm. **Arête** des lames abondamment recouverte de sphérocystes.

Volve. Sur JMH2014015 (épitype) : formée majoritairement d'hyphes filamenteuses fortement tressées, mais linéaires dans le sens vertical, strictement filamenteuse sur la moitié externe, sur l'interne avec des sphérocystes et des cellules renflées ovoïdes, mais en proportions très modérées et non contournées d'hyphes. Sur Huijsman 4320 (holotype) : majoritairement filamenteuse comme

Fig. 6. — *Amanita argentea*. Épitype, herb. LIP 0001660, réc. J.-M. Hanss JMH2014015 (photographie : J.-M. Hanss).

Fig. 7. — *Amanita argentea*. Herbier P.-A. Moreau, réc. PAM17091001 (photographies : P.-A. Moreau).

précédemment avec quelques hyphes croisées, à sphérocystes moins nombreux, cylindrocystes plus nombreux ; surface extérieure légèrement gélifiée. Dans les deux exemplaires, quelques hyphes oléifères observées.

Fig. 8. — *Amanita argentea*. Herbier Huijsman 4320 L, holotype (photogr. : J.-M. Hanss).

Revêtement piléique gélifié, épais jusqu'à 100 µm, à hyphes longues et fines, de 2 à 3 µm d'épaisseur, parallèles. Hypoderme peu différencé.

Chair du chapeau. Sous le revêtement piléique, hyphes filamenteuses de × 5–10 µm, longues et emmêlées, et acrophysalides en forme de vessie, à paroi fine, les plus grandes mesurant 130 × 40 µm, certaines, de forme plus allongée, 140 × 25 µm. Présence d'hyphes oléifères, à contenu grisâtre dans le rouge Congo SDS.

Observations

Amanita argentea est une espèce très méconnue, à laquelle son concepteur lui-même (Huijsman, 1959) rapportait des récoltes envoyées par feu Francis Massart qui les distingua plus tard sous le nom d'*Amanita huijsmanii* (Massart & Rouzeau,

1990). Il existe en effet, dans l'herbier Huijsman (L), plusieurs récoltes sous le nom de *A. argentea* que nous avons étudiées ; malheureusement, l'holotype, tout à fait conforme à la description originale, n'a pas pu être séquencé. Une autre récolte est moléculairement identifiée à *A. huijsmanii*, décrite ci-après et qui possède une volve courte de type II. Il est vrai que les différences morphologiques distinguant *A. argentea* de *A. huijsmanii* sont assez subtiles et qu'il revient à F. Massart de les avoir soulignées.

Le port de *A. argentea* tel que le représente Huijsman, ainsi que celui de l'épitype que nous désignons ici, est assez trapu avec un pied épais de longueur ne dépassant généralement pas de beaucoup le diamètre du chapeau. Depuis, nous avons pu observer des échantillons nettement plus grêles, mais génétiquement identiques à notre récolte épitype. L'espèce est caractérisée par une volve épaisse, de texture rigide, en forme de sac, haute de 5 cm sur tous les échantillons examinés par nous, à l'exception de la récolte PAM17091001, de petite taille. Nous ne comptons pas les lobes, plus ou moins nombreux, trois chez l'holotype (Huijsman, 1959 ; Fraiture, 1993).

Deux caractères nous font interpréter nos récoltes comme conspécifiques à l'holotype d'*Amanita argentea :*

- la forme de la volve, épaisse, haute, en sac (petite volve de type II ou volve vaginée plus longue et assez mince de type III chez *A. huijsmanii*) ;
- la trame des lames.

Ces deux paramètres, assez proches pour ces échantillons, sont différents de ceux que nous avons observés chez *A. huijsmanii*.

L'espèce semble être liée aux feuillus. D'autres récoltes seront nécessaires pour préciser l'écologie plus finement. Nous avons trouvé nos récoltes de Haute-Saône au pied d'une colline boisée, exposée au nord, à côté d'un petit ruisseau, en forêt mixte, à égale distance de feuillus (chênes, charmes, frênes, noisetiers) et d'épicéas, et la récolte des Hauts-de-France sous chênes et noisetiers en terrain acide.

Amanita huijsmanii F. Massart et Rouzeau
Bull. Soc. linn. Bordeaux, 17 (3), p. 159 (1990)

Récoltes examinées. Espagne : Andalousie, Galaroza, sous *Quercus ilex* et *Castanea sativa*, *leg*. A. Gasch Illescas, le 17 octobre 2018, herbier PAM18101702 (LIP) ; *idem*, le 1er novembre 2018, herb. PAM18110101 (LIP). France, Gironde, Saint-Vivien-de-Monségur, bois de la Route des Crêtes, le 25 août 1989, herb. F. Massart nº 89010, holotype (LIP) ; Haute-Saône, forêt de Betoncourt-Saint-Pancras, bois humide de feuillus (chênes, charmes, hêtres), sur un talus au sol lourd, le 8 octobre 2015, *leg*. Société mycologique de Luxeuil et environs, herb. J.-M. Hanss JMH201501 ; Haut-Rhin, *leg*. D. Fischer, forêt de la Hardt, Petit-Landau, sous chênes et charmes, 20 juin 2018, herb. JMH2018003 ; Seine-et-Marne, forêt de Villefermoy, sous chênes, le 15 juillet 2017, F. Valade, herb. pers. F. Valade P7151148a (JHM2017003) ; *idem*, *leg*. A. Champagne, herb. pers. A. Champagne 9947.

Fig. 9. — *Amanita huijsmanii*. Herbier J.-M. Hanss, réc. JMH2015014 (photographie : J.-M. Hanss).

Fig. 10. — *Amanita huijsmanii*. Herbier A. Champagne, exsiccat n° 9947 (photographie : A. Champagne).

Italie, Emilia-Romagna, Monterenzio (Bologna), 1994, sous *Quercus pubescens* et *Q. cerris*, *leg*. G. Consiglio, herb. GC94029 ; *id*., 1999, *leg*. G. Consiglio, herb. GC 99143.

Description macroscopique (JHM 2015014)

Chapeau de 4 cm de diamètre, convexe, nettement mamelonné, lisse, soyeux, gris clair lumineux, brillant argenté sur le sec, strié assez finement sur 8 mm, avec quelques plaques de voile au sommet.

Fig. 11. — *Amanita huijsmanii*. Récolte JMH2015014. Coupe de lame faiblement réhydratée (photograhie : J.-M. Hanss).

Pied cylindrique, 7 × 1,2 cm, quasiment lisse, blanc pur.

Volve haute de 2 cm, de type II, libre sur 8 mm, épaisse de 1,5 mm, souple mais néanmoins membraneuse, blanche. Elle est maculée de terre argileuse d'où des taches brun-jaune par endroits.

Lames larges de 5 mm au plus, assez serrées, très finement serrulées, blanches.

Chair assez épaisse dans le chapeau, pleine dans le pied avec une partie creuse dans le bas, essentiellement blanche, grise sous le sommet du chapeau, gris-brun dans l'extrême base du pied. Odeur faible de type fruité. Phénol brun-rouge sur la chair.

Description microscopique

Revêtement piléique peu épais, peu gélifié, d'hyphes longues et minces, de 2–5 µm d'épaisseur. Hypoderme d'hyphes cylindriques allongées, plus épaisses que les précédentes (atteignant × 10 µm). Chair à éléments un peu plus gros. Acrophysalides cylindriques à fusiformes, 90 × 12–25 µm au voisinage de l'hypoderme, puis jusqu'à 100 × 30 µm.

Spores de profil largement ovale, 9–11 × 8–9 µm, $L_{moy} = 9{,}9$ µm, $l_{moy} = 8{,}4$ µm, $Q_{moy} = 1{,}18$.

Basides mûres nettement clavées, 15–17 × 50–62 µm, tétrasporiques.

Lames (fig. 11)**. Cellules marginales** sphéropédonculées à ampullacées, ayant par exemple 16–34 × 30–60 µm. **Trame** des lames bilatérale, à médiostrate assez mince, ne dépassant pas le huitième de la largeur de la trame ; médiostrate formé d'un faisceau d'hyphes filamenteuses qui contient des éléments renflés

parallèles, difficile à distinguer de l'hyménopode par rapport au commencement de la divergence des articles physaloïdes ; l'**hyménopode** forme la majeure partie de la trame, à divergence d'abord faible, puis augmentant en s'éloignant du médiostrate ; même composition que le médiostrate, hyphes filamenteuses de × 4–5 µm mélangées à de nombreux éléments renflés, cylindriques ou fusiformes très variables, intercalaires ou terminaux, les plus gros articles mesurant 20–30 × 60 µm dans le sens de la ligne de divergence, et quelques gros articles celluleux épars. **Sous-hyménium** d'articles courts, plus ou moins cylindriques, de 5–15 × 5 µm, souvent en chaînes de quelques éléments.

Volve formée très majoritairement d'hyphes filamenteuses linéaires parallèles au pied, fortement tressées, formant par endroits des faisceaux difficiles à dissocier, épaisses d'environ 4–6 µm, jusqu'à 10 µm pour les plus épaisses. Quelques rares sphérocystes et cylindrocystes, parfois très allongés, mesurant par exemple 20 × 150 µm. Rares hyphes oléifères.

Discussion

Le matériel-type d'*Amanita huijsmanii* était constitué à l'origine de deux éléments (indiqués « 89A1 » et « 89A2 » dans la diagnose originelle ; Massart & Rouzeau, 1990), récoltés le même jour au même endroit (25 août 1989, Saint-Vivien-de-Monségur). Un demi-exemplaire en bon état se trouve dans l'herbier Marcel Bon (LIP), sous le numéro 89A1. Un autre demi-exemplaire (plus endommagé) fut légué personnellement à l'un de nous (P.-A. M.) par F. Massart peu avant son décès ; l'étiquette porte le numéro 89010, et elle est accompagnée d'un petit texte humoristique confirmant l'authenticité de la récolte :

> « Je suis "l'holotype" d'une amanite baptisée *A. huijsmanii* par un duo de mycophiles en mal de célébrité. Depuis ma capture j'ai beaucoup voyagé et subi pas mal d'épreuves, j'ai été manipulé (torturé !) par, outre mes « découvreurs », des olibrius de nationalités diverses[1]. Je n'ai pas toujours été traité avec les égards dus à une V.I.P. S.V.P. ménagez mes restes, merci d'avance[2]. »

Nous avons (respectueusement) séquencé les deux récoltes, et nous les avons trouvées identiques par leurs séquences ITS. Elles nous semblent correspondre à deux moitiés du même spécimen, représentant la forme « A » illustrée par les auteurs, d'après la silhouette des exsiccats.

La première récolte illustrée ici (fig. 9) a une volve de type II et un chapeau nettement mamelonné, ce qui correspond à cette forme A du dessin de F. Massart (fig. 12 du présent article). Nous présentons aussi (fig. 10) une récolte de la forme « B » de Massart, avec une volve nettement plus engainante, plus haute, vaginée, un chapeau quasiment non mamelonné et un port plus élancé (récolte

---

[1] Nous omettons ici volontairement la liste des « olibrius » cités.

[2] Peut-être : « avec les égards dus à une V.I.P., s'il vous plaît [S.V.P.] ménagez mes restes, etc. » ? N. D. L. R.

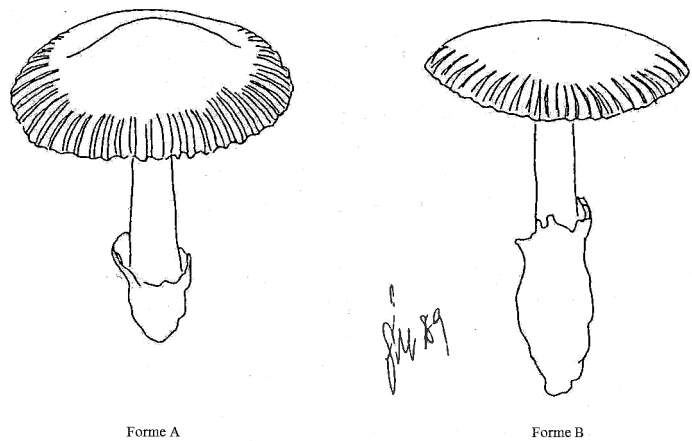

Fig. 12. — Dessins de F. Massart montrant les deux formes de *A. huijsmanii* ; publié dans le protologue (MASSART & ROUZEAU, 1990, p. 161 ; dessins reproduits avec l'aimable autorisation de M^me^ Massart).

de A. Champagne). Nous avons encore séquencé une récolte à chapeau non mamelonné et volve de type II (récolte de F. Valade, P7151148a), sous chênes comme la précédente, qui ressemble beaucoup à *A. argentea*. Comme pour cette dernière, le pied peut n'être que faiblement supérieur au diamètre du chapeau (ouvert) et, comme cette dernière, la volve est composée très majoritairement de filaments linéaires. Mais chez *A. huijsmanii* on peut trouver aussi des récoltes à port plus élancé. Sur la récolte JMH 2015014, étudiée ici (fig. 9), le Q_{moy} des spores est de 1,18 alors que R. Tulloss signale un Q_{moy} de 1,30 sur l'holotype (TULLOSS, 1994). Pour ce taxon, le Q_{moy} présente une importante variabilité.

Nous résumons la variabilité de *A. huijsmanii* aujourd'hui constatée :

— le port assez trapu ou plus élancé ;

— le chapeau mamelonné ou non ;

— la volve, souvent de type II, peut aussi être assez hautement et lâchement vaginée, de type III ;

— le Q_{moy} des spores de 1,19 à 1,30.

Parmi les différences par rapport à *A. argentea*, MASSART & ROUZEAU (1989) indiquent une taille plus modeste, une volve plus mince, sans limbe interne, un chapeau plus sec, un revêtement piléique d'un aspect particulier, « d'une magnifique couleur gris métallisé plus ou moins foncé suivant les spécimens mais très différente de celle des autres composants de la section *Vaginatae* (*Amanita vaginata* et var., *A. mairei*, *A. argentea*) ». En effet, la couleur à l'imbibition

est d'un gris assez lumineux, alors que celui de *A. argentea* est plus terne. Par deux fois, nous avons observé sur le frais un reflet jaune citron : récolte de F. Valade P7151148a et récolte de D. Fischer JMH2018003. Quant aux couleurs plus sombres évoquées par Massart et Rouzeau, elles nous évoquent davantage *A. alseides* (ci-après), pouvant rappeler morphologiquement *A. huijsmanii* et peut-être confondue avec elle. Dès qu'il commence à sécher, le chapeau de *A. huijsmanii* prend une couleur argentée proche de celle de *A. argentea*.

Nous pensons que la volve est un bon élément de différenciation. Celle de *A. argentea* est plus épaisse, plus rigide, parfaitement lisse, plus haute, de type IV, avec deux ou trois lobes comme l'a expliqué Huijsman (1959). Elle comprend un limbe interne, absent chez *A. huijsmanii*. La microscopie de la trame des lames est un élément important : *A. huijsmanii* possède des acrophysalides plus en profondeur vers l'axe, très longues et plus nombreuses, ce qui donne à la trame un aspect nettement divergent.

Ce caractère peut facilement être vérifié sur des exemplaires frais : sur *A. huijsmanii* on observe des acrophysalides très longues et nombreuses dans la trame des lames, alors que sur *A. argentea* on ne distingue que quelques articles physaloïdes épars, plus ou moins sphériques ou « patatoïdes ».

Amanita electra Hanss, *sp. nov.*

MycoBank MB834003

Étymologie : *electrus*, adjectif de première classe signifiant « fait d'électrum », ici accordé au féminin avec le nom du genre *Amanita*, l'électrum, dans l'acception où nous le prenons, étant un alliage naturel d'argent et d'or en proportions variables. Il pouvait contenir beaucoup d'argent comme l'« électrum » de notre champignon.

Diagnose :

Ab Amanita argentea differt pileo parabolico obtuso cum striis marginalibus altis atque laxis, primum obscuro deinde argenteo et aureo colore in senectute evanescenti suffuso ; volva fragillima, fibrosa-gossypina, alba, ex acrophysalidibus cylindricis circiter 300 µm longis, axialiter dispositis constituta.

Holotypus : *Francia, Manche, Saint-Joseph, leg. D. Lucas, 01/09/2014, in prato sub quercubus, herb. LIP 0001669 ; isotypus in herbario J.-M. Hanss n° JMH2017020.*

Récoltes examinées. France : Manche, Saint-Joseph, *leg.* D. Lucas, le 1er septembre 2014, dans une prairie, près de chênes, n° DL 140901a, conservé dans l'herbier Hanss sous le numéro JMH2017020 (isotype) et 0001669 dans l'herbier LIP (holotype).

Description macroscopique (fig. 13 et 14)

Chapeau campanulé quand il est très jeune, puis convexe, mamelonné, pour s'aplanir avec un petit mamelon bas, sans restes de voile, 6–10 cm. Revêtement gris-brun foncé sur le primordium, passant brièvement par beige pour devenir

soyeux à brillant, gris argenté avec une nuance dorée uniforme (d'où le nom). À maturité, l'« or » s'estompe progressivement. À l'état imbu, la couleur est gris souris. Stries marginales profondes et espacées. **Lames** blanches, à arête serrulée blanche, assez serrées, avec très peu de lamellules. **Pied** de 7–12 × 1–2 cm, parfaitement lisse, s'élargissant légèrement vers la base, blanc, pouvant grisonner faiblement avec l'âge. **Volve** haute de 4 cm sur l'exemplaire étudié, appliquée contre le pied sur 2 à 3 cm à la base, puis s'évasant faiblement au sommet, assez épaisse, mais très fragile, d'une consistance feutrée-ouateuse, blanche. Le fait de la sortir de terre, même précautionneusement, occasionne généralement des déchirures irrégulières.

Revêtement piléique gélifié, à couche de gélin épaisse d'environ 30–50 µm parcourue par quelques fines hyphes de 3 µm d'épaisseur, surmontant un hypoderme épais de 50–70 µm constitué d'hyphes longues, épaisses de 5 µm, parallèles, tressées en torsades difficiles à dissocier.

Spores largement ellipsoïdales à ellipsoïdales, de dimensions et de forme assez régulières, mesurant 11–13 × 8–10,5 µm, de dimensions moyennes 12,15 × 8,85 µm avec Q_{moy} = 1,36 (mesures de J.-M. Hanss), ou 12,5 × 9,1 µm avec Q_{moy} = 1,38 (mesures de D. Lucas).

Basides en général tétrasporiques, capitées, longuement effilées vers la base, de 60–80 × 15–20 µm.

Microscopie des lames :

Trame obscurément bilatérale parce que presque entièrement constituée du médiostrate, qui est compact, essentiellement composé d'articles physaloïdes terminaux ou intercalaires, de toutes formes, piriformes, en vessie, ovales, celluleux ou allongés-cylindriques, les plus grands mesurant 60 × 15–25 µm, mêlés à des hyphes filamenteuses larges de 2–5 µm. Pas d'hyphes oléifères observées. **Sous-hyménium** difficile à observer sur cet échantillon, rameux de type 1, avec cellule sous-hyméniale à une ou deux basides, puis à chaîne de quelques éléments de 15 à 20 µm.

Cellules marginales. Nous n'avons trouvé que deux cellules marginales sur 1 cm de lame. L'arête des lames semble être collapsée. Ce caractère devra être précisé sur de nouvelles récoltes.

Volve. Structure originale constituée d'éléments linéaires, non emmêlés, parallèles au pied, formés d'acrophysalides cylindriques longues d'environ 300 µm, au départ larges de 5–6 µm, puis s'élargissant rapidement à 10–20 µm, pouvant atteindre 30 voire 40 µm au sommet pour les plus grosses, formant des « lanières » arrondies à leur extrémité. Elles sont reliées à des articles étroits de 3–5 µm de diamètre. Cette disposition explique la faible résistance mécanique de la volve, malgré l'absence de sphérocystes. Quelques rares hyphes oléifères observées.

Fig. 13. — *Amanita electra*. Herbier D. Lucas, récolte n° 140901a ; herbier J.-M. Hanss : JMH2017020 (photographie : D. Lucas.)

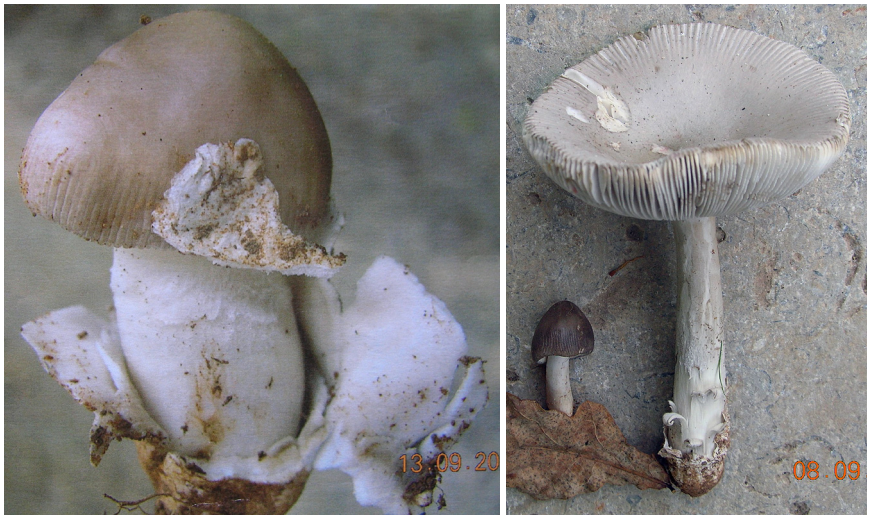

Fig. 14. — *Amanita electra*. Herbier D. Lucas, réc. 140901a (herb. J.-M. Hanss : JMH 2017020). (photographie : D. Lucas).

Discussion.

L'espèce décrite ici est définie par de nombreux caractères qui nous permettent de la considérer comme nouvelle, bien que cette unique récolte (d'autres récoltes antérieures, observées et photographiées par le récolteur, D. Lucas, sur la même station, n'ayant pas été conservées) n'ait pas permis de décrire l'arête des lames avec la précision souhaitée et que la séquence obtenue soit de qualité moyenne. Sur l'arbre phylogénétique (fig. 3), elle est voisine et proche de *A. huijsmanii*. Morphologiquement elle ne peut être confondue ni avec cette dernière ni avec *A. argentea* : à l'état imbu elle est d'un gris plus sombre que chez ces deux espèces.

La microscopie de la volve, constituée d'articles physaloïdes parallèles à la trame du pied, suffit à la distinguer des deux précédentes, à volve presque entièrement formée d'hyphes filamenteuses grêles. La différence d'aspect entre les très jeunes sujets et les carpophores développés, la couleur argent mêlée d'or et l'hypoderme d'hyphes tressées sont également remarquables.

La récolte provient d'une prairie thermophile à proximité de chênes, milieu favorable à de nombreuses espèces de *Vaginatae*.

Stirpe *Albogrisescens* inéd.

Reconnaissance moléculaire : *Amanita albogrisescens, A. alseides* et *A. griseo-umbonata* sont trois espèces sœurs bien différenciées par leur ITS. *Amanita albo-*

grisescens et *A. alseides* diffèrent par 9 inversions et 12 insertions ou suppressions, soit une similarité de 95 % sur l'ITS ; *A. albogrisescens* et *A. griseoumbonata* diffèrent par 12 inversions et 9 insertions ou suppressions, soit une similarité de 94,9 % ; *A. alseides* et *A. griseoumbonata* diffèrent par 8 inversions et 11 insertions ou suppressions, soit une similarité de 95,4 % sur l'ITS.

Amanita shennongjiana, que nous synonymisons à *A. albogrisescens*, diffère de la récolte MC071002 de M. Contu que nous considérons comme la référence par deux inversions. Elle diffère par deux insertions et une inversion de notre récolte JMH2017014. L'analyse phylogénétique n'accorde pas de signification statistique à ces différences sur la séquence ITS.

Amanita basiana et *A. variicolor* forment une sous-stirpe nettement séparée des espèces précédentes.

Amanita basiana a une similarité de 89 % avec *A. alseides*, 30 substitutions et 28 insertions ou suppressions sur l'ITS.

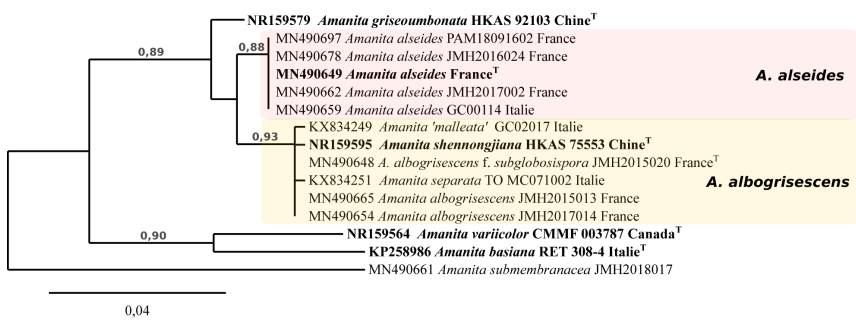

Fig. 15. — Reconstruction phylogénétique de la stirpe *Albogrisescens* (séquences ITS)**.**

Amanita alseides Hanss, *sp. nov.*

MycoBank MB834005

Étymologie. — Du grec *Alseides*, Alséide étant la nymphe des campagnes et des bois dans la mythologie grecque.

Diagnose. — *Ab Amanita huijsmanii differt statura graciliore, pileo dilute griseo, medio griseo vel plumbeo, saepe brunneo colore suffuso, rarius disco brunneo, atque velo primario albo grisescenti vel distincte griseo, volva fragiliore, vaginata, generis mixti, ex elementis intermixtis cum numerosis hyphis physaloidibus a filamentis contortis circumcinctis constituta.* ***Holotypus :*** *Francia, Haute-Saône, forêt de Dampvalley-Saint-Pancras, in nemore frondoso mixto, leg. Société mycologique de Luxeuil et environs, 19/10/2015, herb. LIP 0001661; isotypus in herbario JMH 2015021.*

Récoltes examinées. France : Haute-Saône, forêt de Dampvalley-Saint-Pancras, taillis de feuillus mêlés, *leg*. Société mycologique de Luxeuil et environs, le 19 octobre 2015, herb. JMH 2015021 et LIP0001661 (holotype) ; *idem, leg*. Société mycologique de Luxeuil et environs, le 10 octobre 2016, herb. JMH 2016024, topotype ; Île-de-France, le 17 juillet 2017, *leg*. R. Chalange, herb. JMH2017002 ; Pas-de-Calais, Baincthun, forêt domaniale de Boulogne-sur-Mer, chênaie-charmaie argilocalcaire, le 16 septembre 2018, *leg*. J.-L. Lefèvre, herb. P.-A. Moreau 18091602 (LIP 0401466). Italie : Sardaigne, Calangianus (Olbia-Tempio), dans un bois de chênes-lièges *(Quercus suber)*, le 30 octobre 2000, *leg*. G. Consiglio et M. Contu, herb. GC00114.

Description macroscopique (fig. 16)

(Récoltes JMH2015021, JMH2016024, JMH2017002, PAM18091101)

Chapeau hémisphérique, convexe puis plan-convexe avec l'âge, avec parfois un ombon large et peu proéminent, de 3–5 cm de diamètre, parfois jusqu'à 7 cm, à stries longues et espacées, gris clair, gris moyen à gris plombé selon les récoltes, le gris pouvant ou non être nuancé de brun, le centre parfois légèrement plus sombre ou alors nettement brun (récolte J.-L. Lefèvre). Dans ce cas, la couleur brune s'étend jusqu'à recouvrir l'ensemble du chapeau à maturité dépassée (récolte R. Chalange). Au séchage, net reflet métallique même sur les exemplaires bruns. Le chapeau est fréquemment couvert d'un lambeau de voile.

Pied subcylindrique, s'élargissant faiblement vers le bas, lisse, 50 × 5–7 mm, plus rarement d'une longueur atteignant 10 cm, blanc, grisonnant à la manipulation.

Volve de type III, vaginée, engainante, de constitution feutrée-serrée, parfois de type I, blanchâtre avec lobes supérieurs grisâtres sur la récolte JHM 2016024, extérieurement faiblement grisâtre sur la récolte JMH2015021, franchement grise sur la récolte PAM18091101, souple, peu résistante au déchirement.

Lames peu larges, peu serrées, blanches, grisonnantes sur JMH2016024 ; arête blanche floconneuse, non brunissante.

Description microscopique

Cellules marginales sphériques à piriformes, jusqu'à 35 µm d'épaisseur, nombreuses, rendant l'arête stérile.

Revêtement piléique gélifié d'environ 150 µm d'épaisseur, constitué d'articles longs et fins de 3 à 4 µm d'épaisseur. La chair sous le revêtement piléique est constituée d'articles plus épais, de 5–6 µm, avec de nombreuses acrophysalides vers 30–40 × 20 µm.

Spores (fig. 16) de subglobuleuses à pruniformes, 9–12 × 8–11 × (8) 9–10 (13) µm, L_{moy} = 11 µm, l_{moy} = 9,8 µm, Q_{moy} = 1,12.

Basides matures clavées, nettement étirées, 67–80 × 14–19 µm. Stérigmates vers 5 µm de longueur.

Fig. 16. — *Amanita alseides*. En haut, à gauche, holotype, J.-M. Hanss, récolte JMH 2015021 (photographie : J.-M. Hanss). **En haut, à droite,** récolte PAM18091101, herbier P.-A. Moreau (photographie : P.-A. Moreau). **En bas,** réc. JMH2016024, herbier J.-M. Hanss, spores et carpophores (photographies : J.-M. Hanss).

Trame des lames bilatérale, constituée en majorité d'articles physaloïdes celluleux ou ovales, sans séparation nette entre le médiostrate et l'hyménopode. Pas d'hyphes oléifères observées. Médiostrate à articles filamenteux de 2–5 µm d'épaisseur en mélange avec des articles fusiformes intercalaires et des éléments

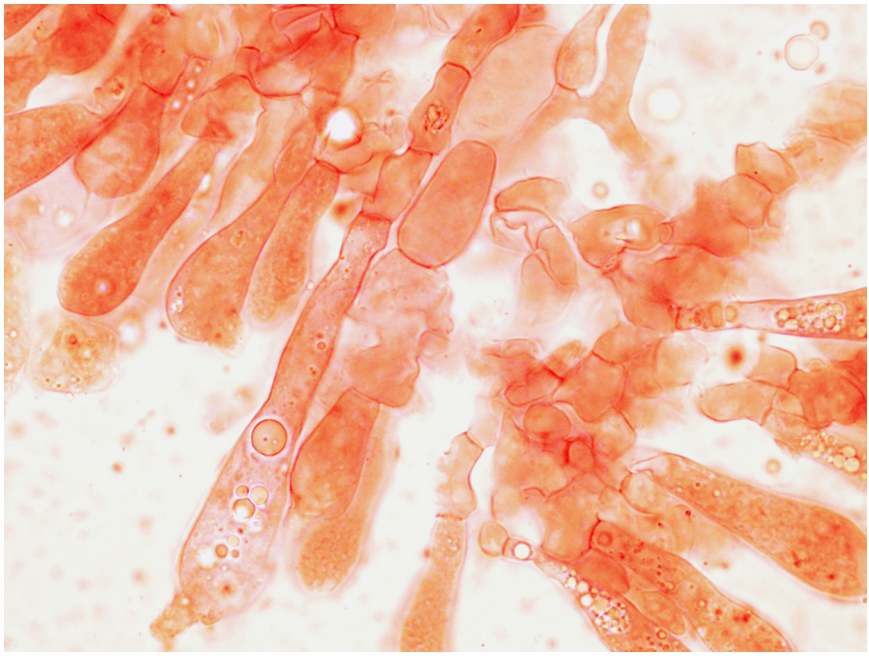

Fig. 17. — *Amanita alseides*, détail du sous-hyménium (photographie : J.-M. Hanss).

renflés du même type que ceux de l'hyménopode. Il ne dépasse pas le cinquième des articles de la trame. L'hyménopode constitue la majeure partie de la trame ; articles ovales jusqu'à 70–80 × 30 µm divergeant de façon non ordonnée. L'angle moyen est généralement faible vers le médiostrate (quelques exceptions allant jusqu'à 45°) et droit à l'approche du sous-hyménium. Nombreux articles celluleux vers × 40 µm. Hyphes filamenteuses peu nombreuses.

Sous-hyménium (fig. 17) principalement rameux, parfois rameux-renflé pour les jeunes basides, à articles de × 10–15 µm sur deux à trois épaisseurs.

Volve homogène sur toute son épaisseur, sans pigment brun, constituée de sphérocystes nombreux, hyalins, de fort diamètre (35–80 µm), mêlés à des articles filamenteux, ceux-ci fortement contournés autour des sphérocystes, de largeur moyenne vers 3 µm.

Remarque. Il s'agit d'une espèce des feuillus petite à moyenne, assez fréquente, avec un port du groupe *argentea–huijsmanii*, mais toutefois à pied plus grêle, à chapeau assez longtemps arrondi, non ou faiblement mamelonné. Elle s'en différencie par le voile primaire mixte à articles contournés, à forte proportion de sphérocystes. Le grisonnement de la surface externe du voile général pourrait faire penser au groupe de *A. submembranacea*, qui a toutefois

les spores sphériques, un pigment brun dans le voile primaire, une disposition et une composition différentes des éléments du voile primaire ainsi qu'un port différent. On remarque que le grisonnement s'étend aux lames, rapidement après la cueillette ou sur les spécimens vétustes.

Si nos trois premières récoltes de *A. alseides* étaient de couleur grise, la récolte PAM18091602 est nettement brune au disque, et la récolte JMH2017002, en maturité avancée, est entièrement brune. L'ITS de ces deux récoltes à chapeau partiellement ou entièrement brun diffère des séquences des précédentes par une insertion.

Amanita alseides semble assez fréquente ; nous pensons l'avoir observée à diverses reprises avant d'y prêter attention. Elle a sans doute été jusqu'à présent confondue avec d'autres espèces grises, par exemple *A. argentea*, *A. huijsmanii* ou des formes attribuées à *A. vaginata*. En prêtant attention à la couleur et à la consistance du voile général, *A. alseides* ne devrait pas poser de problèmes de détermination.

Amanita albogrisescens Contu

Boll. Assoc. micol. ecol. Romana, 46 (1), p. 8 (1999, publié en 2000)

Synonymes : *Amanita separata* Contu, *Micol. Veget. Medit.*, 13 (2), p. 162, 1999, *nom. illeg.* (non *Amanita separata* (L.) Delarbre, dans *Flore d'Auvergne*, seconde édition, seconde partie, p. 868, 1800, syn. *Panaeolus semiovatus* (Sow.) S. Lundell et Nannf.). *Amanita pseudolactea* Contu ex Contu, *Boll. Acc. Gioenia Sc. Nat.,* 32 (356), p. 24, 2001 (« 1999 »). *Amanita shennongjiana* Y. Y. Cui, Q. Cai et Zhu L. Yang, dans Y. Y. Cui, Q. Cai, L.-P. Tang, J.-W. Liu & Z.-L. Yang, *Fungal Div.*, 91, p. 97, 2018.

Cette espèce est plus connue sous le nom d'*Amanita separata*, dont l'homonymie avec *A. separata* (L.) Delarbre était jusqu'ici passée inaperçue (M. Contu, comm. pers.). Il s'agit d'une espèce des feuillus, trouvée d'abord en Italie et en Espagne, et sans doute répandue dans toute l'Europe tempérée. Elle a généralement une couleur sombre, bistre-brun foncé sur le jeune carpophore, qui tend ensuite à pâlir en gris cendré ou gris perle chez le carpophore mature, aspect sous lequel Contu (1999c) l'a décrite sous le nom de *A. separata*. Elle peut également rester brune sans pâlir comme nous l'avons constaté sur une récolte de G. Consiglio et sur une récolte personnelle (fig. 18). C'est le nom *A. albogrisescens*, basé sur une récolte pâle à spores plus courtes, qui est désormais prioritaire.

Il faut lui rattacher *Amanita pseudolactea* Contu, forme albinique révélée conspécifique par le séquençage du type, que nous n'avons pas analysée nous-mêmes (M. Contu et A. Vizzini, comm. pers.).

Nous mentionnerons également ici une autre variante distinguée par Contu (1999c, 2007), la var. *cinereifolia*, à lames grises dès l'origine, ainsi que deux

Fig. 18. — *Amanita albogrisescens*. Herbier G. Consiglio, réc. GC02017 (photographie : G. Consiglio).

récoltes que nous nommons f. *subglobispora*, forme extrême à spores subglobuleuses.

Le polymorphisme de *A. albogrisescens*, dont les couleurs varient considérablement, ainsi que l'étirement des spores (la description originale de *A. separata* mentionne des spores à quotient de 1,5, mais de 1,2–1,3 pour *A. albogrisescens*), est comparable à celui de *A. lividopallescens* (Vizzini et coll., 2016). La stature forte et élancée, les spores ellipsoïdales, la texture presque entièrement filamenteuse du voile primaire sont quelques-unes des caractéristiques des formes jusqu'alors connues de cette espèce. Nous présentons ci-dessous une forme à spores subglobuleuses, et nous connaissons une forme encore inédite à voile primaire mixte, à forte proportion de sphérocystes. Nous avons également des récoltes miniatures de ce taxon que nous présenterons plus tard. L'arête des lames de *A. albogrisescens* est recouverte de nombreuses cellules marginales, autre critère de différenciation avec *A. lividopallescens* dont l'arête est fertile.

Amanita albogrisescens* f. *pseudolactea (Contu) Hanss, *comb. nov.*

MycoBank MB834047

Basionyme : *Amanita pseudolactea* Contu, dans *Boll. Acc. Gioenia Sc. Nat.,* 32 (356), p. 24 (1999, publié en 2001).

Amanita albogrisescens* f. *separata Contu ex Hanss, *nom. et stat. nov.*

MycoBank MB834035

Basionyme : *Amanita separata* Contu, *Micol. Veget. Medit.*, 13 (2), p. 162 (1999), *nom. illeg.*

Amanita albogrisescens* f. *cinereifolia (Contu) Hanss, *comb. nov.*
MycoBank MB834007

Basionyme : *Amanita separata* var. *cinereifolia* Contu, dans *Boll. Assoc. micol. ecol. Romana*, 72, p. 6 (2007).

Éléments de la description originale :

« Chapeau jusqu'à 8 cm, peu charnu, convexe-conique puis aplani avec un mamelon bas, avec peu ou pas de restes de voile. Revêtement piléique gris argenté à gris de plomb, marge longuement striée-pectinée.

« Lames typiquement gris cendré ou nettement grises. Pied 6–9 × 0,8–1,5 cm sur le type, blanc, strié de bandelettes concolores au chapeau.

« Volve membraneuse et engainante, persistante, non friable, blanche.

« Spores de 10–13 × 8,5–9,5 µm, largement à longuement ellipsoïdales. Sous-hyménium rameux de type 1.

« Revêtement piléique avec quelques hyphes oléifères parmi les hyphes gélifiées.

« Voile général à texture presque entièrement filamenteuse, à sphérocystes très rares, hyalins.

« Sous chênes-lièges (*Quercus suber*) en terrain acide de nature granitique. »

En résumé, la var. *cinereifolia* se caractérise par :
— des spores ellipsoïdales ;
— une structure de volve nettement filamenteuse ;
— des lames grises ;
— la couleur du chapeau, qui va de gris plombé à argenté selon les récoltes.

Amanita albogrisescens* f. *subglobispora Hanss, *f. nov.*
MycoBank MB834048

Diagnose originale : *A typo differt sporis subglobosis.*

Holotypus *hic designatus : apud Ormoiche (Haute-Saône, France), in nemore frondoso, 19/10/2015, lectus in herbario LIP sub n° 0001662, conservatus est. Isotypus in herbario JHM 2015020.*

Récoltes examinées. Espagne : Andalousie, Galaroza, sous *Castanea sativa* et *Quercus ilex*, le 17 novembre 2018, *leg.* A. Gasch Illescas, herb. PAM18111701 (LIP). France : Haute-Saône, Ormoiche, sous feuillus, le 19 octobre 2015, *leg.* Société mycologique de Luxeuil et environs, herb. JM2015020H.

Description (fig. 19)

Chapeau convexe, mamelonné, de 3,5 cm de diamètre, strié sur le cinquième du rayon, gris métallique avec une nuance beige, le centre un peu plus sombre, légèrement cocardé (cette nuance s'observant mieux sur photo que sur le matériel frais), avec un important lambeau de voile général.

Fig. 19. — *Amanita albogrisescens* f. *subglobispora*. Holotype. À droite, coupe mince d'une lame, herbier J.-M. Hanss, récolte JM2015020 (photographies : J.-M. Hanss).

Pied droit, long de 8,5 cm, plus de deux fois plus long que le diamètre du chapeau, très faiblement bulbeux à sa base, légèrement orné de peluches blanches.

Volve vaginée, engainante, haute de 3,5 cm, entièrement blanche.

Revêtement piléique en deux couches distinctes : d'une part gélifié comprenant une couche visqueuse sans hyphes, de 200 µm d'épaisseur, et des hyphes parallèles, de 3 µm d'épaisseur, en chevelu, sur 50 µm, et, d'autre part, un hypoderme à hyphes de 6 µm d'épaisseur, parallèles nettement entrelacées. La chair sous-jacente comporte de nombreuses acrophysalides en forme de vessies ou de cylindres.

Spores subglobuleuses de 10–13 × 9–13 µm, L_{moy} = 11,54 µm, l_{moy} = 11,115 µm, Q_{moy} = 1,04 ; deux microspores de 8 × 8 µm et 9 × 7,5 µm, de même forme, ont été observées.

Basides moyennement longues, de 60–75 × 13–9 µm, parfois courtes, par exemple de 45 × 15 µm, capitées, tétrasporiques, mais aussi fréquemment bisporiques à stérigmates plus grands.

Cellules marginales assez nombreuses, presque toutes sphéropédonculées, de 20 à 40 µm. L'arête est stérile.

Lames. La coupe montre des lames minces, mais très fortement élargies à la base, ce qui constitue une originalité (fig. 19). **Trame** quasi parallèle dans la partie non renflée, constituée d'hyphes filamenteuses de × 2–7 µm, de fuseaux étroits formant des chaînes et d'éléments renflés de tous types, les plus gros articles mesurant 30–35 × 60–80 µm, avec de rares articles physaloïdes faiblement divergents (au plus de 20°), soit orientées de façon bilatérale, soit faiblement inversées. Vu leur très faible nombre et l'angle réduit, nous considérons que ces articles font partie du médiostrate et que l'hyménopode (strate divergente) n'est pas développé. **Sous-hyménium** majoritairement de type filamenteux, avec des articles cylindriques, parfois légèrement renflés, plutôt courts, de l'ordre de 10 µm.

Volve à articles filamenteux de 5–6 µm d'épaisseur, fortement emmêlés, sans direction particulière, assez largement prépondérants en nombre sur les articles renflés qui sont faiblement contournés. Ces derniers sont soit en vessies, mesurant 100 × 35 µm, soit ovales-sphériques, de 60 µm de diamètre, soit encore en cylindrocystes de toutes dimensions, les plus grands mesurant 100 × 15 µm. Quelques rares hyphes oléifères longues et sinueuses.

Discussion

Le chapeau de la f. *subglobispora* semble être dans le même registre de couleurs que la f. *cinereifolia*. D'autres récoltes sont nécessaires pour en définir la variabilité exacte, mais il n'y a pas de raison pour qu'elle ne présente pas l'éventail complet de couleurs de l'espèce. Le chapeau de la récolte PAM18111701 est également gris cendré uniforme. Nous proposons cette forme nouvelle pour attirer l'attention sur les exemplaires de *A. albogrisescens* à spores subglobuleuses, impossibles à identifier avec la littérature classique. Le profil des lames très particulier, avec une base renflée, est semblable dans les deux récoltes de ce taxon dont nous disposons, mais n'apparaît pas dans les autres récoltes de *A. albogrisescens* que nous avons étudiées.

La forme *subglobispora* de *A. albogrisescens* ne diffère pas des autres par son ITS. Nous envisageons de comparer les formes avec lames à base renflée et les formes à profil régulier à partir d'un autre gène.

Stirpe *Mairei* Fraiture

Op. bot. belg., 5, p. 28 (1993), *nom. inval.*

Le clade *mairei* comprend au moins trois espèces européennes, toutes associées aux *Pinaceae*, assez proches, mais bien distinctes : *Amanita mairei*, *A. supravolvata* et *A. brunneofuliginea*. Les distinctions sont bien soutenues par l'ITS, des caractères morphologiques et, dans une certaine mesure, par l'écologie.

Espèces	Substitutions	Insertions et délétions	Identité (longueur de l'alignement)
A. brunneofuliginea × *A. supravolvata*	6	7	97,6 % (558 pb)
A. mairei × *A. brunneofuliginea*	5	13	96,1 % (525 pb)
A. mairei × *A. supravolvata*	8	9	96,7 % (521 pb)
A. mansehraensis × *A. supravolvata*	5	1	98,8 % (532 pb)
A. mansehraensis × *A. fuligineobrunnea*	5	8	97,5 % (534 pb)
A. mansehraensis × *A. mairei*	5	6	96,9 % (500 pb)

Tableau 3. — Différences entre les séquences ITS des quatre espèces *Amanita mairei* (MC271104), *A. brunneofuliginea* (Neville 97071327a), *A. supravolvata* (RET 103-7) et *A. mansehraensis* (GenBank MG195980). L'identité est calculée à l'aide du logiciel BioEdit, sur alignement des séquences par paires.

Amanita supravolvata Lanne

Doc. mycol., 9 (34), p. 24 (1979)

Synonymes : *Amanita vaginata* var. *roseilamellata* Bresinsky, *Hoppea*, 45, p. 440 (1987). *Amanita pini* Neville et Poumarat *pro parte*, *Bull. Féd. Assoc. mycol. médit.*, 32, p. 66 (2007).

Récoltes étudiées. Allemagne, Niederbayern, près de Sankt Johann, sous *Pinus sylvestris*, 24 août 1982, *leg.* A. Bresinsky, REG1669 (holotype de *A. vaginata* var. *roseilamelata*). France : Gironde, Le Porge, le 8 novembre 2003, *leg.* F. Massart, herb. F. Massart 03020 (Société linnéenne de Bordeaux) ; Lège-Cap-Ferret, presqu'île du cap Ferret, plage du Grand-Crohot, septembre 2017, *leg.* P. Dresco, herb. JMH2017018 ; Montalivet, sous *Pinus pinaster*, le 30 avril 2019, *leg.* G. Eyssartier, herb. GE19001; Haute-Loire, Le Chambon-sur-Lignon, le 27 septembre 2002, *leg.* P. Neville, herb. Neville 02.09.19.13 ; *idem*, le 28 août 1996, *leg.* P. Neville, herbier Neville 96.08.29.04a ; Isère, Courtenay, lieu-dit La Grande-Plaine, lande à tendance acide sur alluvions du Rhône avec *Pinus nigra* à 30 mètres environ, *leg.* A. Bidaud, herb. AB18-11-109. Italie, province de Latina, Parco Nazionale Circeo, sous *Pinus pinea*, le 16 novembre 2016, *leg.* L. Perrone, herb. Perrone LP 20121116.

Description (fig. 21 à 25)

Chapeau jusqu'à 5,5 cm de diamètre, d'abord campanulé, puis aplani, obtusément mamelonné, gris clair à mastic, Séguy 233 selon C. Lanne, non hygrophane, plus brillant par le sec. **Lames** assez larges, assez épaisses, moyennement à peu serrées, avec peu de lamellules, blanches à légèrement crème, parfois à nette nuance carnée, surtout sur les jeunes exemplaires. **Pied** assez élancé,

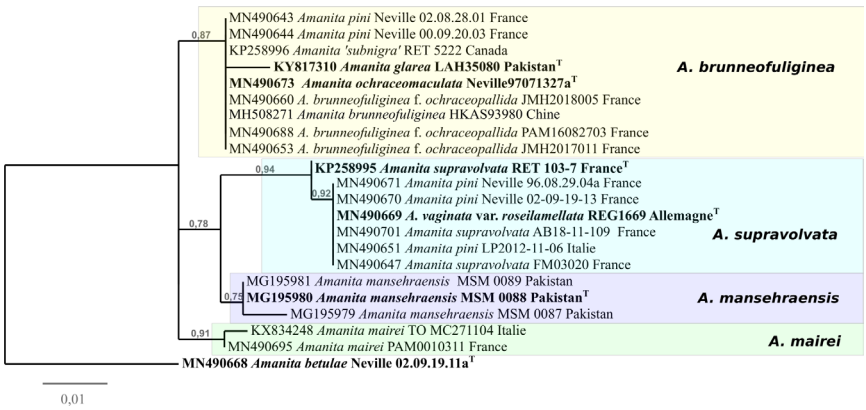

Fig. 20. — Reconstruction phylogénétique de la stirpe *Mairei* (séquences ITS).

Fig. 21. — *Amanita supravolvata*. Herbier J.-M. Hanss, récolte JMH2017018 (photographie : B. Vignot).

jusqu'à 10 cm de longueur, lisse, s'élargissant vers la base, à chair blanche nacrée. Le quotient de la longueur du pied par le diamètre du chapeau est généralement supérieur à 2 pour les exemplaires récoltés sur la plage atlantique. **Volve** relativement haute, de type II à III, assez longuement adnée au pied, puis s'ouvrant plus ou moins en corolle, blanche.

Spores. Sur 10 spores mesurées, L_{max} = 12 µm, L_{min} = 11 µm, L_{moy} = 11,5 µm, l_{max} = 10 µm, l_{min} = 8 µm, l_{moy} = 0,91 µm, Q_{max} = 1,44, Q_{min} = 1,20, Q_{moy} = 1,27.

Cellules marginales. La marge est recouverte de nombreux éléments globuleux.

Basides : 40–55 × 10–14 µm, tétrasporiques.

Fig. 22. — ***Amanita supravolvata.*** Herbier L. Perrone, récolte LP2012-11-06 (photographie : L. Perrone, publiée dans Contu et coll. 2013, avec autorisation).

Fig. 23. — ***Amanita supravolvata.*** Herbier G. Eyssartier, récolte GE19001 (photographie : G. Eyssartier).

Fig. 24. — *Amanita supravolvata*. Herbier A. Bidaud, récolte AB18-11-109 (photographie : A. Bidaud).

Fig. 25. — *Amanita supravolvata.* Herbier J.-M. Hanss, récolte JMH2017018 (photographie : B. Vignot).

Microscopie des lames

Trame : non canonique, obscurément bilatérale, car majoritairement constituée du médiostrate, à hyphes filamenteuses, les plus fines vers × 3 µm, à articles filamenteux plus épais à de très nombreux articles physaloïdes de tous types et de toutes tailles, ampullacés, cellulaires, vésiculeux, les terminaux allongés et pouvant atteindre 70 × 20–30 µm. Quelques rares hyphes oléifères. **Sous-hyménium :** la partie inférieure des basides est prise dans un tissu d'articles celluleux fortement agrégés de la strate sous-hyméniale. Le sous-hyménium est constitué d'articles rameux, parfois de type 1-a mais le plus souvent de type 1-b, où l'élément qui porte la baside est plus large que haut et semble donc perpendiculaire à la baside.

Volve : hyphes filamenteuses flexueuses sans sens dominant, fortement emmêlées, de 5–10 µm d'épaisseur. Articles renflés nombreux, de forte dimension, en forme de vessies (jusqu'à 50 × 30–40 µm) ou subsphériques (jusqu'à × 100 µm), chacun enveloppée d'articles filamenteux. Structure quasi uniforme sur toute l'épaisseur de la volve.

Habitat. Particulièrement commun dans les lettes, c'est-à-dire au pied des dunes, du côté opposé à la mer, à proximité des pins, sur la côte atlantique ; elle est également présente dans les dunes continentales (Bavière), mais aussi dans les pinèdes continentales sur sol peu sableux.

Discussion

L'holotype de *A. supravolvata* (récolte de C. Lanne à Lacanau-Océan, le 18 octobre 1978) semble avoir été perdu ; mais un isotype RET_103-7 a été séquencé par R. Tulloss (GenBank KP258995). La forme liée au pin maritime (*Pinus pinaster*) vivant sur les lettes, récoltée en Gironde, a un habitus assez grêle. La récolte italienne, LP2012-11_06, a été récoltée sous pin parasol (*Pinus pinea*), à cent kilomètres au sud de Rome.

Comme le prouvent les résultats de séquençage, le paratype d'*Amanita vaginata* var. *roseilamellata*, trouvé en Bavière au pied de dunes de sable à proximité de pins, présente la même séquence ITS que l'holotype de *A. supravolvata* séquencé par R. Tulloss (séquence GenBank KP258995). Macroscopiquement, *A. vaginata* var. *roseilamellata* a un port moins élancé, c'est-à-dire un rapport longueur du pied sur diamètre du chapeau inférieur à 2 et une silhouette faiblement à nettement plus trapue ; les spores mesurées par l'auteur sur le type font 10,5–11,5 × 8,5–9,5 µm. L'étude de plusieurs paratypes de *A. pini* Neville et Poumarat nous a réservé une mauvaise surprise, qui pouvait toutefois être pressentie à la lecture de la publication originale (Neville & Poumarat, 2003) : les auteurs ont décrit sous ce nom deux espèces très voisines (plus encore génétiquement que morphologiquement), en insistant sur la déroutante variabilité des spores de leur espèce. Les récoltes de *A. pini* de l'herbier Neville (G) à spores largement elliptiques à elliptiques ($Q_{moy} > 1,15$), y compris l'holotype, sont des *A. supravolvata* du « morphotype » *roseilamellata*. Quant aux autres récoltes, à spores subglobuleuses, elles correspondent à *A. brunneofuliginea*. Toutes les récoltes dont nous avons connaissance sont associées aux pins. L'espèce a une préference pour les sols acides.

Amanita brunneofuliginea Zhu L. Yang

Bibl. mycol., 170, p. 96 (1997[3])

Synonymes : *Amanita ochraceopallida* Contu, *Micol. Veget. Medit.*, 12 (2), p. 137 (publ. 1998). *Amanita ochraceomaculata* Neville, Poumarat et Fraiture, *Boll. Gr. Micol. G. Bresadola*, 43 (2), p. 261 (2000). *Amanita pini* Neville et Poumarat, *Bull. Féd. Assoc. mycol. médit.*, 32, p. 66 (2007), *pro parte* (type exclu). *Amanita glarea* S. Jabeen, M. Kiran et S. Ullah, dans Jabeen et coll., *Phytotaxa*, 306, p. 140 (2017).

---

[3] La date exacte de publication de ce volume (3 décembre 1997) nous a été confirmée par l'éditeur de la série Bibliotheca mycologica (Andrea Schoen, des éditions Schweizerbart et Borntraeger, Stuttgart, Allemagne) que nous remercions pour cette information.

Récoltes examinées. Belgique : Rochefort, sous *Abies alba*, le 8 septembre 2015, *leg*. R. Chalange, herb. JMH2015005. France : Ardèche, Saint-Pal-de-Mons, sous *Pinus sylvestris*, sur pelouse, le 19 septembre 2000, *leg*. G. Tessier, herbier P. Neville n° 00.09.20.03 (G) ; Doubs, Remoray, sous *Picea abies*, sol calcaire, le 23 août 2017, *leg*. D. Sugny, herb. DS 8/2017-08-23 ; Haute-Loire, Le Chambon-sur-Lignon, sous *Picea abies* et *Pinus sylvestris*, août 2002, *leg*. P. Neville, herb. P. Neville 02.08, 20.01 (G) ; Haute-Saône, forêt de Saint-Antoine, altitude 1000 mètres, sous *Abies alba* et *Picea abies*, sur granite des Vosges décomposé, le 6 septembre 2017, *leg*. S. Coulette, herb. JMH2017011 ; Jura, forêt de Pontarlier, le 25 septembre 2018, *leg*. M.-T. Bayard, herb. JMH2018005 ; Savoie : Beaufort, le Planey, sous *Picea abies*, le 26 août 2008, *leg*. P.-A. Moreau, herb. PAM08082601 (LIP) ; *idem*, Boutbois, sous le barrage de Roselend, sous *Picea abies* et *Betula pendula*, le 27 août 2016, *leg*. P.-A. Moreau, herb. PAM16082703 (LIP 0401174). Italie : Venise, Pranolz, sous *Picea abies*, le 15 juillet 1997, *leg*. L. Alpago-Novello, herb. P. Neville 97.07.13.27a (G).

Microscopie

(étudiée sur la récolte P. Neville 00.09.20.03)

Volve assez mince, de structure mixte, un peu plus filamenteuse que chez *A. supravolvata*, mais pas de différence suffisamment nette pour être un critère de détermination, composée d'hyphes filamenteuses d'environ 8 µm d'épaisseur, plus rarement moins, jusqu'à 4 µm, fortement emmêlées, en mélange à parts égales avec des cellules renflées de forte taille, par exemple 32 × 35 µm, 55 × 40 µm, 64 × 40 µm, 100 × 100 µm, sphériques, ovales ou claviformes. Pas de réelle dissymétrie, mais les sphérocystes les plus gros se trouvent dans la couche intérieure. Quelques hyphes oléifères éparses.

Trame des lames. Les lames sont très minces, avec une trame ne dépassant pas une épaisseur de 100–110 µm au centre. Médiostrate composé de nombreuses cellules renflées ovales, les plus grandes 60 × 40 µm, ou ampullacées de mêmes dimensions, reliées par des articles filamenteux.

La présence d'articles physaloïdes divergents est exceptionnelle.

Sous-hyménium : rameux de type Ib, c'est-à-dire avec des projections latérales perpendiculaires à la base, un peu plus épaisses que pour *A. supravolvata*. Strate sous-hyméniale d'articles celluleux épais de 10–15 (20) µm, le plus souvent en quatre couches.

Spores (indiquées par Neville et Poumarat) : Q_m = 1,06 et 1,08.

Écologie

L'espèce, d'abord signalée sous sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica)* en Sardaigne, puis sous sapin pectiné *(Abies alba)*, est également signalée sous épicéas (*Picea abies*), sous pins à crochet (*Pinus uncinata)* et sous pins sylvestres *(Pinus sylvestris)*. Au Pakistan, elle a été trouvée sous sapins (*Abies pindrow*), sous pins (*Pinus wallichiana)* et sous cèdres (*Cedrus deodara*) ; en Chine, sous *Quercus* et *Abies* mêlés (Yang, 1997). En Europe nous la trouvons

fréquemment à l'étage collinéen, où elle est commune dans les plantations d'épicéas et de sapins sur sol calcaire (voir Neville et coll., 2000, au sujet de *A. ochraceopallida*). Elle semble donc strictement associée aux *Pinaceae*.

Discussion

Amanita ochraceomaculata, décrite avec précision par Neville et coll. (2000), est largement citée en Europe occidentale où elle est commune dans les plantations d'épicéas et de sapins sur sol calcaire.

Nous n'avons pas pu obtenir l'holotype de *A. ochraceopallida* (CAG) pour notre étude. La publication originale (Contu, 1998) décrit une forme très pâle, à volve strictement blanche, ce qui a sans doute empêché Neville et coll. (2000) d'y reconnaître leur *A. ochraceomaculata*, à volve colorée découpée en polygones, qui représente son aspect le plus fréquent en Europe. Plusieurs de nos récoltes reconnues par M. Contu (comm. pers.), comme *A. ochraceopallida*, se sont révélées génétiquement conformes aux récoltes identifiées *A. ochraceomaculata*. Le nom proposé par Contu (1998) est donc prioritaire sur celui de Neville et coll. (2000).

Cependant, cette espèce cosmopolite est également présente dans le sud-ouest de la Chine, d'où elle fut décrite par Yang (1997) sous le nom de *A. brunneofuliginea*, quelques mois avant *A. ochraceopallida*. L'holotype de *A. brunneofuliginea* (HKAS 29500) a été séquencé par Weiss et coll. (2004) pour le seul marqueur LSU (28S), code AF024442 ; mais cette séquence est identique aux récoltes HKAS89226, HKAS83536 et HKAS92078, pour lesquelles les séquences ITS sont également disponibles et identiques à 100 % à nos séquences de *A. ochraceopallida*.

Les séquences de *A. glarea,* espèce du Pakistan (Jabeen et coll., 2017), diffèrent de celles de *A. brunneofuliginea* par deux substitutions sur des positions pour lesquelles plusieurs de nos récoltes sont hétérozygotes (« doubles pics » sur les chromatogrammes examinés) ; nous considérons donc que ces variations sont incluses dans la gamme de variabilité de l'espèce.

Amanita brunneofuliginea est donc cosmopolite et très polymorphe, et englobe aussi *A. ochraceomaculata*, *A. glarea* et *A. « subnigra »*, espèce québécoise inédite (*amanitaceae.org* ; *mycoquebec.org*).

Cette espèce est assez rarement argentée brillante. Le chapeau peut être gris ochracé, très pâle à plus intense, ou alors entièrement dans les tons ocre, par exemple café-au-lait pâle, ocre jaune, gris noisette. Nous l'avons rencontrée gris cendré sombre et méconnaissable sur des individus en maturité dépassée. Les récoltes extra-européennes, notamment celles connues sous les noms de *Amanita subnigra* (Amérique du Nord), ont souvent un chapeau très sombre voire cocardé et rappelant celui de *A. umbrinolutea*, ce que nous n'avons pas observé en Europe.

Le polymorphisme de cette espèce au niveau mondial nous incite à distinguer, pour l'Europe, deux taxons au rang de forme :

Fig. 26. — En haut, à gauche, *Amanita brunneofuliginea* f. *ochraceomaculata*. Herbier P.-A. Moreau, récolte PAM08082601 (photographie : P.-A. Moreau). **— En haut, à droite, *Amanita brunneofuliginea* f. *ochraceopallida*,** herbier J.-M. Hanss, récolte JMH2017011 (photographie : J.-M. Hanss), **en bas, à gauche,** *idem*, herbier J.-M. Hanss, récolte JMH2018005 (photographie : J.-M. Hanss), **à droite,** dessin de Gérard Tassi.

Fig. 27. — *Amanita brunneofuliginea* f. *ochraceopallida*. Herbier J.-M. Hanss, récolte JMH2017018 (photographie : D. Lucas).

Fig. 28. — *Amanita brunneofuliginea* f. *ochraceopallida*. Herbier J.-M. Hanss, récolte JMH2015005 (photographie : D. Lucas).

Amanita brunneofuliginea* f. *ochraceomaculata
(Neville, Poumarat et Fraiture) P.-A. Moreau, *comb. et stat. nov.*

Basionyme : *Amanita ochraceomaculata* Neville, Poumarat et Fraiture, *Bollettino del Gruppo Micologico « G. Bresadola »*, 43 (2), p. 261 (2000). MycoBank MB834033.

Cette forme (fig. 26, en haut, à gauche) correspond à *Amanita ochraceomaculata* telle que l'ont parfaitement décrite NEVILLE et coll. (2000), aux récoltes souvent robustes, à volve, à notre connaissance unique parmi les amanites européennes, blanche, entièrement recouverte de nombreuses taches ou écailles jaunes découpées en polygones plus ou moins parfaits.

Amanita brunneofuliginea* f. *ochraceopallida
(Contu) Hanss, *comb. et stat. nov.*

Basionyme : *Amanita ochraceopallida* Contu, *Micol. Veget. Medit.*, 12 (2), p. 137 (1997, publié en 1998). MycoBank MB834034.

Cette forme correspond aux récoltes européennes à volve vaginée, blanche, parfois plus ou moins tachée de jaune, mais sans les macules typiques de la forme *ochraceomaculata*, à chapeau campanulé ou convexe, puis aplani, avec à tous les stades un étroit mamelon ou une papille, peu charnu, jamais recouvert de résidus vélaires, blanchâtre à gris cendré avec une note ochracée plus ou moins prononcée, plus rarement dominante, de stature assez élancée, parfois grêle (fig. 26 à 28).

En ce qui concerne les caractères microscopiques, cette forme diffère d'*Amanita supravolvata* par les spores. L'analogie microscopique la plus remarquable est la cellule sous-hyméniale rameuse de type Ib, à projection latérale.

Les exemplaires correspondant aux types connus jusqu'alors ont une taille moyenne à grande. Mais nous avons aussi des récoltes miniatures dont nous donnons quelques exemples ci-dessous.

Formes miniatures d'*Amanita brunneofuliginea*.

Nous présentons deux échantillons de petite taille, d'un aspect original (fig. 26, en haut et à droite, et fig. 27). Nous possédons d'autres échantillons, récoltés en état de maturité dépassée, donc méconnaissables et leur publication perdrait en valeur didactique.

Amanita mairei Foley
Mém. hors sér. Soc. hist. nat. Afr. N., 2, p. 117 (1949)

Cette espèce a été décrite de l'Algérois par Henri Foley, en hommage à René Maire qui l'avait déjà observée et illustrée (notes inédites, collections MPU, sous le nom de « *Amanita pseudo-vaginata* » ; voir fig. 32, p. 121). Elle paraît strictement liée aux pins, sur sols sableux et calcaires du littoral méditerranéen. Son port est toujours assez trapu comme les espèces du groupe *argentea*. C'est la

Fig. 29. — *Amanita mairei*. Herbier LIP, réc. PAM00103011 (photographie de P.-A. Moreau).

Fig. 30. — *Amanita mairei*. Récolte de A. Ruggero, Italie (photographie de A. Ruggero publiée dans Contu et coll., 2013, reproduite ici avec autorisations).

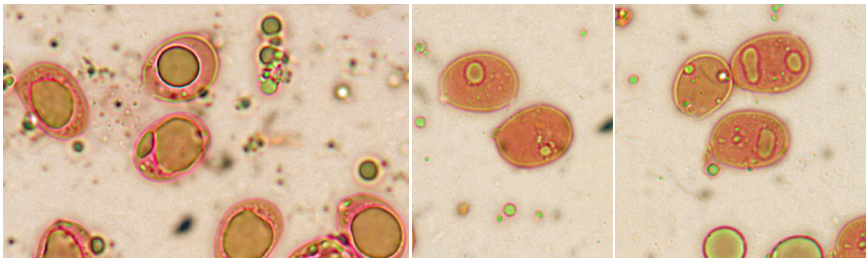

Fig. 31. — *Amanita mairei*. Spores. Herbier G. Consiglio, récolte GC13271 (photographie : J.-M. Hanss).

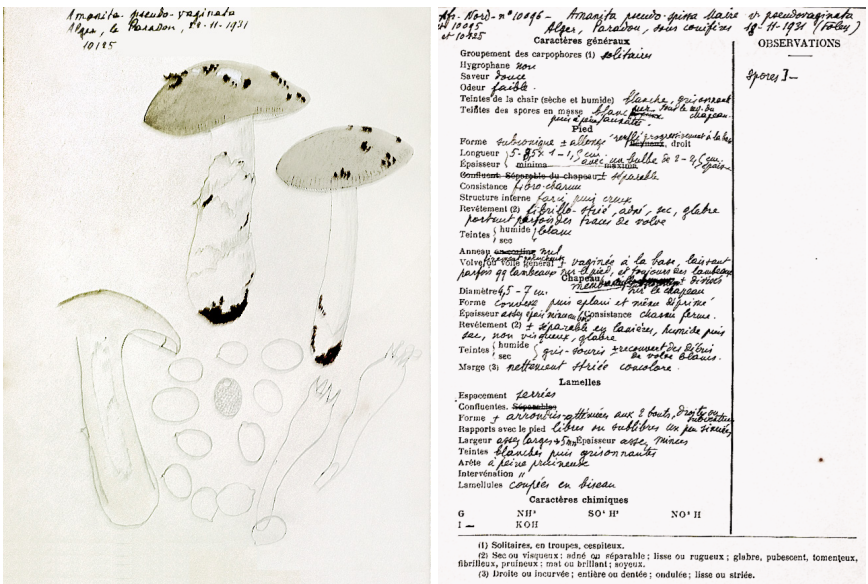

Fig. 32. — *Amanita mairei*. Notes de récolte de René Maire datées de 1931, sous le nom provisoire d'*Amanita pseudo-vaginata* (archives R. Maire, MPU).

forme des spores, à Q_{moy} d'environ 1,5, qui constitue le caractère le plus original de cette espèce : les spores dessinées par R. Maire sont asymétriques, souvent élargies du côté de l'apicule (voir la note de récolte de 1931, fig. 32 ci-dessus).

Description sommaire :

Chapeau longtemps arrondi, non mamelonné, gris argenté plus ou moins lavé de bistre sur les spécimens jeunes, ces mêmes teintes plus claires et souvent lavées de violacé pâle à l'état adulte, selon le protologue, à restes de voile tantôt rares tantôt en larges lambeaux. Lames épaisses et ventrues, blanches ou grisâtres, finement crénelées. Pied cylindracé, assez épais, par exemple 5–8 × 1–2 cm, blanc, strié de bandelettes ou de peluches bistrées à maturité bien avancée. Volve épaisse,

membraneuse, d'abord engainante, souvent évasée (type II), parfois non, presque entièrement composée d'hyphes filamenteuses avec quelques sphérocystes peu nombreux, hyalins ou grisâtres. Sous-hyménium rameux.

Les spores de nos récoltes européennes ont la même forme que les spores algériennes, mais avec la partie élargie plus fréquemment située du côté du sommet.

Récoltes étudiées. France : Hyères, île de Porquerolles, lisière sous *Pinus pinaster* sur sol sableux calcaire, *leg*. P.-A. Moreau, le 30 octobre 2009, herb. PAM09103011 (fig. 29). Italie : Toscane, province de Pise, Riparbella, sous *Pinus halepensis* et *P. pinea*, en 2012, *leg*. G. Consiglio, herb. GC13271.

Microscopie des spores (étudiée sur GC13271 ; fig. 31)

Spores lisses, à apicule nettement déjeté, largement arrondies aux extrémités, certaines largement cylindriques, d'autres asymétriques, élargies du côté du sommet, parfois du côté de l'apicule, 12–13 × 8,8–9,5 µm, Q_{moy} = 1,38.

Trois autres *Vaginatae* occasionnellement argentées

Ci-dessous, trois taxons supplémentaires que nous citerons dans cet article par souci d'exhaustivité.

Amanita cistetorum Contu et Pacioni
dans Pacioni et Contu, *Mycotaxon*, LXIX, p. 438 (1998)

Gris de plomb dans sa jeunesse, le chapeau devient d'un gris cendré à gris argenté évoquant *A. mairei* Foley, mais l'espèce est moins trapue, d'un port différent (fig. 33). Dans la garrigue méditerranéenne et les dunes, sous cistes, en terrains secs. Parfois en groupes nombreux (Contu & Pacioni, 1998 ; Moreau et coll., 2007 ; etc.).

Amanita submembranacea var. ***griseoargentata*** Contu
Doc. mycol., 17 (65), p. 62 (1986)

Le séquençage de nos récoltes montagnardes d'individus argentés montre qu'il s'agit en fait d'une simple forme d'*Amanita submembranacea* (fig. 35).

Amanita simulans Contu
Bollettino della Accademia Gioenia di Scienze Naturali, 356, p. 11 (1999)

L'auteur de ce taxon, Marco Contu, nous a appris qu'*A. simulans* peut être argentée (communication personnelle). Nous illustrons un tel aspect, occasionnel, par une récolte récente de G. Corriol (fig. 34). L'espèce a été exhaustivement redécrite par Vizzini et coll. (2016).

Note sur *Amanita malleata*

Nous avons eu la chance de pouvoir obtenir une séquence du lectotype d'*Amanita malleata* (Tulloss, 1994). C'est à ce jour la seule des récoltes de Marcel Bon

Fig. 33. — *Amanita cistetorum*. Récolte de A. Ruggero, exsiccat nº 430 (photographie : A. Ruggero).

Fig. 34. — *Amanita simulans*. Herb. G. Corriol GC16110709, Puydarrieu. (photographie : Gilles Corriol).

Fig. 35. — *Amanita submembranacea* var. *griseo-argentata*. Herbier J.-M. Hanss, réc. JMH 2018020 (photographie : J.-M. Hanss).

dont le séquençage entrepris par nous a fonctionné. À l'instar de *A. lividopallescens*, ce taxon a fait l'objet de nombreuses interprétations contradictoires dont nous avons déjà relaté l'histoire (Hanss, 2015). Publié de façon non valide par Piane (1972), il a été validé au rang spécifique par Bon (1983) sur une récolte de deux spécimens. Nous pensons que l'*A. malleata* originelle de V. Piane intègre plusieurs espèces et que sa description et son dessin essayent de traduire toutes les particularités que l'auteur a remarquées sur ces taxons. Parmi les interprétations « classiques », *Amanita simulans,* à spores subglobuleuses, que l'on trouve assez fréquemment martelée, a été intégrée, sans doute, par Piane dans son concept, mais ni les spores, ni la description, ni le dessin ne peuvent convenir ; *A. dryophila* correspond au dessin par la couleur, mais non par son port ni par l'ornementation du pied ; *A. lividopallescens* correspond par la taille et par certaines couleurs du chapeau mentionnées dans le protologue ; les aspects de *A. albogrisescens* à voile friable et à ornementation du pied saillante (parmi lesquels la récolte Consiglio GC02017, fig. 18 p. 106, sous le nom de *A. malleata*), dont nous possédons quelques récoltes identifiées par leur séquence ITS, ont aussi fortement influencé l'auteur.

Dans son travail de révision des types de *Vaginatae*, Tulloss (1994) s'est avisé que les deux spécimens de l'holotype désigné par Bon (1983) différaient considérablement non seulement en couleur, mais aussi microscopiquement : l'un a des spores largement ellipsoïdales et un sous-hyménium rameux, le second a des spores subglobuleuses, un sous-hyménium rameux-renflé et, par ailleurs, le voile primaire manquait complètement chez ce dernier. Convaincu d'avoir affaire à deux espèces distinctes, Tulloss désigna comme lectotype l'échantillon à spores ellipsoïdales dont les spores correspondent à celles décrites par Bon et par Piane.

Comme il n'y a plus que des restes de voile sur le chapeau du lectotype, nous ne pourrons en déduire la structure de la volve. Tulloss (1994) indique pour le voile sur le chapeau (c'est nous qui traduisons) : « des hyphes filamenteuses abondantes, formant des faisceaux. Dans la couche interne les sphérocystes sont dominants par endroits. Dans la couche inférieure, la proportion d'hyphes filamenteuses est plus grande. »

Comme nous n'avons pas trouvé de description explicite du lectotype, nous nous référons au texte plus général donné par Tulloss : chapeau martelé, gris-beige devenant pâle avec l'âge, marge striée (sur un quart à presque un demi-rayon) ; voile primaire en grandes verrues ou plaques, d'abord pâle, puis jaunâtre avec l'âge.

La séquence obtenue, qui diffère de la séquence de l'épitype de *A. lividopallescens* (Vizzini et coll. 2016) par une seule substitution, permet d'affirmer cette synonymie et de mettre un point final à l'histoire de ce taxon si controversé, qui représente (au moins au sens de Bon, en partie) une récolte atypique de *A. lividopallescens*, qui diffère des autres par un voile primaire dans lequel la strate centrale possède de nombreux sphérocystes. Afin de rendre compte de cette originalité, nous proposons la nouvelle combinaison :

Amanita lividopallescens* f. *malleata (Piane ex Bon) Hanss, *comb. nov.*
Basionyme : *Amanitopsis malleata* Piane ex Bon, *Doc. mycol.*, 12 (48), p. 33 ; MycoBank MB834009.

On ne confondra pas ce taxon avec *Amanita lividopallescens* var. *malleata* Piane ex Romagn. (Romagnesi, 1982), que l'auteur décrit (dans le même but de valider le nom de Piane) avec un voile à texture filamenteuse, et qu'il synonymise à *Amanita lividopallescens* var. *tigrina* Romagn., *nom. inval.* : au sujet de ce dernier taxon, voir Vizzini et coll. (2016).

Nous ne savons pas encore si, pour les amanites, l'aspect martelé du chapeau est un caractère acquis par rapport à l'environnement, ou s'il s'agit d'un caractère inné ou d'une prédisposition de certaines espèces à présenter de telles déformations. Quoi qu'il en soit, à ce jour, ce caractère n'est pas utilisé pour la détermination et aucune espèce reconnue génétiquement ne semble présenter ce caractère de manière constante.

Proposition de clé des amanites argentées[4]

1a	Sous les cistes (*Cistus*, *Halimium*)	***A. cistetorum*** **(†)**
1b	Dans des pelouses, avec *Helianthemum* s.l.	***A. simulans*** (†)
1c	Sous feuillus	**2**
1d	Sous conifères	**8**
2a (1c)	Volve membraneuse, rigide, filamenteuse, d'hyphes linéaires parallèles au pied	**3**
2b	Volve épaisse, mais très fragile, constituée d'articles physaloïdes cylindriques parallèles au pied	***A. electra***
2c	Volve de type mixte, souple, généralement vaginée, à éléments emmêlés	**4**

[4] Pour les taxons marqués d'un obèle (†), les individus de couleur argentée sont à considérer comme des formes particulières, dont la couleur diffère de celle usuelle du taxon.

3 (2a) Volve en sac (type IV), épaisse, haute ; trame des lames majoritairement parallèle avec de rares sphérocystes ..... ***A. argentea***

3* Volve adnée à la base, puis évasée (type II) ou assez longuement et lâchement vaginée (type III); trame des lames nettement bilatérale ..... ***A. huijsmanii***

4 (2c) Volve blanche grisonnante ou grise ; chapeau longtemps hémisphérique de type *argentea* mais port plus grêle ; chapeau parfois brun au disque[5] ..... ***A. alseides***

4* Volve non grisonnante, chapeau différent **5**

5 (4*) Lames grises, spores ellipsoïdales ..... ***A. albogrisescens* var. *cinereifolia*** (†)

5* Lames blanches **6**

6 (5*) Spores subglobuleuses **7**

6* Spores ellipsoïdales ..... autres formes argentées de ***A. albogrisescens*** (†)

7 (6) Hypoderme quasi absent ; volve membraneuse ou submembraneuse, avec une mince strate cellulaire (parfois gélifiée), la partie principale à sphérocystes enveloppés par de multiples filaments fortement intriqués[6] ; sous peupliers ou saules ..... ***A. simulans*** (†)

7* Hypoderme différencié, épais, facile à observer ; volve membraneuse de structure mixte homogène, à articles physaloïdes moins nombreux, à intrication normale .. .. ***A. albogrisescens* f. *subglobispora*** (†)

8 (1d) Volve grise[7], spores subglobuleuses .... ***A. submembranacea* var. *griseoargentata***

8* Volve blanche, occasionnellement maculée de jaune **9**

9 (8*) Spores allongées, strictement sous pins **10**

9* Spores subglobuleuses, sous pins, épicéas ou sapins **11**

10 (9) Spores largement cylindriques, en mélange avec des spores de profil asymétrique et élargies à une extrémité ..... ***A. mairei***

10* Spores ellipsoïdales de profil symétrique ..... ***A. supravolvata***

11 (9*) Volve blanche entièrement recouverte de macules jaunes plus ou moins géométriques. ..... ***A. brunneofuliginea* f. *ochraceomaculata***

11* Volve différente, chapeau toujours surmonté d'un fin mamelon .... ***A. brunneofuliginea* f. *ochraceopallida***

---

[5] En cas de doute, vérifier la présence d'un important hyménopode densément chargé d'articles physaloïdes divergents.

[6] Cette intrication propre à *A. simulans* rend les articles physaloïdes difficiles à observer. Même après une coupe très fine, il faut rompre les entrelacements pour les observer. On retrouve la même difficulté dans la trame des lames.

[7] En cas de doute concernant *A. submembranacea* avec une volve grisonnant tardivement, chercher à voir la pigmentation brune au microscope ou examiner la structure particulière de la volve : deux strates, l'une, externe, avec des éléments linéaires et beaucoup d'acrophysalides cylindriques parallèles au pied, l'autre, interne, cellulaire et fragile.

Remerciements

Nous remercions les nombreux mycologues qui nous ont aidés et encouragés pour la réalisation de cet article, en particulier Marco Contu pour la documentation qu'il nous a fournie, pour la relecture de notre article, pour son aide à la détermination de quelques-uns de ses taxons et pour sa grande disponibilité ; Giovanni Consiglio qui nous a fourni de nombreux échantillons, nous a apporté son aide de latiniste et a traduit nos diagnoses ; Andreas Bresinsky pour la recherche du type de *Amanita vaginata* var. *roseilamelleata* ; André Fraiture qui nous a autorisés à reproduire ses schémas de volves ; le Rijksherbarium de Leiden (l'éditeur de *Persoonia*, Pays-Bas) qui nous a autorisé à reproduire les schémas des sous-hyméniums publiés par Cornelis Bas (1969) ; les conservateurs des herbiers européens qui ont accepté de mettre les collections et documents originaux à notre disposition, par ordre alphabétique : FR (Georg Zizka et C. Printzen), G (Philippe Clerc), GDOR (Maria Tavano), H (Soili Stenroos et Seppo Huhtinen), K (Angela Bond), L (Nicolien Sol), LIP (Régis Courtecuisse et Christophe Lécuru), MPU (Véronique Bourgade et Caroline Loup), REG (Josef Simmel), ainsi que Michel Hoff (STR) pour nous avoir facilité l'accès à certains prêts de collections ; Michèle Massart qui nous a autorisés à reproduire des dessins de feu Francis Massart ; Brigitte Vignot (Société linnéenne de Bordeaux) qui nous a fourni des échantillons, des photos et de la documentation sur les espèces décrites par L. Lanne et F. Massart ; André Bidaud qui nous a fourni les publications du Dr Foley sur *Amanita mairei*, ainsi que de nombreux échantillons ; Adèle Bailly, François-Xavier Boutard, Alain Champagne, René Chalange, Gilles Corriol, Denis Lucas, Guillaume Eyssartier, Daniel Fischer, Antonia Gasch Illescas, Jean-Louis Lefèvre, Jean-Marc Moingeon, Jean-Luc Muller, Luigi Perrone, Pierre Roux, Alessandro Ruggero, Daniel Sugny et François Valade qui nous ont fourni des échantillons et des photographies de leurs récoltes. Merci à Gérard Tassi pour sa planche originale de la figure 26. Merci également à J. Rapilly pour les documents qu'elle nous a procurés.

Merci enfin à Pablo Alvarado (laboratoire Alvalab, Oviedo, Espagne), Jean-Michel Bellanger (CEFE-CNRS, Montpellier), Sylvain Dumez et Inès Devred (faculté de pharmacie de l'université de Lille) pour leur travail de séquençage de nos récoltes et de récoltes d'herbier que nous leur avons soumises, et qui aura grandement contribué à l'intérêt de notre article. Ce travail a été réalisé avec la participation financière de la Société Mycologique de France (programme MycoSeq) et de la Société mycologique du Nord de la France (programme Atlas mycologique des Hauts-de-France).

Bibliographie

Aalto, M. 1974. — *Amanita magnivolvata* sp. nova (Agaricales). *Karstenia*, 14, p. 93-96.

Bas, C. 1969. — Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*, *Persoonia*, 5 (4), p. 285-579.

Bas, C. 1977. — Species-concept in *Amanita* sect. *Vaginatae*. Dans H. Clémençon (dir.), *The species concept in Hymenomycetes*. Proceedings of a Herbette Symposium, Lausanne, p. 79-103.

Beauvillain, X. 1998. — Description d'une espèce intéressante du genre *Amanita* (sous-genre *Amanitopsis*). *Bull. Soc. mycol. Nord*, 63, p. 31-34.

Bigeard, R., & H. Guillemin, H. 1913. — *Flore des champignons supérieurs de France*. Complément ou Tome II. P. Klincksieck, Paris, 791 p.

Bon, M. 1983. — Typification de *Amanitopsis malleata* (Piane) comb. nov. *Doc. mycol.*, XII (48), p. 33-36.

Bon, M. 1987. — *Amanita oreina* (Favre) Heim ex Bon comb. nov. *Bull. Féd. mycol. Dauphiné-Savoie*, 27 (105), p. 16-19.

Borovicka, J., P. Kotrba, M. Gryndler, M. Mihaljevic, Z. Randa, J. Rohovec, T. Cajthaml, T. Stijve & C. E. Dunn. 2010. — Bioaccumulation of silver in ectomycorrhizal and saprobic macrofungi from pristine and polluted areas. *Sc. Total Environ.*, 408 (13), p. 2733-2744.

Bresinsky, A, & A. Einhellinger. 1987. — Pilze, Flechten und andere Pflanzen aus Flugsandgebieten Südbayerns. *Hoppea*, 45, p. 413-460.

Bulliard, J. B. F. P. 1783. — *Herbier de la France* III. *Histoire des Champignons de la France* I. Paris, fasc. 25-32, pl. 97-128.

Bulliard, J. B. F. P. 1791. — *Herbier de la France* XI. *Histoire des Champignons de la France* II. Paris, fasc. 127-132, pl. 505-528.

Castresana, J. 2000. — Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.*, 17, p. 540-552.

Clémençon, H. 1999. — Du (bon) usage du (bon) rouge congo. *Schweiz. Z. Pilzk.*, 77 (5), p. 247-252.

Consiglio, G., & M. Contu. 1999. — *Amanita dryophila* (Amanitaceae) spec. nov. and the species of the section *Vaginatae* with a semifriable universal veil and ellipsoid spores. *Persoonia*, 17 (2), p. 287-290.

Consiglio, G. 2000. — Contributo alla conoscenza dei Macromiceti dell'Emilia-Romagna. XXI. Genere *Amanita*. *Boll. Gr. Micol. G. Bresadola,* nuova serie, 43 (2), p. 211-232.

Contu, M. 1986. — *Novitates* (2) (genre *Amanita*). *Doc. mycol.*, 17 (65), p. 62.

Contu, M. 1999a. — Appunti sul genere *Amanita* – VII. *Boll. Acc. Gioenia Sc. Nat.*, 32, p. 5-30.

Contu, M. 1999b. — Appunti sul genere *Amanita* – VIII. *Micol. Veget. Medit.*, 13 (2), p. 153-166.

Contu, M. 1999c. — Appunti sul genere *Amanita* – IX. *Boll. Assoc. micol. ecol. romana*, 46 (1), p. 3-22.

Contu, M. 2007. — Appunti sul genere *Amanita* – XI. *Boll. Assoc. micol. ecol. romana*, 72, p. 2-15.

Contu, M., & G. Pacioni. 1998. — *Amanita cistetorum* and *Psathyrella liciosae*, two new Mediterranean species. *Mycotaxon*, LXIX, p. 437-446.

Contu, M. 1986b — Appunti sul genere *Amanita* – I. *Boll. Assoc. micol. ecol. romana*, 6-7, p. 43-50.

Contu, M. 1997 (publ. 1998). — Appunti sul genere *Amanita*. – VI due nuove specie nella sezione *Vaginatae*. *Micol. Veget. Medit.*, 12 (2), p. 136-147.

CONTU, M. 2003. — A revised key to *Amanita*, section *Vaginatae* (Fr.) Quél. in Europe. *Field Mycol.,* 4, p. 128-136.

CONTU, M., L. PERRONE & A. VIZZINI. 2013. — *Amanita pini,* una specia molto caracteristica trovata per la prima volta in Italia. *Boll. Assoc. micol. ecol. romana*, 88 (1), p. 3-10.

CORRIOL G. 1999. — Deux espèces rares des milieux humides dans une réserve biologique domaniale de la forêt de Rambouillet. *Bull. Soc. mycol. France*, 115 (2), p. 205-210.

COURTECUISSE, R., & B. DUHEM. 2013. — *Guide des champignons de France et d'Europe*. Paris, Delachaux & Niestle, 544 p.

CUI, Y.-Y., Q. CAI, L.-P. TANG, J.-W. LIU & Z.-L. YANG. 2018. — The family *Amanitaceae*: molecular phylogeny, higher-rank taxonomy and the species in China. *Fungal Div.*, 91 (3), DOI: 10.1007/s13225-018-0405-9

DAVISON, E. M., D. GIUSTINIANO, L. E. MCGURK, K. SYME & R. M. ROBINSON. 2015. — *Amanita drummondii* and *A. quenda* (Basidiomycota), two new species from Western Australia, and an expanded description of *A. walpolei*. *Nuytsia*, 25, p. 1-13.

DENTINGER, B. T., M. Y. DIDUKH & J.-M. MONCALVO. 2011. – Comparing COI and ITS as DNA barcode markers for mushrooms and allies (Agaricomycotina). *PLoS ONE*, 6 (9), p. E25081.

DEREEPER, A., V. GUIGNON, G. BLANC, S. AUDIC, S. BUFFET, F. CHEVENET, J.-F. DUFAYARD, S. GUINDON, V. LEFORT, M. LESCOT, J.-M. CLAVERIE & O. GASCUEL. 2008. — Phylogeny.fr: robust phylogenetic analysis for the non-specialist. *Nucl. Acids Res.*, 36, p. W465-W469.

EDGAR, R. C. 2004. — MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucl. Acids Res.*, 32 (5), p. 1792-1797.

FRAITURE, A. 1993. — *Les* Amanitopsis *d'Europe* (genre *Amanita,* Agaricales, Fungi) – Synthèse critique de la littérature. Opera botanica belgica, 5, p. 1-128.

FRAITURE, A. 2014. — *Amanita simulans*, a species little known in Belgium. *Steerbeckia*, 33, p. 3-8.

GARCIN, R. 1984. — *Les amanites européennes*. Fédération mycologique Dauphiné-Savoie, Marlioz. 332 p.

GARDES, M., & T. D. BRUNS. 1993. — ITS primers with enhanced specifity for basidiomycetes. Application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.*, 2, p. 113-118.

GILBERT, E.-J. 1918. — *Le genre* Amanita *Persoon (*Amanita *s. st.* – Amanitopsis *R.* – Limacella *E.)*. Étude morphologique des espèces et variétés. Revision critique de la systématique. L. Declume, Lons-le-Saunier, 181 p.

GILBERT, E.-J. 1940–1941. — *Amanitaceae*. Iconographia mycologica, 27 (suppl. 1-3), 427 p., 73 pl.

GILLET, C.-C. 1874–1898. — *Les Hyménomycètes ou description de tous les champignons (fungi) qui croissent en France, avec l'indication de leurs propriétés utiles ou vénéneuses*. Ch. Thomas, Alençon, 828 p.

GUINDON, S., F. LETHIEC, P. DUROUX & O. GASCUEL. 2010. — PHYML Online – a web server for fast maximum likelihood-based phylogenetic inference. *Nucl. Acids Res.,* 33 (Web Server issue): W557-559.

HANSS, J.-M. 2015. — Trois amanites de la section *Vaginatae* (Fr.) Quél. récoltées en Franche-Comté en 2014. *Bull. mycol. bot. Dauphiné-Savoie*, 217, p. 27-36.

HESS, J., I. SKREDE, B. E. WOLFE, K. LABUTTI, R. OHM, I. GRIGORIEV & A. PRINGLE. 2014. — Transposable element dynamics among asymbiotic and ectomycorrhizal *Amanita* fungi. *Genome Biol. Evol.*, 6, p. 1564-1578.

HONGO, T. 1983. *Notulae mycologicae* (18). *Mem. Shiga Univ.*, 33, p. 37-41. DOI : 10.1007/978-1-4757-1939-0_15

HUIJSMAN, H. S. C. 1959. — Deux Amanites méconnues. *Bull. Soc. mycol. France*, 75 (1), p. 14-32.

JABEEN, S., M. KIRAN, S. ULLAH, A. W. WILSON, G. MUELLER, M. FIAZ & A. N. KHALID. 2017. —*Amanita glarea,* a new species in section *Vaginatae* from Pakistan. *Phytotaxa*, 306 (2), p. 135-145.

JONES, M. D., B. D. TWIEG, D. M. DURALL & S. M. BERCH. 2008. — Location relative to a retention patch affects the ECM fungal community more than patch size in the first season after timber harvesting on Vancouver Island, British Columbia. *For. Ecol. Manag.,* 255, p. 1342-1352.

KÄRCHER, R., & M. CONTU. 1999. — *Amanita praelongipes* Kärcher et Contu, *nom. nov.* e un parametro morfologico rilevante per la taxificazione nel Genere *Amanita* Sect. *Vaginatae*. *Rivista Micol.*, 42 (4), p. 351-360.

KIBBY, G. 2012. — *The Genus* Amanita *in Great Britain*. G. Kibby, 50 p.

KIM, C. S., J. W. JO, Y. N. KWAG, J. OH, B. SHRESTHA, G. H. SUNG. & S. K. HAN. 2013. — Four newly recorded *Amanita* Species in Korea: *Amanita* sect. *Amanita* and sect. *Vaginatae*. *Mycobiology*, 41 (3), p. 131-138.

KIRAN, M., J. KHAN, H. SHER, D. H. PFISTER & A. N. KHALID. 2018. — *Amanita griseofusca*: A new species of *Amanita* in section *Vaginatae* from Malam Jabba, Swat, Pakistan. *Phytotaxa*, 364 (2), p. 181-192.

KNUDSEN, H., & T. BORGEN. 1987. — Agaricaceae, Amanitaceae, Boletaceae, Gomphidiaceae, Paxillaceae and Pluteaceae in Greenland. Dans G. A. LAURSEN, J. F. AMMIRATI & S. A. REDHEAD (dir.). *Arctic and alpine mycology* II. Plenum, New York, p. 235-253.

KRETZER, A., Y. LI, T. SZARO & T. D. BRUNS. 1996. — Internal Transcriber Spacer sequences from 38 recognized species of *Suillus* sensu lato: phylogenetic and taxonomic implications. *Mycologia*, 88 (5), p. 776-785.

LAMBERT, H, G. FORTIN, R. LABBÉ, J. LABRECQUE, J. A. BÉRUBÉ, J. LANDRY, E. ILYUKHIN, S. MARGARITESCU, J.-M. MONCALVO & Y. LAMOUREUX. 2018. — Validation of two *Amanita* species from eastern North America: *A. rhacopus* sp. nov. and *A. variicolor* sp. nov. *Mycokeys,* 38, p. 47-57.

LANNE, C. 1978. — Une espèce nouvelle sur la Côte d'Argent : *Amanita supravolvata* sp. nov. *Doc. mycol.*, 9 (34), p. 1-25.

LIU, J.-W., Q. CAI, Y.-Y. CUI & Z.-L. YANG. 2017. — *Amanita cingulata*, a new annulate species of *Amanita* sect. *Vaginatae* from subtropical China. *Phytotaxa*, 326 (1), p. 41-53.

LOIZIDES, M. 2016. — Macromycetes within Cistaceae-dominated ecosystems in Cyprus. *Mycotaxon*, 131, p. 255-256.

LUDWIG, E. 2012A. — *Pilzkompendium. 3*. Beschreibungen. *Die übrigen Gattungen der Agaricales mit weißem Sporenpulver*. FungIcon-Verlag, Berlin, 881 p.

LUDWIG, E. 2012B. — *Pilzkompendium. 3*. Abbildungen. *Die übrigen Gattungen der Agaricales mit weißem Sporenpulver.* FungIcon-Verlag, Berlin, 298 p.

MALYSHEVA, E. F., & A. E. KOVALENKO. 2015. – Fungi of the Russian Far East. 4. Contribution to the study of *Amanita* sect. *Vaginatae* in the central Sikhote-Alin. *Mikol. Fitopatol.*, l49, p. 151-163.

MASSART, F., & C. ROUZEAU. 1989 (publ. 1990). — Une Amanite nouvelle dans la section des *Vaginatae*. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 17 (3), p. 159-168

MASSART, F. 2000. — Amanite osservate in Gironda. Parte 1. *Amanitopsis*. *Boll. Gr. micol. G. Bresadola*, *N. S.*, 43 (2), p. 241-259.

MEHMOOD, T., K. DAS, M. D. IQBAL HOSEN, R. P. BHATT, P. UNIYAL & U. SINGH. 2016. — Two new species of *Amanita* (Amanitaceae) from North-western Himalaya, India. *Phytotaxa*, 367 (3), DOI: http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.367.3.2

MORINI, S., & G. CONSIGLIO, G. 2012. — Alcune *Amanita* della Serie *Ceciliae*. *Rivista Micol.*, 3, p. 227-257.

NEVILLE, P., & S. POUMARAT. 2007. — *Amanita pini* Neville et Poumarat sp. nov. de la sous-section *Vaginatae* Contu emend. Neville et Poumarat et variabilité morphologique. *Bull. Féd. Assoc. mycol. médit., N. S.,* 32, p. 65-87.

NEVILLE, P., & S. POUMARAT. 2009. — *Quelques espèces nouvelles ou mal délimitées d'*Amanita *de la sous-section* Vaginatinae. Fungi non delineati, LI–LII, p. 1-200.

NEVILLE, P., S. POUMARAT & A. FRAITURE. 2000. — Una nuova specie europea di *Amanita*, sezione *Vaginatae : A. ochraceomaculata*. *Boll. Gr. micol. G. Bresadola,* 43 (2), p. 261-268.

ODA, T., C. TANAKA & M. TSUDA. 1999. — Molecular phylogeny of Japanese *Amanita* species based on nucleotide sequences of the internal transcribed spacer region of nuclear ribosomal DNA. *Mycoscience*, 40, p. 57-64.

OSMUNDSON, T. W., V. A. ROBERT, C. L. SCHOCH, L. J. BAKER, A. SMITH, G. ROBICH, L. MIZZAN & M. M. GARBELOTTO. 2013. — Filling gaps in biodiversity knowledge for macrofungi: contributions and assessment of an herbarium collection DNA barcode sequencing project. *PLoS ONE*, 8 (4), p. E62419.

PARROT, A. G. 1960. — *Amanites du Sud-Ouest de la France*. Centre d'études et de recherches scientifiques, Biarritz, 173 p.

PARROT, A. G. 1980. — Amanites du Sud-Ouest de la France. Nouveaux compléments. *Bull. Centr. ét. rech. sc. Biarritz*, 13 (1), p. 89-130.

PERSOON, C. H. 1797. — *Tentamen dispositionis methodicae fungorum in classes, ordines genera et familias. Cum supplemento adjecto*. P. P. Wolf, Leipzig, 76 p.

PERSOON, C. H. 1801. — *Synopsis methodica fungorum. Sistens enumerationem omnium huc usque detectarum specierum, cum brevibus descriptionibus nec non synonymis et observationibus selectis*. (2 vol.). H. Dieterich, Göttingen, 706 p.

PIANE, V. 1972. — *Amanita (*Amanitopsis*) malleata*. *Bull. Soc. natural. Oyonnax*, 19-21, p. 51-58, et pl.

PICKLES, B. J., D. R. GENNEY, I. C. ANDERSON & I. J. ALEXANDER. 2012. — Spatial analysis of ectomycorrhizal fungi reveals that root tip communities are structured by competitive interactions. *Mol. Ecol.*, 21 (20), p. 5110-5123.

RICHARD, F., J.-M. BELLANGER, P. CLOWEZ, K. HANSEN, K. O'DONNELL, A. URBAN, M. SAUVE, R. COURTECUISSE & P.-A. MOREAU. 2015. — True morels (*Morchella*, Pezizales) of

Europe and North America: evolutionary relationships inferred from multilocus data and a unified taxonomy. *Mycologia*, 107 (2), p. 359-382.

Rochet, J., P.-A. Moreau, S. Manzi & M. Gardes. 2011. — Comparative phylogenies and host specialization in the alder ectomycorrhizal fungi *Alnicola*, *Alpova* and *Lactarius* (Basidiomycota) in Europe. *BMC Evol. Biol.,* 11, p. 40.

Romagnesi, H. 1982. — Quelques espèces rares ou nouvelles de macromycètes. IX – *Amanitacées*. *Bull. Soc. mycol. France*, 98 (2), p. 165-173.

Romagnesi, H. 1992. — Prodrome à une Flore analytique des Agaricomycetes. II. *Bull. Soc. mycol. France*, 108, p. 71-86.

Rouzeau, C. 1967. — Une amanite nouvelle en Gironde : *Amanita alnicola* (Rouzeau et Massart). *Bull. Féd. mycol. Dauphiné-Savoie*, 23, p. 8-10.

Rouzeau, C. 1981. — Une récolte d'*Amanita friabilis* en Haute-Savoie. *Bull. Féd. mycol. Dauphiné-Savoie* 81, p. 16, 21-22.

Saba, M., D. Haelewaters, M. Fiaz, A. N. Khalid & D. Pfister. 2019. — *Amanita mansehraensis*, a new species in section *Vaginatae* from Pakistan. *Phytotaxa*, 401 (3), p. 199. doi : 10.11646/phytotaxa. 401.3.5

Secretan, L. 1833. — *Mycographie suisse*, ou description des champignons qui croissent en Suisse, particulièrement dans le canton de Vaud, aux environs de Lausanne. Tome premier. P. A. Bonnant, Genève, 522 p.

Seyot, P. 1930. — *Les Amanites et la tribu des Amanitées*. Les Arts Graphiques Modernes, Nancy, 120 p.

Singer, R. 1943. — *Das System der Agaricales*. 3. Ann. mycol., 41, p. 1-189.

Singer, R. 1949 (publié en 1951). — The Agaricales (Mushrooms) in modern taxonomy. *Lilloa*, 22, p. 1-832.

Singer, R. 1986. — *The Agaricales in modern taxonomy*, 4e éd. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, 981 p.

Tang, L. P., Q. Cai, S. Lee, B. Buyck, P. Zhang & Z.-L. Yang. 2015. — Taxonomy and phylogenetic position of species of *Amanita* sect. *Vaginatae* s.l. from tropical Africa. *Mycol. Progr.*, 14, p. 1-15.

Thongbai, B., K. D. Hyde, S. Lumyong & O. Raspé. 2018. — High undescribed diversity of *Amanita* section *Vaginatae* in northern Thailand. *Mycosphere*, 9 (3), p. 462-494. DOI 10.5943/mycosphere/9/3/3

Tulloss, R. E., T. W. Kuyper, E. C. Vellinga, Z.-L. Yang, R. E. Halling, J. Geml, S. Sánchez-Ramírez, S. C. Gonçalves, J. Hess & A. Pringle. 2016. — The genus *Amanita* should not be split. *Amanitaceae*, 1 (3), p. 1-16.

Tulloss, R. E. 1993. — *Amanita pachysperma, Amanita subvirginiana*, and *Amanita virginiana* (Taxonomy and distribution) with notes on description of the lamella trama in *Amanita*. *Mycotaxon,* 49, p. 449-475.

Tulloss, R. E. 1994. — Type studies in *Amanita* section *Vaginatae* I : some taxa described in this century (studies 1-23) with notes on description of spore and refractive hyphae in *Amanita*. *Myxotaxon*, 52, p. 305-396

Tulloss, R. E., & T. Borgen. 1996. — *Amanita mortenii* – a correction. Emendation was inappropriate. *Mycotaxon*, 59, p. 419-425.

TULLOSS, R. E., & G. GULDEN. 1999. — Fluesopper i Norge. *Blekksoppen*, 27 (79), p. 3-12.

TULLOSS, R. E., & E. MOSES. 1995. — *Amanita populiphila* – a new species from the Central United States. *Mycotaxon*, 53, p. 455-466.

TULLOSS, R. E., & G WRIGHT. 1989. — *Amanita protecta* – a new species from Coastal Southern California. *Mycotaxon*, 34 (2), p. 615-622.

TULLOSS, R. E., & Z.-L. YANG (dir.). 2015. — *Amanitaceae* studies. Accessible en ligne : *http://www.amanitaceae.org* (consulté le 28 juin 2016).

TULLOSS, R. E. 2005. — *Amanita*-distribution in the Americas with comparison to eastern and southern Asia and notes on spore character variation with latitude and ecology. *Mycotaxon*, 93, p. 189-231.

ULLAH, S., A. W. WILSON, R. E. TULLOSS, M. FIAZ, G. M. MUELLER & A. N. KHALID. 2019. — *Amanita cinis* and *A. olivovaginata* (Basidiomycota, Amanitaceae), two new species, and the first record of *A. emodotrygon*, from Northwestern Pakistan. *Turkish J. Bot.*, 43, doi: 10.3906/bot-1903-21

VARGAS, N., A. BERNAL, V. SARRIA, A. FRANCO-MOLANO & S. RESTREPO. 2011 — Amatoxin and phallotoxin composition in species of the genus *Amanita* in Colombia: a taxonomic perspective. *Toxicon*, 58 (6–7), p. 583-590.

VENTURELLA, G., A. SAITTA & M. CONTU. 2006. — A key for the identification for the *Amanita* species, sect. *Vaginatae*, subsect. *Ovigerae* (*Basidiomycota, Amanitaceae)* from Sicily. *Naturalista sicil.*, S. IV, XXX (3-4), p. 419-430.

VIZZINI, A., M. ZOTTI, M. TRAVERSO, E. ERCOLE, P.-A. MOREAU, G. KIBBY, G. CONSIGLIO, A. P. CULLINGTON, J.-M. MOINGEON & U. PEINTNER. 2016. — Variability, host range, delimitation and neotypification of *Amanita simulans* (*Amanita* section *Vaginatae*): collections associated with *Helianthemum* grasslands, and epitypification of *A. lividopallescens*. *Phytotaxa*, 280 (1), p. 1-22.

WEISS, M., Z.-L. YANG & F. OBERWINKLER. 1998. — Molecular phylogenetic studies in the genus *Amanita*. *Can. J. Bot.,* 76, p. 1170-1179.

WHITE, T. J, T. D. BRUNS, S. LEE & J. TAYLOR. 1990. — Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Dans M. A. INNIS, D. H. GELFAND, J. J. SNINSKY & T. J. WHITE (dir.). *PCR Protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, New York, USA, p. 315-322.

WOLFE, B. E., R. E. TULLOSS & A. PRINGLE. 2012. — The irreversible loss of a decomposition pathway marks the single origin of an ectomycorrhizal symbiosis. *PLoS ONE*, 7 (7), p. e39597. doi:10.1371/journal.pone.0039597

YANG, Z.-L. 1997. — Die *Amanita*-Arten von Südwestchina. *Bibl. mycol.*, 170, p. 1-240.

YANG, Z.-L., T.-H. LI & X.-L. WU. 2001. — Revision of *Amanita* collections made from Hainan, southern China. *Fungal Div.*, 6, p. 149-165.

WARTCHOW, F., R. E. TULLOSS & M. A. Q. CAVALCANTI. 2009. *Amanita lippiae:* a new species from the semi-arid caatinga region of Brazil. *Mycologia*, 101, p. 864-870.

ZHANG, L.-F., J.-B. YANG & Z.-L. YANG. 2004. — Molecular phylogeny of eastern Asian species of *Amanita* (Agaricales, Basidiomycota): taxonomic and biogeographic implications. *Fungal Div.*, 17, p. 219-238.

ANNEXE

Liste des séquences analysées. La classification proposée reprend les résultats illustrés par la fig. 4.
En gras : séquences générées pour cette étude. L'astérisque (*) indique les séquences issues de récoltes-types.

Taxon	Séquences de référence (ITS)	Publication	Pays		Identification originale	CLADE :
Stirpe *Magnivolvata* inéd.						CLADE 1
Amanita « trygonion » Tulloss et coll., inéd.	KU186809	Inédit	États-Unis			
Amanita magnivolvata Aalto	**MN490645**	**Cet article**	**Finlande**	**Holotype**		
Amanita pachyvolvata Bon	**MN490652**	**Cet article**	**France**			
Amanita praelongipes Kärcher et Contu	**MN490677**	**Cet article**	**Allemagne**	**Holotype**		
NON CLASSÉES :						
Amanita « justicei » Tulloss et Kudzma, inéd.	KY614228	Inédit	États-Unis			
Amanita brunneoumbonata Thongbai et coll..	MF461579	Thongbai et coll., 2018	Thaïlande	Holotype		
Amanita cingulata J.W. Liu et Zhu L. Yang	NR_158347	Liu et coll., 2017	Chine			
Amanita flammeola Pegler et Piearce	MF461585	Thongbai et coll., 2018	Congo-Kinshasa			
Amanita flavidocerea Thongbai et coll.	MF461578	Thongbai et coll., 2018	Thaïlande			
Amanita madagascariensis Ling Ping Tang et coll.	JQ512096	Tang et coll. 2015	Madagascar			
Stirpe *Argentea* inéd. (stirpe *Ovalispora* Tulloss, inéd.)						

Amanita alboflavescens Hongo	KM052555 FJ441037	Kim et coll., 2013 Inédit	Corée du Sud Chine			**CLADE 2**
Amanita argentea Huijsman	**MN490675** MN490650 **MN490698**	**Cet article** Cet article **Cet article**	**France** France **France**	**Épitype** **Topo-type**		
Amanita electra Hanss	**MN490646**	**Cet article**	**France**	**Holotype**		
Amanita huijsmanii F. Massart et Rouzeau	**MN490684** MN490683 MN490687 MN490666 MN490689 **MN490700**	**Cet article** Cet article Cet article Cet article Cet article **Cet article**	**France** France France France Italie **France**	**Holotype** **Isotype**		
Amanita ovalispora Boedijn	FJ441041	Inédit	Chine			
Amanita subovalispora Thongbai, Raspé et K. D. Hyde	MF461580	Thongbai et coll., 2018	Thailande			
Stirpe *Fulva* Tulloss, inéd.						**CLADE 3**
Amanita « cyclops » Tulloss et coll., inéd.	MG252695	Inédit	États-Unis			
Amanita fulva Fr.	UDB002324 MN490693 KP284291 FJ890027	Inédit Cet article Inédit Vargas et coll., 2011	Danemark France Canada Colombie		*A. daimoniocc-tantes* *A. fuligineodisca*	
Amanita fulvoides Neville et Poumarat	**MN490672** MN490680 MN490676 MN490674	**Cet article** Cet article Cet article **Cet article**	**France** France France Italie	**Holotype** **Holotype**	 *A. badia* *A. vaginata* var. *avellanea*	
Amanita orientifulva Yang et coll.	AY436464	Zhang et coll., 2004	Chine	Holotype		

CLADE :	CLADE 3 (suite)					
Taxon	**Séquences de référence (ITS)**	**Publication**	**Pays**		**Identification originale**	
Amanita pachycolea D. E. Stuntz	KT874953	Inédit	Mexique			
Amanita suborientifulva Raspé et coll.	MF461584	Thongbai et coll. 2018	Thaïlande			
Amanita umbrinolutea (Gillet) Bataille	**MN490681** MN490657 **MN490658**	**Cet article** Cet article **Cet article**	**France** France **France**	**Néotype**		
NON CLASSÉES :						
Amanita albidostipes Cui et coll.	NR_159585	Cui et coll., 2018	Chine	Holotype		
Amanita changtuia Cui et coll.	NR_159572	Cui et coll., 2018	Chine	Holotype		
Amanita cinnamomea Thongbai et coll.	MF461577	Thongbai et coll., 2018	Thaïlande			
Amanita lignitincta Yang ex Cui et coll.	MH508423	Cui et coll., 2018	Chine			
Amanita luteoparva Thongbai et coll.	MF461575	Thongbai et coll. 2018	Thaïlande			
Amanita orienticrocea Yang et coll.	MH508461	Cui et coll., 2018	Chine			
Amanita pallidocarnea (Höhn.) Boedijn	MH508482	Cui et coll., 2018	Chine			
Amanita punctata (Cleland et Cheel) D. A. Reid	AB015693	Oda et coll. 1999	Japon			
Amanita spadicea Pers.	**MN690470** **MN490685**	**Cet article** **Cet article**	**France** **France**			
Amanita zonata Cui et coll.	MH508656	Cui et coll., 2018	Chine			
Amanta brunneoprocera Thongbai, Raspé et K. D. Hyde	MF461573	Thongbai et coll. 2018	Thaïlande			
Stirpe *Strangulata* Fraiture, inval.						

Amanita ceciliae (Berkeley et Broome) Bas	**MN490692** **MN490655**	**Cet article** **Cet article**	**France** **France**			**CLADE 4**
Amanita drummondii E. M. Davison	NR_137609	Davison et coll., 2015	Australie			
Amanita griseofolia Zhu L. Yang	NR_119498	Zhang et coll. 2004	Chine	Holotype		
Stirps *Submembranacea* Fraiture, inval.						
Amanita constricta Thiers et Ammirati	DQ384583	Inédit	Canada			
Amanita olivaceogrisea Kalamees	KU867878 MN490663 **MN490664**	Inédit Cet article **Cet article**	Allemagne Estonie **Estonie**			
Amanita sichotensis Malysheva et Kovalenko	KM658294	Malysheva, et Kovalenko, 2015	Russie			
Amanita submembranacea (Bon) Gröger	KM658295 KT317713	Malysheva et Kovalenko, 2015 Inédit	Russie Danemark (Groenland)		*A. mortenii*	
Amanita submembranacea var. *griseoargentata* Contu	**MN490661**	**Cet article**	**France**			
NON CLASSÉES :						
Amanita « texasorora » Tulloss et coll., inéd.	KP662530	Inédit	USA			
Amanita cinctipes Corner et Bas	MH508305	Cui et coll. 2018	Chine			
Amanita flavidogrisea Thongbai et coll.	MF461574	Thongbai et coll. 2018	Thaïlande			
Amanita liquii Yang et coll.	NR_119499	Zhang et coll. 2004	Chine	Holotype		
Amanita neocinctipes Zhu L. Yang et coll.	MH508443	Cui et coll., 2018	Chine	Holotype		
Amanita rhacopus Y. Lamoureux	MK580675	Lambert et coll., 2018	Canada			

Taxon	Séquences de référence (ITS)	Publication	Pays		Identification originale
CLADE :					**CLADE 5**
Stirpe *Albogrisescens* inéd.					
Amanita albogrisescens Contu	**MN490654** MN490665 KX834249 KX834251 NR_159595	**Cet article** Cet article Vizzini et coll., 2016 Vizzini et coll., 2016 Cui et coll. 2018	**France** France Italie Italie Chine	 Holotype	 *Amanita malleata* *Amanita separata* *A. shennongjiana*
Amanita albogrisescens f. *subglobispora* Hanss	**MN490648** **MN490694**	**Cet article** **Cet article**	**France** **Espagne**	**Holotype**	
Amanita alseides Hanss	**MN490649** MN490678 MN490697 MN490662 **MN490659**	**Cet article** Cet article Cet article Cet article **Cet article**	**France** France France France **Italie**	**Holotype**	
Amanita basiana Tulloss et M. Traverso	NR_154691	Inédit	Italie	Holotype	
Amanita griseoumbonata Cui et coll.	NR_159579	Cui et coll., 2018	Chine	Holotype	
Amanita varricolor Y. Lamoureux	NR_159564	Lambert et coll., 2018	Canada	Holotype	
Stirpe *Lividopallescens* Fraiture, inval.					
Amanita chiui Cui et coll.	NR_159573	Cui et coll., 2018	Chine	Holotype	
Amanita griseofusca J. Khan et M. Kiran	NR_159567	Kiran et coll. 2018	Pakistan	Holotype	
Amanita lividopallescens (Gillet) Bigeard et Guillemin	KX834245 KX834249 **MN490679**	Vizzini et coll., 2016 Vizzini et coll., 2016 **Cet article**	France Italie **Belgique**	Épitype	

Amanita lividopallescens f. *malleata* (Piane ex Bon Hanss	**MN545697**	**Cet article**	**France**		*Amanita malleata*	**CLADE 5** (suite 1)
Stirpe *Mairei* Fraiture, inval.						
Amanita mairei Foley	KX834248 MN490695 **MN490682**	Vizzini et coll., 2016 Cet article **Cet article**	Italie France **Italie**			
Amanita brunneofuliginea Zhu L. Yang	MH508271 MH508268	Cui et coll., 2018 Cui et coll., 2018	Chine Chine			
Amanita brunneofuliginea f. *ochraceopallida* (Contu) Hanss	**MN490653** MN490688 MN490660 MN490643 MN490644 KP258996 KY817310	**Cet article** Cet article Cet article Cet article Cet article Inédit Jabeen et coll., 2017	**France** France France France France Pakistan		 *Amanita pini* *Amanita pini* *Amanita subnigra* *Amanita glarea*	
Amanita brunneofuliginea f.*ochraceomaculata* (Neville et coll.) P.-A. Moreau	**MN490673**	**Cet article**	**Italie**	Holotype	*Amanita ochraceomaculata*	
Amanita mansehraensis Ullah et coll.	MG195980 MG195981 MG195982	Ullah et coll. 2019	Pakistan			
Amanita supravolvata Lanne	NR_154693 MN490669 MN490647 MN490651 MN490670 MN490671 **MN490701**	Inédit Cet article Cet article Cet article Cet article Cet article **Cet article**	France Allemagne France Italie France France **France**	Isotype Holotpe	 *Amanita vaginata* f. *roseilamellata* *Amanita pini* *Amanita pini*	
Stirpe *Betulae* inéd.						

CLADE :	CLADE 5 (suite 2)				
Taxon	**Séquences de référence (ITS)**	**Publication**	**Pays**		**Identification originale**
Amanita betulae Neville et Poumarat	**MN490668**	**Cet article**	**France**	**Holotype**	
Amanita « kryorhodon » Tulloss et Kudzma, inéd.	KX270308	Inédit	Danemark (Groenland)		
Stirpe *Populiphila* Tulloss, inéd.					
Amanita beckeri Huijsm.	**MN490686** **MN490691**	**Cet article** **Cet article**	**France** **France**		
Amanita populiphila Tulloss et E. Moses	NR_154689	Inédit	USA	Holotype	
Amanita protecta Tulloss et G. Wright	NR_154690	Inédit	USA	Holotype	
Amanita simulans Contu	KX834255 **MN490696**	Vizzini et coll., 2016 **Cet article**	Italie **France**	Néotype	
Stirpe *Coryli* inéd.					
Amanita « albiceps » Lamoureux	KP224316	Inédit	Canada		
Amanita « chiricahuana » Tulloss	KX219634	Inédit	USA		
Amanita « luzernensis » Tulloss et coll.	MF422621	Inédit	USA		
Amanita alba ss. UNITE	UDB002307 **MN493559**	Inédit Cet article	Danemark France		
Amanita cistetorum Contu et Pacioni	KX834235 KX834236	Vizzini et coll., 2016	Italie		

CLADE 5 (suite et fin)						**Clades « orphelins »**
Amanita coryli Neville et Poumarat	**MN490667** MN490656 MN490690 MN490699 KX834241	**Cet article** Cet article Cet article Cet article Vizzini et coll., 2016	**France** France France France Norvège	**Holotype**	*Amanita groenlandica*	
Stirpe « néotropicale »						
Amanita arenicola O. K. Mill. et Lodge	KU985211	Inédit	Royaume-Uni (Îles Vierges britanniques)	Paratype		
Amanita lippiae Wartchow et Tulloss	KP258991	Inédit	Brésil			
NON CLASSÉES :						
Amanita crocea (Quél.) Singer	UDB002438	Inédit	Royaume-Uni			
Amanita dryophila Consiglio et Contu	KX834238	Vizzini et coll. 2016	Italie			
Amanita velosa (Peck) Lloyd	GQ250409	Inédit	États-Unis			
Amanita brunneosquamata Thongbai et coll.	MF461581	Thongbai et coll., 2018	Thaïlande			
Amanita friabilis (P. Karst.) Bas	KU248104	Inédit	France			
Amanita hamadae Nagas. et Hongo	MH508395	Cui et coll. 2018	Chine			
Amanita olivaceofusca Cui et coll.	MH508459	Cui et coll. 2018	Chine			
Amanita retenta Cui et coll.	NR_159591	Cui et coll. 2018	Chine	Holotype		