

FAPESP - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo

Projeto de pesquisa: Diversidade e relações filogenéticas em Mycenaceae (Agaricales, Basidiomycota) com ênfase nas espécies da Mata Atlântica.

Proponente: Alexandre Gonçalves dos Santos e Silva Filho

Supervisor: Prof. Dr. Nelson Menolli Junior

Projeto vinculado ao auxílio de pesquisa na modalidade Jovem Pesquisador: Cogumelos comestíveis da Mata Atlântica: diversidade e viabilidade de cultivo, processo nº 18/15677-0.

Instituição sede: Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de São Paulo (IFSP).
Campus São Paulo. São Paulo, SP, Brasil

Resumo: dentre os fungos integrantes dos sistemas florestais, Mycenaceae (Agaricales, Basidiomycota) agrupa aproximadamente 900 espécies de cogumelos predominantemente saprófitos e com ampla distribuição no mundo. Atualmente, 16 gêneros são tratados em Mycenaceae, porém apenas seis deles foram reconhecidos com base filogenética molecular. Estudos filogenéticos reconheceram Mycenaceae como grupo monofilético e revelaram o *status* polifilético dos gêneros *Mycena* e *Panellus*. Entretanto, as relações filogenéticas dos membros da família ainda não foram elucidadas, e algumas lacunas relacionadas à delimitação de gêneros, subgêneros, seções e subseções; assim como à posição de espécies, precisam ser melhor investigadas. A Mata Atlântica abriga uma grande diversidade de Mycenaceae, com a ocorrência de aproximadamente 90 espécies. Ainda assim, estima-se que muitas delas ainda estão por serem descritas. Entre as espécies de Mycenaceae descritas ou registradas para a Mata Atlântica, apenas cinco possuem dados moleculares disponíveis. Desse modo, o presente projeto visa registrar e caracterizar a diversidade dos representantes de Mycenaceae que ocorrem na Mata Atlântica e reavaliar as suas relações com base na taxonomia e na sistemática filogenética molecular. Para isso, serão analisadas características macro e microscópicas de novas coletas e de exsiccatas de representantes de Mycenaceae disponíveis em herbários. As relações filogenéticas dos táxons de Mycenaceae serão avaliadas com base na reconstrução filogenética a partir dos dados já disponíveis em banco de sequências e de novos dados a serem gerados. Pretende-se ampliar o registro de espécies de Mycenaceae com a possibilidade de descrever novos táxons, além de elucidar as suas relações filogenéticas.

Palavras-chave: Agaricomycetes, cogumelos mycenoides, Funga, *Mycena*, sistemática, taxonomia.

FAPESP - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo

Research project: Diversity and phylogenetic relationships in Mycenaceae (Agaricales, Basidiomycota) with emphasis on species from Atlantic Forest.

Proponent: Alexandre Gonçalves dos Santo e Silva Filho

Supervisor: Prof. Dr. Nelson Menolli Junior

Project linked to young investigators research grants: Mushrooms in the Atlantic Forest: diversity and potential of edible species, grant number: 18/15677-0.

Home Institution: Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de São Paulo (IFSP). Campus São Paulo. São Paulo, SP, Brasil

Abstract: among the members of fungi in forest systems, Mycenaceae (Agaricales, Basidiomycota) groups approximately 900 species of mushrooms, which are predominantly saprophytic and worldwide distributed. Currently, 16 genera are treated in Mycenaceae, although only six of them have been recognized on a molecular phylogenetic basis. Phylogenetic studies recognized Mycenaceae as a monophyletic group and revealed the polyphyletic status of the genera *Mycena* and *Panellus*. However, the phylogenetic relationships of family entities have not been well-elucidated, and some gaps related to the delimitation of genera, subgenera, sections and subsections; as well as species position need to be further investigated. The Brazilian Atlantic Forest harbors a high diversity belonging to Mycenaceae, with the occurrence of approximately 90 species. Even so, it is estimated that many other species can be described. Among the described and recorded species of Mycenaceae from the Atlantic Forest, only five have got molecular data available. Thus, this project aims to record and characterize the diversity of Mycenaceae representatives occurring in the Atlantic Forest and re-evaluate their relationships based on taxonomy and molecular phylogenetic systematics. Therefore, macro and-microscopic characteristics of new collections and exsiccatae of Mycenaceae representatives available in herbaria will be analyzed. The phylogenetic relationships of Mycenaceae taxa will be evaluated based on phylogenetic reconstruction with data available in sequence database and new ones to be generated. It is intended to expand the record of Mycenaceae species from Brazil, with the possibility of describe new taxa and elucidate the phylogenetic relationships of Mycenaceae.

Key words: Agaricomycetes, Funga, mycenoid mushrooms, *Mycena*, systematics, taxonomy.

1 Enunciado do problema

O Brasil é uma região pouco explorada em termos de sua biodiversidade; estima-se que o território do país possua pelo menos sete vezes mais espécies do que as já referidas até o momento atual (Lewinsohn & Prado 2005a, 2005b). Dentre os biomas e domínios fitogeográficos brasileiros, a Mata Atlântica é considerada a segunda maior floresta tropical e subtropical da América do Sul e uma das mais diversas do planeta (Tabarelli et al. 2005). Embora cubra menos de 1% da superfície da Terra, considera-se que a região abrigue 7% das espécies conhecidas (Myers et al. 2000), sendo tida como um dos 34 *hotspots* de biodiversidade do mundo (Osilon & Dinerstein 2002).

Dentre os integrantes dos sistemas florestais, os fungos agaricoides são compostos predominantemente por fungos formadores de cogumelos (macrofungos). Agaricales (Basidiomycota) é o grupo mais conspícuo e diverso de macrofungos e, possivelmente, um dos mais bem estudados. Mycenaceae Overeem é uma das 38 famílias de Agaricales, agrupando aproximadamente 900 espécies (He et al. 2019) e abrigando também a maior diversidade dos fungos bioluminescentes (Desjardin et al. 2008), além de aproximadamente 30 espécies potencialmente comestíveis (Li et al. 2020). Espécies de Mycenaceae estão amplamente distribuídas pelo mundo (He et al. 2019), onde são importantes componentes em ecossistemas florestais como decompositoras de troncos, galhos e folhas da serapilheira (Kirk et al. 2008).

O nome Mycenaceae foi validamente publicado por Overeem (1926) para abrigar os gêneros *Mycena* (Pers.) Roussel e *Prunulus* Gray. No entanto, a história taxonômica de Mycenaceae teve início no século XVIII, a partir dos trabalhos de Persoon (1797). Desde então, a classificação de Mycenaceae vem acompanhando a classificação e as mudanças da ordem Agaricales, da família Tricholomataceae Lotsy *sensu lato* e principalmente do gênero tipo, *Mycena*.

No século XVIII, diversos táxons de fungos agaricoides e de morfologia similar foram descritos e classificados em *Agaricus* L. (Linnaeus 1753a, 1753b). Posteriormente, Persoon (1797) propôs *Agaricus* seção *Mycena* Pers. para agrupar as espécies agaricoides com basidioma pequeno, píleo fino e convexo, com margem sulcada, lamelas não deliquescentes e estipe oco. Roussel (1806) elevou o status de *Agaricus* seção *Mycena* a subgênero e o inseriu na série *Amanitoide* de *Agaricus*. Ainda no mesmo período, Fayod (1889) introduziu 27 nomes de tribos para fungos agaricoides, incluindo *Myceneae* Fayod ex Ulbricht para *Mycena* e gêneros correlacionados.

Kühner (1938) reconheceu *Mycena* como um gênero, dividindo-o em dois subgêneros: *Eu-Mycena* Kühner e *Para-Mycena* Kühner. No mesmo período, Singer (1936) reorganizou Agaricales atribuindo o gênero *Mycena* à família Tricholomataceae tribo *Marasmieae* Fayod ex Ulbricht. Posteriormente, Singer (1951) redefiniu novamente a classificação de Agaricales e passou a aceitar a classificação de Faoyd (1889) de abrigar *Mycena* na tribo *Myceneae*. Singer (1951) também incluiu na tribo *Myceneae* gêneros com morfologia similar à *Mycena*, como *Hydropus* Kühner ex Singer, *Xeromphalina* Kühner & Maire e *Filoboletus* Henn. Finalmente, Singer (1986) propôs a classificação que seria a base para vários trabalhos de sistemática subsequentes. Nesse trabalho, ele manteve *Mycena* e os gêneros supracitados na tribo *Myceneae* e, adicionalmente, incluiu na tribo os gêneros *Amporoina* Singer, *Delicatula* Fayod, *Hemimycena* Singer, *Pegleromyces* Singer, *Dennisiomyces* Singer, *Fayodia* Kühner e *Baeospora* Singer.

O primeiro estudo filogenético amplo e mais abrangente de Agaricales, conduzido por Moncalvo et al. (2002), reconheceu *Mycenaceae* como grupo monofilético. De acordo com essa análise, a família passou a ser circunscrita pelos gêneros do clado ‘mycenaceae’, formado por *Mycena sensu stricto*, representado por sua espécie tipo *Mycena galericulata* (Scop.) Gray, além de *Prunulus*, *Favolaschia* (Pat.) Pat., *Resinomyцена* Redhead & Singer, *Panellus* P. Karst., *Dictyopanus* Pat., *Filoboletus*, *Poromyцена* Overeem e *Mycenoporella* Overeem. Apesar disso, *Mycena sensu lato* foi considerado como gênero polifilético, com representantes em três diferentes linhagens: duas no clado ‘mycenaceae’ e uma no clado ‘adonis’ (Moncalvo et al. 2002). Alguns dos outros gêneros da tribo *Myceneae sensu* Singer (1986) passaram a compor outros seis cladogramas distintos: *Hydropus* nos cladogramas ‘hydropoide’ e ‘baeosporoide’, *Xeromphalina* no clado ‘xeromphalinoide’, *Hemimycena* no clado ‘hemimycena’, *Baeospora* no clado ‘baeosporoide’ e *Fayodia* no clado ‘fayoidioide’.

Baseados em análise filogenética *multilocus*, Matheny et al. (2006) confirmaram o *status* monofilético de *Mycenaceae*, encontrando-se ancorada no clado ‘tricholomatoide’ e intimamente relacionada à Tricholomataceae *sensu stricto*, à Lyophyllaceae Jülich e à Entolomataceae Kotl. & Pouzar. Por outro lado, foi evidenciado que os gêneros *Hemimycena*, *Baeospora* e *Hydropus* estariam intimamente relacionados ao clado ‘marasmioide’, enquanto *Xeromphalina* posicionado no clado ‘hygrophoroide’ (Matheny et al. 2006). O estudo também confirmou o *status* polifilético de *Mycena*, conforme indicado por Moncalvo et al. (2002), com representantes em três linhagens distintas, sendo uma nova linhagem no clado ‘hydropoide’.

Já nos estudos mais recentes de Dentinger et al. (2016) *Mycenaceae* parece intimamente relacionada à Cyphellaceae Lotsy, Marasmiaceae Roze ex Kühner, Omphalotaceae Bresinsky e

Physalacriaceae Corner, todos na então subordem proposta: Marasmiineae Aime, Dentinger & Gaya. Karunarathna et al. (2020), ao descreverem *Roridomyces phyllostachydis* Karun., Mortimer, Axford, trouxeram duas árvores com representantes dos gêneros *Cruentomyцена* R.H.Petersen, Kovalenko & O.V. Morozova, *Hemimycena*, *Mycena*, *Panellus*, *Resinomyцена*, *Roridomyces* Rexer, *Sarcomyxa* P. Karst. e *Xeromphalina*. Nesse estudo, *Panellus* apareceu como grupo polifilético e intimamente relacionado aos gêneros *Cruentomyцена* e *Hemimycena*. No entanto, os estudos de Karunarathna et al. (2020) não definiram o limite filogenético de Mycenaceae.

He et al. (2019) e Wijayawardene et al. (2020) apresentaram os esboços mais recentes acerca da classificação de fungos agaricoides e de morfologia similar, respaldando-se principalmente no banco de nomes do Index Fungorum (2019) e nos trabalhos de Kirk et al. (2008, 2013). Ambos os trabalhos relacionaram 16 nomes de gêneros a Mycenaceae (Tabela 1). No entanto, conforme estudos de Moncalvo et al. (2002) e Matheny et al. (2006), alguns gêneros considerados por He et al. (2019) e Wijayawardene et al. (2020), como *Heimiomyces*, *Hemimycena*, *Sarcomyxa*, *Tectella* Earle e *Xeromphalina*, não formam linhagens dentro do clado ‘mycenaceae’. *Hydropus*, que ainda vem sendo considerado por alguns autores como gênero de Mycenaceae, foi recentemente delimitado em *Porotheleaceae* Murrill (Vizzini et al. 2019). Outros gêneros, como *Atheniella* Redhead, Moncalvo, Vilgalys, Desjardin & B.A. Perry, *Decapitatus* Redhead & Seifert, *Flabellimycena* Redhead e *Mycopan* Redhead, Moncalvo & Vilgalys, apesar de serem considerados por He et al. (2019) e Wijayawardene et al. (2020) como membros de Mycenaceae, nunca foram investigados com base filogenética molecular para confirmação dessa classificação.

Tabela 1: Gêneros de Mycenaceae, número de espécies conhecidas (He et al. 2019) e posição filogenética dos gêneros conforme a bibliografia indicada.

Gênero	Nº de espécies	Posição filogenética	Referências
<i>Atheniella</i>	7	dados moleculares indisponíveis	He et al. (2019)
<i>Cruentomyцена</i>	3	clado ‘mycenaceae’	Karunarathna et al. (2020)
<i>Decapitatus</i>	1	dados moleculares indisponíveis	He et al. (2019)
<i>Favolaschia</i>	≈ 50	clado ‘mycenaceae’	Moncalvo et al. (2002)
<i>Flabellimycena</i>	1	dados moleculares indisponíveis	He et al. (2019)
<i>Heimiomyces</i>	7	clado ‘xeromphalinoide’	Moncalvo et al. (2002)
<i>Hemimycena</i>	≈ 60	clado ‘hemimycena’	Moncalvo et al. (2002)

<i>Hydropus</i>	≈100	clados 'hydropoide' e 'baesporoide', família Porotheleaceae	Moncalvo et al. (2002) Vizzini et al. (2019)
<i>Mycena</i>	≈ 600	clados 'mycenaceae', 'adonis' e 'hydropoide'	Moncalvo et al. (2002) Matheny et al. (2006)
<i>Mycopan</i>	1	dados moleculares indisponíveis	He et al. (2019)
<i>Panellus</i>	≈ 50	clado 'mycenaceae'	Moncalvo et al. (2002)
<i>Resinomyцена</i>	10	clado 'mycenaceae'	Moncalvo et al. (2002)
<i>Roridomyces</i>	9	clado 'mycenaceae'	Karunarathna et al. (2020)
<i>Sarcomyxa</i>	2	clado 'hygrophoroide'	Matheny et al. (2006)
<i>Tectella</i>	3	posição incerta	Moncalvo et al. (2002)
<i>Xeromphalina</i>	32	clado 'xeromphalinoide'	Moncalvo et al. (2002)

Mycena sensu lato é o gênero de Mycenaceae mais diverso e mais bem sistematizado, com aproximadamente 600 espécies descritas (He et al. 2019) em 31 seções (Maas Geesteranus & de Meijer 1997; Na & Bau 2019). O gênero apresenta 22 nomes genéricos relacionados (He et al. 2019) e traz algumas dúvidas quanto aos seus sinônimos. O nome *Filoboletus* é um exemplo dessa problemática. As relações filogenéticas entre as espécies de *Filoboletus* não foram ainda estudadas, assim como suas afinidades genéricas permanecem não resolvidas (Vydryakova et al. 2014). Além disso, há muitas espécies de *Mycena* descritas mas nunca revisadas ou muito menos sequenciadas ou incluídas em estudos filogenéticos, e não se sabe exatamente se são, de fato, espécies pertencentes à *Mycena sensu stricto*. Das 31 seções de *Mycena sensu lato*, apenas cinco foram reconhecidas em *Mycena sensu stricto* (Na & Bau 2019), as outras 26 seções nunca foram revisadas ou investigadas do ponto de vista de suas posições filogenéticas. *Mycena* seção *Roridae* Kühn., por exemplo, deu origem ao gênero *Roridomyces* (Rexer 1994), que teve seu *status* genérico confirmado posteriormente a partir de análises filogenéticas (Karunarathna et al. 2020).

Favolaschia e *Panellus* são outros gêneros que merecem atenção quanto a sua classificação infragenérica. *Favolaschia* possui aproximadamente 50 espécies descritas (He et al. 2019), classificadas em duas seções: *Favolaschia* seção *Anechinus* Singer e *Favolaschia* seção *Favolaschia*; e seis subseções (Singer 1974). Johnston et al. (2006) realizaram um estudo filogenético com *Favolaschia* e reconheceram *Favolaschia* seção *Anechium* como grupo monofilético. Posteriormente, Capelari et al. (2013) realizaram um estudo com coleções de *Favolaschia* da Mata Atlântica e trouxeram estabilidade para *Favolaschia* seção *Favolaschia*. Entretanto, as relações filogenéticas entre as subseções precisam ainda ser investigadas. O gênero polifilético *Panellus* possui aproximadamente 50 espécies descritas (He et al. 2019) e foi dividido em dois subgêneros: *Panellus* subg. *Mittelus* Burdsall & O.K. Miller e *Panellus* subg. *Panellus* (Burdsall & Miller 1975). Apesar de nenhum estudo filogenético confirmar o *status* monofilético desses subgêneros, possivelmente eles devem representar as duas linhagens distintas evidenciadas nas análises

Karunarathna et al. (2020).

1.1 Mycenaceae no Brasil e em áreas da Mata Atlântica brasileira

No Brasil, Mycenaceae é bem representada pelos gêneros *Favolaschia* (15 spp.), *Hemimycena* (4 spp.), *Mycena* (\approx 110 spp.), *Panellus* (4 spp.), *Resinomycena* (1 sp.), *Roridomyces* (4 spp.) e *Xeromphalina* (5 spp.) (Singer 1953, 1974, 1989; Maas Geesteranus & de Meijer 1997; Pegler 1997; de Meijer 2006, 2008, Capelari et al. 2013; Desjardin et al. 2016). Coleções desses gêneros vêm sendo reportadas para todos os biomas exceto no Pampa (Maia et al. 2015). Espécies de *Mycena* também vêm sendo encontradas em florestas exóticas de *Pinus* (Karstedt & Sturmer 2008). O Cerrado e a Caatinga são as regiões fitogeográficas onde poucas coleções de *Mycena* foram reportadas ou descritas (Bononi et al. 2008, 2017; Alves & Nascimento 2014). Já na Amazônia, a diversidade de Mycenaceae foi mais bem explorada, com aproximadamente 50 espécies dos gêneros *Favolaschia*, *Hemimycena*, *Mycena* e *Xeromphalina* descritas ou mencionadas como novos registros para essa região (Spegazzini 1889; Singer 1974, 1989).

A Mata Atlântica é o bioma brasileiro melhor inventariado em relação à Mycenaceae, com a ocorrência dos gêneros *Favolaschia* (15 spp.), *Mycena* (\approx 70 spp.), *Panellus* (4 spp.), *Resinomycena* (1 sp.), *Roridomyces* (4 spp.) e *Xeromphalina* (3 spp.) (Rick 1919, 1930, 1938; Singer 1974; Bononi et al. 1981; Maas Geesteranus & de Meijer 1997; Pegler 1997; de Meijer 2006, 2008; Desjardin et al. 2016). Grande parte das espécies desses gêneros foi encontrada em áreas de floresta ombrófila densa nos estados do Paraná, Rio Grande do Sul e São Paulo (Rick 1919, 1930, 1938; Singer 1974; Maas Geesteranus & de Meijer 1997, Pegler 1997, de Meijer 2006, Desjardin et al. 2007, 2010, 2016).

Os primeiros registros de Mycenaceae para a Mata Atlântica ocorreram no final do século XIX com a descrição de *Favolaschia flava* (Bres.) Kuntze (como *Laschia flava* Bres.), *F. moelleri* (Bres.) Kuntze (como *L. mölleri* Bras.) e *F. rubra* (Bres.) Kuntze (como *L. rubra* Bres.) por Bresadola (1896) para o estado de Santa Catarina.

No século XX, 47 espécies de *Mycena*, duas de *Panellus* e duas de *Xeromphalina* foram reportadas para o Rio Grande do Sul (Rick 1919, 1930, 1938). Essas coleções foram revisadas por Singer (1953), resultando na reclassificação de 19 nomes. No mesmo período, Corner (1954) reportou dois cogumelos bioluminescentes, *Mycena chlorophos* (Berk. & M.A. Curtis) Sacc. e

Panellus pusillus (Pers. ex Lév.) Burds. & O.K. Mill., para o Rio de Janeiro. Singer (1961) mencionou *Mycena atroalboides* (Peck) Sacc., *M. flavoalba* (Fr.) Quel., *M. osmundicola* J.E. Lange, *M. translucentipes* (Murrill) A.H. Sm., *M. violacella* (Speg.) Singer e *P. pusillus* para o estado de Pernambuco. Singer & Fidalgo (1965) e Singer (1974) descreveram *Favolaschia fendleri* Singer e *F. filopes* Singer & O. Fidalgo e reportaram *F. intermedia* (Berk. & Curt.) Singer e *F. puiggarii* (Speg.) Singer para o estado de São Paulo. Por fim, Bononi et al. (1981) registram *Xeromphalina helbergeri* Singer também para o estado de São Paulo.

No final do século XX, Maas Geesteranus & de Meijer (1997) realizaram um estudo mais aprofundado das espécies de *Mycena* no estado do Paraná e descreveram 51 novas espécies. Eles classificaram essas espécies em 30 seções, sendo 18 preexistentes e 12 novas, e também forneceram uma chave para as espécies que ocorrem na América do Sul. Ainda no mesmo ano, Pegler (1997) listou 13 espécies de *Mycena* e nove espécies de *Favolaschia*, além de *P. pusillus*, a partir de coleções do estado de São Paulo.

Estudos mais recentes trouxeram novidades nos gêneros *Favolaschia*, *Mycena*, *Resinomycena* e *Panellus*: coleções de *Favolaschia* de Santa Catarina, Paraná, São Paulo e Espírito Santo resultaram em 11 ocorrências e na descrição de *F. luteoaurantiaca* Capelari, Karstedt & J.S. Oliveira (de Meijer 2006; Capelari et al. 2013; Magnago et al. 2013); entre os anos de 2007 e 2016, estudos sobre a diversidade de cogumelos bioluminescentes do estado de São Paulo resultaram no registro de oito espécies, sendo três novas de *Mycena* e uma de *Resinomycena* (Desjardin et al. 2007, 2010, 2016); para o gênero *Panellus*, três espécies foram listadas para o Paraná e *P. olivaceus* de Meijer foi descrita como nova para o mesmo estado (de Meijer 2006, 2008).

Dentre os trabalhos que se preocuparam em avaliar a diversidade de Mycenaceae no Brasil, apenas dois utilizaram ferramentas moleculares, ambos com coleções de Mata Atlântica: Capelari et al. (2013) inferiram a posição filogenética de *Favolaschia aurantiaca* Singer, *F. cinnabarina* (Berk. & M.A. Curtis) Kuntze e *F. luteoaurantiaca*; e Desjardin et al. (2016), ao descrever as espécies bioluminescentes *Mycena oculisnymphae* Desjardin, B.A. Perry & Stevani e *Resinomycena petarensis* Desjardin, B.A. Perry & Stevani, disponibilizaram sequências dessas espécies e as compararam com outras sequências disponíveis no GenBank.

1.2 Problematização, questões norteadoras e hipóteses.

Considerando o enunciado do projeto, temos quatro problemas norteadores desta pesquisa. O primeiro diz respeito ao conhecimento da diversidade de Mycenaceae que ainda

pode ser registrado em áreas ainda pouco exploradas da Mata Atlântica. O segundo trata da falta de dados moleculares e de estudos filogenéticos das espécies de Mycenaceae já descritas para a Mata Atlântica. O terceiro diz respeito à ausência de estudos filogenéticos com foco na classificação infragenérica dos gêneros de Mycenaceae. E, por fim, o quarto faz referência à ausência de revisão do clado ‘mycenaceae’ para elucidar a posição dos seus gêneros.

Deste modo, levando em consideração as problemáticas deste projeto, as principais questões norteadoras e, quando for o caso, as hipóteses desta pesquisa são:

1. Há espécies novas ainda a serem descritas a partir de novas coletas? Hipótese: considerando que o domínio da Mata Atlântica está entre o mais diverso com relação às espécies de fungos do país, considera-se que há novas espécies de Mycenaceae a serem descritas.
2. Qual a posição e as relações filogenéticas das espécies de Mycenaceae da Mata Atlântica?
3. A classificação infragenérica dos gêneros de Mycenaceae proposta a partir de dados morfológicos formam, de fato, grupos monofiléticos? Hipótese: considerando a ocorrência de gêneros polifiléticos em Mycenaceae, considera-se que as linhagens infragenéricas propostas não necessariamente representam grupos monofiléticos infragenéricos.
4. Quais são os gêneros que formam a família Mycenaceae, como eles se caracterizam morfológicamente e como se relacionam filogeneticamente?

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo geral

Registrar e caracterizar a diversidade dos representantes de Mycenaceae que ocorrem na Mata Atlântica e reavaliar as suas relações com base na taxonomia e na sistemática filogenética molecular.

1.3.1 Objetivos específicos

- Determinar quais espécies de Mycenaceae ocorre na Mata Atlântica;
- Definir o posicionamento filogenético das espécies originalmente descritas para a Mata Atlântica a fim de investigar suas relações filogenéticas;
- Delimitar, caracterizar e, se necessário, reclassificar os clados infragenéricos dos gêneros de Mycenaceae com base em suas relações filogenéticas;
- Circunscrever os gêneros que compõem Mycenaceae com base em dados morfológicos e com a reconstrução filogenética do clado ‘mycenaceae’.

2 Resultados esperados

A partir dos objetivos propostos, ao final do projeto é esperado pelo proponente e seu supervisor: i) o registro de novas ocorrências, descrição de novas espécies ou gêneros a partir de novas coleções; ii) a reclassificação e atualização nomenclatural das espécies de Mycenaceae que ocorrem na Mata Atlântica, segundo a sua morfologia e posição filogenética; iii) a delimitação de linhagens monofiléticas para o reconhecimento de gêneros e táxons infragenéricos em Mycenaceae; iv) a delimitação e caracterização dos gêneros que compõe Mycenaceae; v) a divulgação dos principais resultados por meio de publicações em artigos científicos a serem submetidos a periódicos especializados na área da biodiversidade, com Qualis A (A1–A4); vi) a divulgação dos principais resultados por meio de publicações com o viés de divulgação científica no perfil @IFungiLab e outros meios de comunicação da ciência

3 Desafios científicos e tecnológicos e os meios e métodos para superá-los

A Mata Atlântica foi o bioma escolhido para o estudo devido ao alto endemismo e à alta prioridade de preservação (Conservation International do Brasil et al. 2000). Além disso, estudos têm mostrado que Mycenaceae é altamente diversa nesse bioma (por exemplo, Maas Geesteranus & de Meijer 1997), tornando-se de grande interesse investigá-la para a descrição de novas espécies em áreas ainda pouco exploradas. Considerando o fato de que a Mata Atlântica é um dos 34 *hotspots* da biodiversidade no mundo (Olson & Dinerstein 2002), somando-se ao conhecimento de que menos de 10% das espécies de fungos foram descritas e são conhecidas pela ciência (Hawksworth & Lücking 2017), pode-se concluir que muitas espécies novas poderão ser descritas. Exemplos dessa afirmação estão nas recentes espécies novas descritas pelo proponente, seu supervisor e outros colaboradores em diferentes áreas de Mata Atlântica para outros gêneros de Agaricales: *Agaricus*, *Clitocella* Kluting, T.J. Baroni & Bergemann, *Favolus* Fr., *Macrolepiota* Singer, *Pluteus* Fr., *Panaeolus* (Fr.) Qué. e *Volvariella* Speg. (Menolli & Capelari 2008; Menolli et al. 2015; Drewinski et al. 2017; Silva-Filho et al. 2018, 2019; Freitas & Menolli 2019; Palacio et al. 2021).

Ainda assim, temos uma lacuna relacionada aos estudos dos representantes de Mycenaceae, bem como muitos gêneros sinônimos de *Mycena*, como *Filoboletus*, que precisam ser revistos e incluídos em estudos moleculares para terem suas relações filogenéticas determinadas. Desde o trabalho de Maas Geesteranus & de Meijer (1997), apenas o trabalho de Capelari et al. (2013) se comprometeu em reavaliar parte desses grupos com foco em sua taxonomia e sistemática filogenética, tornando-se assim prioritária a revisão morfológica e a

inclusão de dados moleculares de espécies tipo principalmente dos estudos realizados por Rick (1919, 1930, 1938), Maas Geesteranus & de Meijer (1997) e de Meijer (2008).

Por fim, desde o estudo realizado por Moncalvo et al. (2002) e Matheny et al. (2006), nenhum outro teve por objetivo reavaliar o clado ‘mycenaceae’ baseado na posição dos gêneros que a compõem.

3.1 Meios e métodos

3.1.1 Material de herbário

Serão analisados espécimes provenientes de empréstimo dos herbários MBM (Paraná), PACA (Rio Grande do Sul) e SP (São Paulo). Esses herbários abrigam grande parte das exsicatas dos estudos realizados por Rick (1919, 1930, 1938), Maas Geesteranus & de Meijer (1997), Pegler (1997), de Meijer (2008) e Desjardin et al. (2008, 2010). Com o andamento do projeto e dependendo do levantamento de coleções adicionais, outros herbários nacionais e internacionais poderão ser consultados.

3.1.2 Expedições a campo

As expedições a campo serão realizadas em diferentes ecossistemas da Mata Atlântica nas regiões Sul, Sudeste e Nordeste do Brasil. Alguns locais representam áreas já exploradas por Maas Geesteranus & de Meijer (1997), Pegler (1997), de Meijer (2008) e Desjardin et al. (2008, 2010), tornando-se áreas de grande interesse na coleta de espécimes, principalmente considerando a inviabilidade de analisar ou obter DNA de amostras herborizadas não tão bem preservadas. Abaixo são listadas essas áreas, com informação da cidade, estado e tipo de floresta.

- Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), Apiaí e Iporanga (SP): floresta ombrófila densa de terra baixa;
- Parque Estadual do Lagamar de Cananéia, Cananeia e Jacupiranga (SP): floresta ombrófila densa de terra baixa, restinga e mangue;
- Parque Estadual Pico do Marumbi, Morretes (PR): floresta ombrófila densa montana;
- Parque Nacional do Iguaçu, Foz do Iguaçu (PR): floresta estacional semidecidual;
- Reserva Biológica das Araucárias, Imbituva, Teixeira Soares e Ipiranga (PR): floresta ombrófila mista.

Além dos locais citados acima, outros quatro, localizados em estados que possuem poucos registros de espécies de Mycenaceae, poderão também ser visitados, sendo eles:

- Parque Estadual da Serra do Conduru (PESC), Uruçuca, Itacaré e Ilhéus (BA): floresta ombrófila densa submontana;
- Parque Nacional de São Joaquim, Orleans (SC): floresta ombrófila densa altomontana e floresta ombrófila mista altomontana;
- Parque Estadual da Serra Furada, Orleans (SC): Floresta ombrofila densa;
- Parque Nacional Serra dos Orgãos, Petrópolis (RJ): floresta ombrófila densa montana;
- Reserva Biológica Augusto Ruschi, Santa Teresa (ES): floresta ombrófila densa montana.

As expedições serão realizadas no primeiro ano do projeto, conforme cronograma, priorizando os períodos chuvosos de cada região. Na Região Sudeste, as expedições serão nos meses de janeiro, março, agosto e setembro; na Região Sul, nos meses de fevereiro e maio; e na Região Nordeste, no mês de junho.

3.1.3 Procedimentos de coleta e identificação

As coletas seguirão o método proposto por Vargas-Isla et al. (2014). Em campo, os cogumelos serão fotografados e serão anotadas informações sobre tipo de floresta, coordenadas geográficas, tipo de substrato, dentre outras características relevantes. Um pequeno pedaço do espécime será retirado e colocado em um microtubo de 1,5 mL com sílica gel para realização das técnicas moleculares subsequentes.

Em laboratório, serão anotadas informações sobre o hábito e caracteres macroscópicos importantes na identificação dos espécimes, seguindo a terminologia de Largent (1986). Os espécimes serão secos em desidratadora de alimentos a uma temperatura em torno de 38° C e, em seguida, serão acondicionados em embalagens plásticas com fecho hermético. A caracterização micromorfológica será realizada com auxílio de lupa estereoscópica e microscópio óptico. Para isso, serão utilizados KOH 3% para reidratação e corante vermelho congo 1% para visualização de hifas e outras estruturas. O reagente de Melzer será utilizado para observar reações químicas nos esporos e nas hifas. A terminologia das microestruturas a serem registradas seguirá a proposta por Largent et al. (1977). A identificação dos espécimes se dará com auxílio de literatura especializada como, por exemplo, Singer (1974, 1989), Pegler (1983, 1997) e Maas Geesteranus & de Meijer (1997).

3.1.4 Métodos de extração, amplificação, sequenciamento e análises filogenéticas

As amostras para o estudo molecular dos espécimes serão extraídas com o *DNeasy Plant Kit* da Qiagen ou equivalente, conforme protocolo da fabricante. A amplificação dos das regiões dos espaçadores internos transcritos (ITS) e da subunidade maior ribossomal (LSU) será

realizada por meio dos *primers* ITS1 e ITS4 (White et al. 1990) e LR0R, LR7 e LR5 (Vilgalys & Hester 1990), respectivamente. Outras regiões como *ATP6* e *RPB2* poderão ser amplificadas a depender dos resultados obtidos com as análises dos marcadores supracitados. O sucesso da extração de DNA e PCR será verificado por meio de eletroforese em gel de agarose a 1% e luz UV. Os produtos amplificados serão purificados com o *kit ExoSAP-IT Express PCR* da *Thermo Fisher Scientific* ou equivalente, sendo posteriormente enviados para sequenciamento na Macrogen (Korea) ou no Centro de Estudos do Genoma Humano – USP. As sequências obtidas serão checadas utilizando o programa Sequencher TM v5.0 da *Gene Codes Corporation* ou equivalente.

As análises filogenéticas para reconstrução filogenética da família e dos gêneros de Mycenaceae serão conduzidas com sequências de táxons disponíveis no GenBank e UNITE. Inicialmente, serão recuperadas todas as sequências nomeadas como Mycenaceae. As sequências não classificadas em Mycenaceae serão recuperadas a partir de uma pesquisa BLAST, com base naquelas inicialmente recuperadas em seus respectivos bancos de dados conforme metodologia de Melanda et al. (2021). As outras análises filogenéticas com novas sequências geradas e sequências provenientes dos bancos de sequências serão conduzidas a partir de uma matriz concatenada com as regiões ITS e LSU ou se necessário adicionando marcadores complementares.

As sequências serão alinhadas automaticamente utilizando o MAFFT v.7 (Kato & Standley 2013). Para os modelos evolutivos de diferentes regiões será utilizado o programa JModel-Test versão 3.7 (Posada 2006). Já para a construção das árvores filogenéticas serão utilizados o RAxML v8.2.X para o método de máxima verossimilhança (Stamatakis 2006) e o programa Mr. Bayes version 3.2.0 para Inferência Bayesiana (Ronquist & Huelsenbeck 2003). As sequências obtidas serão depositadas no GenBank, e o alinhamento final e as árvores geradas no TreeBASE.

4 Cronograma

O início do projeto está previsto para o quarto trimestre de 2021 (outubro) com término para o terceiro trimestre de 2023 (setembro), e as atividades serão realizadas conforme cronogramas abaixo:

Atividades	Ano/trimestre							
	2021	2022				2023		
	4°	1°	2°	3°	4°	1°	2°	3°
Revisão bibliográfica								
Pedido de autorização para coleta								
Pedido de materiais de herbário								
<i>Download</i> de sequências								
Coletas								
Análises morfológicas								
Ilustrações								
Extração, amplificação e purificação de DNA								
Sequenciamento de DNA								
Análises moleculares								
Redação de manuscritos								
Redação de relatórios								

5 Disseminação e avaliação

A divulgação dos resultados será feita com a submissão dos artigos em periódicos especializados e por meio de publicações de divulgação científica nas redes sociais, e os resultados do projeto deverão ser avaliados em cada uma das fases apontadas no cronograma, a partir dos relatórios anuais, bem como a partir de reuniões periódicas com o supervisor.

6 Outros apoios

Este projeto está vinculado ao auxílio de pesquisa na modalidade Jovem Pesquisador ‘Cogumelos comestíveis da Mata Atlântica: diversidade e viabilidade de cultivo’ (processo FAPESP nº 18/15677-0), coordenado pelo Prof. Nelson Menolli Junior, supervisor desta proposta, professor do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de São Paulo (IFSP) e Pesquisador Associado do Instituto de Botânica (IBt). Parte do financiamento desta proposta virá desse auxílio, além da reserva técnica prevista para esta modalidade de auxílio. O projeto 18/15677-0 conta com os seguintes pesquisadores associados: Adriana de Mello Gugliotta (IBt), Alisson dos Reis Canto (IFSP), Cassius Vinicius Stevani (USP), David S. Hibbett (Clark University, USA), Diego Cunha Zied (Unesp, Câmpus Dracena) e Vera Maria Valle Vitali (IBt).

É importante ressaltar o apoio do pesquisador Cassius Vinicius Stevani, professor de Química Ambiental e Orgânica do Instituto de Química da Universidade de São Paulo (IQ-USP). O Prof. Stevani é o pesquisador responsável do projeto “Quimiexcitação eletrônica em sistemas biológicos: bioluminescência e 'foto'química no escuro” (processo FAPESP nº 17/22501-2, Auxílio à Pesquisa - Temático). A proposta aqui apresentada está em consonância com o projeto

17/22501-2, principalmente no que diz respeito à diversidade de espécies bioluminescentes de Mycenaceae: das 102 espécies conhecidas de fungos bioluminescentes, 73 são da linhagem micenóides (Desjardin, comun. pessoal). Desde o início do trabalho do Prof. Stevani, em 2001, foram descobertas 18 espécies de fungos bioluminescentes pelo grupo do IQ-USP (Desjardin et al. 2005, 2007, 2010, 2016). Neste período, a identificação das espécies era feita pela equipe do Prof. Dennis E. Desjardin, atualmente pesquisador aposentado da San Francisco State University. As coletas realizadas mais recentemente ainda não foram analisadas, e aproximadamente 10 espécies de cogumelos bioluminescentes, aguardam identificação para compor estudos sobre diversidade, bioluminescência e evolução de fungos bioluminescentes (Stevani, comun. pessoal).

As atividades de estudos morfológicos e moleculares serão realizadas no IFungiLab do IFSP, que contempla a infraestrutura necessária para todas as etapas deste trabalho. Os laboratórios do Núcleo de Pesquisa em Micologia do IBt também estarão disponíveis para todas as etapas deste trabalho. O projeto também conta com o apoio do Instituto de Pesquisa da Biodiversidade (IPBio), instituição parceira do projeto FAPESP 17/22501-2, por meio da estrutura da Reserva Betary, localizada na região do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR).

7 Bibliografia

Alves MH & Nascimento CC 2014. *Mycena margarita* (Murrill) Murrill, 1916 (Basidiomycota: Agaricales: Mycenaceae): a bioluminescent agaric first recorded in Brazil. Check List 10(1): 239–243.

Bononi VLR et al. 1981. Fungos macroscópicos depositados no herbário do Instituto de Botânica de São Paulo. Richia 9: 37–35.

Bononi VLR et al. 2008. Fungos macroscópicos do Pantanal do Rio Negro, Mato Grosso do Sul, Brasil. Hoehnea 35(4): 489–511.

Bononi VLR et al. 2017. Agaricomycetes (Basidiomycota, Fungi) diversity in a protected area in the Maracaju Mountains, in the Brazilian central region. Hoehnea 44(3): 361–377.

Bresadola G 1896. Fungi Brasilienses lecti a cl. Dr. Alfredo Möller. Hedwigia 35: 276–302.

Burdsall HH & Miller OK 1975. A reevaluation of *Panellus* and *Dictyopanus* (Agaricales). Beih. Nova Hedwigia 51: 79–91.

Capelari M et al. 2013. *Favolaschia* in remnants of the Atlantic Forest, Brazil. *Mycoscience* 55: 12–20.

Conservation International do Brasil et al. 2000. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos. Brasília: MMA/SBF

Corner EJH 1954. Further descriptions of luminous agarics. *Trans British Mycol. Soc.* 37: 256–271.

de Meijer AAR 2006. A preliminary list of the macromycetes from the Brazilian State of Paraná. *Bol. Mus. Bot. Munic.* 68: 1–55.

de Meijer AAR 2008. Notable macrofungi from Brazil's Paraná pine forests. Colombo: Embrapa.

Dentinger BTM et al. 2016. Tales from the crypt: genome mining from fungarium specimens improves resolution of the mushroom tree of life. *Biol J Linn Soc* 117: 11–32.

Desjardin DE et al. 2015. A new bioluminescent agaric from São Paulo, Brazil. *Fung. Div.* 18: 9–14.

Desjardin DE et al. 2007. Bioluminescent *Mycena* species from Sao Paulo, Brazil. *Mycologia* 99: 317–331.

Desjardin DE et al. 2008. Fungi bioluminescence revisited. *Photochem. Photobiol. Sci.* 7: 170–182.

Desjardin DE et al. 2010. Luminescent *Mycena*: new and noteworthy species. *Mycologia* 102: 459–477.

Desjardin DE et al. 2016. New luminescent mycenoid fungi (Basidiomycota, Agaricales) from Sao Paulo State, Brazil. *Mycologia* 6: 1165–1174.

Drewinski M et al. 2017. *Agaricus globocystidiatus*: a new neotropical species with pleurocystidia in *Agaricus* subg. *Minoriopsis*. *Phytotaxa* 314: 64–72.

Fayod MV 1889. Podrome d'une Histoire Naturelle des Agaricinés. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique Séries*, 7–9: 179–411.

Freitas DS & Menolli N 2019. Volvate *Macrolepiota* from Brazil: *M. dunensis* sp. nov., *M. sabulosa* var. *velistellaris* var. nov., and observations on *M. pulchella*. *Mycotaxon* 134: 223–239.

Hawksworth DL & Lücking R 2017. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiol. Spectr.* 5: FUNK-0052-2016.

He MQ et al. 2019. Notes, outline and divergence times of Basidiomycota. *Fungal Divers.* 99: 105–367.

Index Fungorum 2019. <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>. Acesso em 13 de junho de 2019.

Johnston PR et al. 2006. The basidiomycete genus *Favolaschia* in New Zealand. *N. Z. J. Bot.* 44: 65–87.

Karstedt F & Stürmer SL 2008. Agaricales em áreas de Floresta Ombrófila Densa e plantações de Pinus no Estado de Santa Catarina, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 22: 1036–1043.

Karunarathna SC et al. 2020. *Roridomyces phyllostachydis* (Agaricales, Mycenaceae), a new bioluminescent fungus from Northeast India. *Phytotaxa* 459 (2): 155–167.

Katoh K & Standley DM 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30: 772–780.

Kirk PM et al. 2008. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. Wallingford: CAB International.

Kirk PM et al. 2013. A without-prejudice list of generic names of fungi for protection under the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants. *IMA Fungus* 4(2):381–443.

Kühner R 1938. Le Genre *Mycena* (Fries). *Encyclopedia Mycologica* 10: 1–710.

Largent DL 1986. How to Identify Mushrooms to Genus I: Macroscopic features. Eureka: Mad River press.

Largent DL et al. 1977. How to Identify Mushrooms to Genus III: Microscopic features. Eureka: Mad River press.

Lewinsohn TM & Prado PI 2005a. How many species are there in Brazil? *Conserv. Biol.* 19: 619–624.

Lewinsohn TM & Prado PI 2005b. Quantas espécies há no Brasil? *Megadiversidade* 1: 36–42.

- Li H et al. 2020. Reviewing the world's edible mushroom species: A new evidence-based classification system. *Compr. Rev. Food Sci. Food saf.* 20(2): 1982–2014.
- Linnaeus C 1753a. *Species Plantarum*. Tomus I. Holmiae: Imprensus laurentii Salvii.
- Linnaeus C 1753b. *Species Plantarum*. Tomus II. Holmiae: Imprensus laurentii Salvii.
- Maas Geesteranus RA & de Meijer AAR 1997. *Mycenae paranaenses*. Amsterdam: Kon. Ned. Akad. Wet.
- Magnago AC et al. 2013. Contributions towards the knowledge of *Favolaschia* (Mycenaceae, Agaricomycetes) from Brazil. *Mycosphere* 4(6): 1071–1078.
- Maia LC et al. 2015. Diversity of Brazilian fungi. *Rodriguésia* 66: 1033–1045.
- Matheny PB et al. 2006. Major clades of Agaricales: a *multilocus* phylogenetic overview. *Mycologia* 98: 982–995.
- Melanda GSM et al. 2021. An overview of 24 years of molecular phylogenetic studies in Phallales (Basidiomycota) with notes on systematics, geographic distribution, lifestyle, and edibility. *Front. Microbiol.* 12: 689374.
- Menolli N et al. 2015. Phylogeny of *Pluteus* section *Celluloderma* including eight new species from Brazil. *Mycologia* 107(6): 1205–1220.
- Menolli N & Capelari M. 2008. Records and two new species of *Volvariella* (Pluteaceae, Agaricales) from Brazil. *Mycotaxon* 106: 385–398.
- Moncalvo JM et al. 2002. One hundred and seventeen clades of Euagarics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 23: 357–400.
- Myers N et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Na Q & Bau T 2019. Recognition of *Mycena* sect. *Amparoina* sect. nov. (Mycenaceae, Agaricales), including four new species and revision of the limits of sect. *Sacchariferae*. *Myckeys* 52: 103–124.
- Oslon DM & Dinerstein E 2002. The global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 199–224.
- Overeem CV 1926. *Icones fungorum. Malayensium Mycenaceae*. Wien: Im Selbstverlag des Mykologischen Museums in Weesp.

Palacio M et al. 2021. An overview of *Favolus* from the Neotropics, including four new species
Mycologia 113(4): 759–775.

Pegler DN 1997. The Agarics of São Paulo. Londres: Kew Royal Botanic Gardens.

Pegler DN 1983. Agaric flora of the Lesser Antilles. *Kew Bull. Addit. Ser.* 9: 1–668.

Persoon CH 1797. Tentamen Dispositio Methodica Fungorum in Classes, Ordines, Familias et
Genera, cum Supplementum Adjecto. Lipsiae: Petrum Phillippum Wolf.

Posada D 2006. ModelTest Server: a web-based tool for the statistical selection of models of
nucleotide substitution online. *Nucleic Acids Res.* 34: 700–703.

Rexer KH 1994. Die Gattung *Mycena* s.l., Studien zu Ihrer Anatomie, Morphologie und
Systematik (Ph.D. thesis). Tübingen: Eberhard-Karls-Universität Tübingen.

Rick J 1919. Contributio II ad monographiam Agaricaceorum brasiliensium. *Brotéria, Sér. Bot.*
17: 101–111.

Rick J 1930. Contributio IV ad monographiam Agaricaceorum brasiliensium. *Brotéria, Sér. Bot.*
24: 97–118.

Rick J 1938. Agarici Riograndenses. *Lilloa* 2: 251–316.

Ronquist F & Huelsenbeck JP 2003. MrBayes version 3.0: Bayesian phylogenetic inference
under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.

Roussel HFA 1806. Flore du Calvados et terrains adjacents, composée suivant la méthode de
Jussieu, comparée avec de celle de Tournefort et de Linné. Caen: Impr. de F. Poisson.

Silva-Filho AGS et al. 2018. New species, new combination, and notes on *Clitocella* and
Rhodocybe (Entolomataceae) From Paraná State, Brazil. *Darwiniana* 6: 58–67.

Silva-Filho AGS et al. 2019. *Panaeolus* (Agaricales) from western Paraná state, south Brazil,
with a description of a new species, *Panaeolus sylvaticus*. *Edinb. J. Bot.* 76: 1–13.

Singer R 1936. Das System der Agaricales. *Annales Mycologici* 34: 286–378.

Singer R 1951. The Agaricales (mushrooms) in modern taxonomy. *Lilloa* 22: 5–832.

Singer R 1953. Type studies on basidiomycetes VI. *Lilloa* 26: 57–159.

Singer R 1974. A monograph of *Favolaschia*. *Beih. Nova Hedwigia* 50: 1–108.

Singer R 1961. Fungi of Northern Brazil. Publicação do Instituto de Micologia da Universidade do Recife 304: 1–26.

Singer R 1986. The Agaricales in Modern Taxonomy. Koenigstein: Koeltz Scientific Books.

Singer R 1989. New taxa and new combinations of Agaricales (Diagnoses fungorum novorum agaricalium IV). Fieldiana Bot. 21: 1–133

Singer R & Fidalgo O 1965. Two interesting Basidiomycetes from the state of São Paulo. Rickia 2: 11–16.

Spegazzini C 1889. Fungi Puiggariani. Bol. Acad. Nac. Cienc. Cordoba 11: 381–622.

Stamatakis A 2006. RAxML Version 8: A tool phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. Bioinformatics 30(9): 1312–1313.

Tabarelli M et al. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. Megadiversidade 1(1): 132–138.

Vargas-Isla R et al. 2014. Instruções de coleta de macrofungos agaricales e gasteroides . Manaus: INPA.

Vilgalys R & Hester M 1990. Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. J. Bacteriol. 172: 4238–4246.

Vizzini A et al. 2019 *Chrysomyca perplexa* Gen. et sp. nov. (Agaricales, Porothelaceae), A new entity from the Lazio region. Rivista Mycologica romana 107(2): 96–107.

Vydryakova GA et al. 2014. Observations on morphologic and genetic diversity in populations of *Filoboletus manipularis* (Fungi: Mycenaceae) in southern Vietnam. Mycology 5(2): 81–97.

White TJ et al. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA et al. (eds.), PCR protocols: a guide to methods and applications. New York: Academic Press.

Wijayawardene NN et al. 2020. Outline of Fungi and fungi-like taxa. Mycosphere 11: 1060– 1456.