

00381
11



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS**

**ANÁLISIS FILOGENÉTICOS DEL
GÉNERO *GYMNOPIIUS*
(FUNGI, BASIDIOMYCETES, AGARICALES)**

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Laura Guzmán Dávalos

FECHA: Julio 17, 2003

FIRMA: Laura Guzmán Dávalos

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA

LAURA GUZMÁN DÁVALOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO

MÉXICO, D.F.

JULIO, 2003



**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

A



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**TESIS
CON
FALLA DE
ORIGEN**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de mayo de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) **Laura Guzmán Dávalos**, con número de cuenta 89807448 y número de expediente 77030, con la tesis titulada: "**Análisis filogenético del género *Gymnopilus* (Fungi, Basidiomycetes, Agaricales).**", bajo la dirección del (la) Dr. Joaquín Cifuentes Blanco.

Presidente:	Dr. Miguel Armando Ulloa Sosa
Vocal:	Dr. Gregory Michael Mueller
Vocal:	Dra. Concepción Toriello Nájera
Vocal:	Dr. Arturo Estrada Torres
Secretario:	Dr. Joaquín Cifuentes Blanco
Suplente:	Dr. Teófilo Herrera Suárez
Suplente:	Dra. María del Carmen Auxilio González Villaseñor

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 9 de junio de 2003

Dra. Tila María Pérez Grúz
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Esta investigación se realizó en el Departamento de Botánica y Zoología, así como en el Departamento de Biología Celular y Molecular, ambos de la Universidad de Guadalajara; en The Field Museum of Natural History, Chicago, EUA; en la Facultad de Ciencias de la UNAM y en el Instituto de Ecología, A. C. de Xalapa, Ver.

Se llevó a cabo gracias al apoyo recibido de PROMEP (folio UDG-87), Universidad de Guadalajara (a través de una licencia con goce de sueldo), PAEP-UNAM (101311 y 201314), Idea Wild, Robert O. Bass Visiting Scientist Award de The Field Museum of Natural History y de CONACYT (a través de un proyecto financiado a la Dra. Anne Santerre).

El Comité Tutorial estuvo integrado por:

Dr. Joaquín Cifuentes Blanco
Dr. Gregory M. Mueller
Dr. Efraín De Luna
Dr. Teófilo Herrera Suárez

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CONTENIDO

Resumen	2
Abstract	3
Agradecimientos	4
Capítulo I. <i>Gymnopilus</i> (<i>Fungi</i> , <i>Basidiomycetes</i> , <i>Agaricales</i>), avances en su entendimiento. Introducción y discusión general	5
Capítulo II. Traditional infrageneric classification of <i>Gymnopilus</i> is not supported by ribosomal DNA sequence data	18
Capítulo III. Análisis filogenético de <i>Gymnopilus</i> con base en caracteres morfológicos y moleculares.....	36
Capítulo IV. Estudio macro y micromorfológico de especies A. Some species of <i>Gymnopilus</i> from Costa Rica and Panama	82
B. New species and new records of <i>Gymnopilus</i> from India	89
C. Type studies of <i>Gymnopilus</i> (<i>Agaricales</i>), I	98
Capítulo V. Cultural studies of <i>Gymnopilus</i> species (<i>Cortinariaceae</i> , <i>Agaricales</i>)	127
Apéndice I. Lista de los materiales estudiados	144

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RESUMEN

El género *Gymnopilus* (*Fungi, Basidiomycetes, Agaricales*) se caracteriza por presentar el basidioma amarillo o de color café-anaranjado a café-ferruginoso, láminas al principio amarillas que cambian a color ferruginoso al madurar, por mancharse de oscuro, generalmente rojo obscuro, con KOH al 5%, y por ser lignícola. Microscópicamente, las esporas son verrugosas y sin poro germinal, comúnmente presenta cistidios lageniformes y libera un pigmento amarillo (estirilpironas) al hacer las preparaciones con KOH. Tradicionalmente se ha dividido en dos subgéneros (*Gymnopilus* y *Annulati*), de acuerdo con la presencia de un velo aracnoide o sin velo en el primero, o de un velo membranoso que llega a formar un anillo en el estípite en el segundo. En este trabajo se realizaron análisis filogenéticos con caracteres macro y micromorfológicos, así como moleculares para probar la monofilia del género y la validez de la clasificación tradicional. Se estudiaron 47 especies para el análisis morfológico, en 124 especímenes, además de 29 especies que pertenecen a los grupos externos en 37 especímenes. Para el análisis filogenético con datos moleculares, se secuenciaron los espaciadores internos transcritos del ADN ribosomal, incluyendo el gen 5.8S (ITS1-5.8S-ITS2), de 51 especímenes, agregando 6 secuencias del GenBank, que representan en total 38 taxa. De ellas, 50 en 31 taxa son del grupo interno y 7 secuencias en 7 taxa son del grupo externo. Se seleccionaron especies de *Cortinariaceae* y de *Strophariaceae* como grupos externos cercanos. Los análisis de datos morfológicos se hicieron con máxima parsimonia, usando el programa PAUP. Los datos moleculares se analizaron con máxima parsimonia, máxima verosimilitud (PAUP) y el método bayesiano (MrBayes). El género, excluyendo *Gymnopilus picreus*, resultó monofilético. Los análisis no fueron concluyentes respecto a la relación de *G. picreus* con el resto del género. La clasificación tradicional en dos subgéneros con base en la presencia del velo no fue apoyada por ninguno de los análisis realizados. No se obtuvo suficiente información a partir de los árboles resultantes de los análisis filogenéticos para resolver completamente la clasificación infragenérica; sin embargo, cinco clados se presentaron en casi todas las topologías: aeruginosus – luteofolius, underwoodii – validipes, lepidotus – subearlei, spectabilis – imperialis y nevadensis – penetrans. Con el fin de tener un mejor entendimiento del género, se estudiaron 22 especímenes tipo; a muchos de ellos se les enmendó su descripción y se propusieron dos nombres como sinónimos. Se describieron dos especies nuevas y se registraron cuatro de Costa Rica, Panamá e India. Se encontró que el tipo de subhimenio puede ser un carácter útil en la taxonomía del género. Se propone dividir parcialmente el género en tres secciones: *Purpureolepis* nom. provis., *Imperialis* nom. provis. y *Sapinei*; además probablemente, por lo menos existen dos secciones más: un grupo de especies australianas y otro de especies europeas. En la búsqueda de nuevos caracteres se estudiaron las características culturales de seis cepas de *Gymnopilus*; las artrosporas y estructuras especializadas (ápices capitados) son caracteres potenciales que pueden servir a nivel de especie, y el tipo de pudrición a nivel de género. Se aclaró que el tipo de pudrición de *Gymnopilus* es morena, pero con cierta capacidad de degradar lignina.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ABSTRACT

The genus *Gymnopilus* (Fungi, Basidiomycetes, Agaricales) is characterized by a yellow, orange-brown or ferruginous-brown basidioma that stains dark, mainly dark red, with KOH 5%, lamellae that are yellow at first and change to ferruginous when mature, and a lignicolous habit. Micromorphologically, it has wanted basidiospores that lack a germ pore, commonly have lageniform cystidia, and release a yellow pigment (styrilpyrones) when gills fragments are mounted in KOH. Traditionally, the genus has been divided into two subgenera (*Gymnopilus* and *Annulati*) based on the presence of an arachnoid veil or lack of veil versus the presence of a membranous veil or annulus on the stipe, respectively. In this work we tested the monophyly of the genus and its traditional classification through the phylogenetic analyses of macro- and micromorphological characters and molecular data. Forty-seven *Gymnopilus* species, represented by 124 specimens plus 29 outgroup species represented by 37 specimens were included in the morphological analyses. The molecular data set consisted of aligned sequences of the internal transcriber spacers from ribosomal DNA, including the 5.8S gene (ITS1-5.8S-ITS2) for 51 specimens plus 6 sequences obtained from GenBank. This data set consisted of 31 ingroup species (50 specimens) and 7 outgroup species (7 specimens). Species of *Cortinariaceae* and *Strophariaceae* were selected as outgroups based on previous published studies. Analyses of morphological data and combined morphology / molecular data were made with maximum parsimony, using PAUP. Molecular data were analyzed with maximum parsimony, maximum likelihood (PAUP) and the Bayesian method (MrBayes). The genus, excluding *Gymnopilus picreus*, is monophyletic. The analyses were not conclusive regarding the relationship of *G. picreus* with the rest of the genus. Traditional classification into two subgenera based on the presence and morphology of the veil was not supported by any of our analyses. The resulting topologies did not completely resolve the infrageneric classification. However, five clades were presented in almost all the trees: *aeruginosus* – *luteofolius*, *underwoodii* – *validipes*, *lepidotus* – *subearlei*, *spectabilis* – *imperialis* and *nevadensis* – *penetrans*. It is suggested to partially divided the genus in at least three sections: *Purpureolepis nom. provis.*, *Imperialis nom. provis.* and *Sapinei*. Furthermore, it is probable that at least two other sections exist: a group of Australian species and another group of European species. Twenty-two type specimens were redescribed to better clarify the taxonomy of the genus. The circumscription was emended for many of them while two names were proposed as synonyms. Two species were described as new and four were recorded for the first time from Costa Rica, Panama and India. The search for new, taxonomically informative characters uncovered several promising character suites. Subhymenial type is proposed as a useful morphological character in the taxonomy of the genus. Cultural data of six strains of *Gymnopilus* were studied; arthrospores and specialized structures (capitate apices) have the potential to be informative characters at the species level, and the rot type to the genus level. It was found *Gymnopilus* causes brown rot of wood, but the genus also is capable of causing decay of lignin.

AGRADECIMIENTOS

Los curadores de BAFC, CSU, DAOM, ENCB, F, FLAS, FH, H, HMAS, IMI, INB, K, LD, LPS, MEL, MEXU, MICH, MPU, NY, O, PC, PMA, S, SFSU, TENN, USJ, WTU y XAL amablemente proporcionaron materiales para este estudio. Se les agradece a T. Ahti, B. Buyck, M. Candusso, H. Clémenceon, P. Clerc, R. Courtecuisse, A. Fraiture, F. Gougouy, M. Guillod, G. Guzmán, K. Hansen, D. Hawksworth, B. Hein, K. Høiland, E. Horak, K. Jaederfeldt, T. W. Kuyper, T. Laessle, N. W. Legon, P. Manimohan, R. Moberg, G. Moreno, G. M. Mueller, M. Noordeloos, C. L. Ovrebo, M. A. Pérez-de-Gregorio, C. Ramírez, O. Röllin, S. Ryman, P. A. Schäfer, H. Sipman, B. M. Spooner, A. Strid, P. Taylor, R. Treu y R. Watling, su valiosa ayuda en una, dos o todas las que se especifican a continuación: proporcionar especímenes, recibirme en su institución y/o casa, y su colaboración en la organización y realización de las salidas al campo. Muchas gracias por su dirección, consejos y sugerencias a mi Comité Tutorial, los doctores: J. Cifuentes, G. M. Mueller, E. De Luna y T. Herrera. Se les agradece su valiosa asesoría a A. N. Miller y A. Rodríguez-Contreras, así como a M. Villegas, quien además colaboró en la realización de gran parte de los trámites necesarios ante la UNAM. A las siguientes personas se les reconoce su ayuda durante el trabajo de laboratorio en el Field Museum: J. S. Hunt, J. Bond, W. Figueiredo, J. Buschbom, A. C. Driskell, S. Zoller y V. Reeb. Con la extracción de ADN colaboraron A. Santerre, A. R. Villalobos, G. Rodríguez Cano y J. Villand. Las secuencias de ADN se generaron en el Pritzker Laboratory for Molecular Systematics and Evolution, en el Field Museum. S. Fausto aisló y mantiene las cepas de *Gymnopilus* y él junto con J. C. Velázquez Hueso colaboraron en el trabajo de laboratorio relacionado con las cepas. E. Albertó proporcionó las cepas Argentinas de *Gymnopilus*, G. Lomelí la de *Trametes versicolor* y C. Soto la de *Neolentinus suffrutescens*. E. Esquivel amablemente proporcionó la lignina en polvo. Se les reconoce ampliamente a M. J. Herrera Fonseca, M. L. Fierros López y G. Zarco Velazco su valiosa ayuda con las observaciones micromorfológicas. T. Ahti colaboró en la elaboración de la descripción en latín de *G. crassitunicatus*. Se les agradece a las siguientes personas que contribuyeron como revisores ("pre-submission reviewers") de los artículos: J. Cifuentes, G. Guzmán, T. Herrera, K. Høiland, G. Lomelí, G. M. Mueller y M. Seidl. J. Acosta Velázquez colaboró capturando los especímenes de *Gymnopilus* y la bibliografía en bases de datos. S. Sierra contribuyó en la definición de los estados de carácter de *Auricularia polytricha*. M. R. Vázquez y M. de Santiago contribuyeron con el entintado de los dibujos y el montado de las fotografías. Se reconoce el apoyo de PROMEP, Universidad de Guadalajara, PAEP-UNAM, Idea Wild, Robert O. Bass Visiting Scientist Award del Field Museum, CONACyT (a través de un proyecto de *Gymnopilus* financiado a A. Santerre), CONABIO y de DGAPA-UNAM. Se agradecen las revisiones y comentarios de los miembros del jurado, los doctores: M. Ulloa, J. Cifuentes, G. M. Mueller, T. Herrera, A. Estrada, C. Toriello y M. C. González. Les agradezco todo su apoyo a L. Dávalos, L. M. Villarreal de Puga y al personal del Laboratorio de Micología del CUCBA, Universidad de Guadalajara. Gracias a G. Guzmán por sus enseñanzas, ejemplo y motivación. Finalmente, reconozco todo el apoyo, colaboración y paciencia de E. Fanti.

Capítulo I

**GYMNOPILUS (FUNGI, BASIDIOMYCETES, AGARICALES),
AVANCES EN SU ENTENDIMIENTO.
INTRODUCCIÓN, DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES**

INTRODUCCIÓN

En este trabajo se hace un análisis filogenético del género *Gymnopilus*, considerando caracteres morfológicos y moleculares. Se discute la monofilia del género, así como las relaciones entre las especies y la validez de las clasificaciones infragenéricas propuestas por varios autores con base en caracteres morfológicos y criterios tradicionales, de acuerdo con los resultados obtenidos de los análisis cladísticos con datos morfológicos y moleculares. Se incluyen además resultados del estudio macro y micromorfológico de las especies, que fue necesario realizar como parte del análisis de caracteres y elaboración de la matriz de datos morfológicos, así como de la selección del material para el estudio molecular. También se presenta la búsqueda de nuevos caracteres para su uso en taxonomía y en reconstrucción filogenética.

El trabajo consta de cinco capítulos, incluyendo éste; cada uno, o cada parte en el caso del capítulo IV, son artículos independientes, que se encuentran en proceso de edición, aceptados o publicados, como se describe a continuación. En el capítulo II se presentan los resultados del análisis filogenético con datos moleculares, en particular con base en secuencias de la región interna transcrita del ADN ribosomal. Este trabajo fue enviado y aceptado para su publicación en *Mycologia* 95(6), 2003 (Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003). El capítulo III es el manuscrito de los avances del análisis filogenético con datos morfológicos y la combinación de éstos con los moleculares. Se le dio especial importancia al análisis de los caracteres morfológicos (homologías primarias), antes de que éstas fueran codificadas en la matriz. El capítulo IV está formado por los resultados de estudios particulares de especies. La parte "A" fue publicada en *Mycologia* 93(2): 398-404, 2001. Consiste en el registro de tres especies para Centroamérica: la descripción de una nueva especie de Costa Rica y dos registros nuevos para Costa Rica y Panamá (Guzmán-Dávalos y Ovrebo, 2001). La parte "B", que trata de una nueva especie y dos registros para la India, se publicó en *Mycotaxon* 85: 297-305, 2003 (Thomas *et al.*, 2003). La parte "C" es un estudio macro y micromorfológico de los ejemplares tipo de 22 especies de *Gymnopilus*; está en prensa en *Mycotaxon* 86: 395-423, 2003 (Guzmán-Dávalos, 2003). Finalmente, en el capítulo V se presenta un estudio de las características culturales y tipo de pudrición, como parte de la búsqueda de caracteres útiles para el análisis filogenético. Este artículo fue publicado en *Mycotaxon* 84: 429-444, 2002 (Fausto-Guerra *et al.*, 2002). Las metodologías usadas en este trabajo se especifican en cada uno de los capítulos, por ser para varios de ellos muy particular al tema que se trata. La numeración de la tesis es la indicada en la parte inferior central de cada página. En los capítulos en donde además aparece una numeración en la parte superior derecha o superior izquierda, ésta corresponde a la numeración de la revista en donde apareció el artículo correspondiente.

Género *Gymnopilus* P. Karst.

El género *Gymnopilus* se caracteriza macromorfológicamente por sus basidiomas amarillos, amarillo-anaranjado a color café-ferruginoso, aunque algunas especies los presentan verdosos o con tintes rojizos o púrpuras. El píleo es fibriloso a escamoso, en pocos casos glabro, y nunca es viscido. Las láminas son adnadas, sinuadas, subdecurrentes, a veces decurrentes, amarillas a ferruginosas cuando maduran. El estípote es central a excéntrico, con o sin un velo parcial aracnoide, que puede llegar a formar un anillo grueso membranoso. Los basidiomas, en particular el píleo, presentan una reacción positiva con hidróxido de potasio (KOH) al 5%, cambiando a negro-rojizo. Esta reacción es más evidente en materiales deshidratados. Muchas especies tienen cuerpos fructíferos con sabor amargo. Algunas especies se tiñen de verde al maltratarse; se ha detectado psilocibina con seguridad en al menos una especie, *G. purpuratus* (Cooke & Masee) Singer (Gartz, 1984; Kreisel y Lindequist, 1988). El desarrollo del basidioma es monovelangiocárpico, pero en *G. fulgens* (J. Favre & Maire) Singer probablemente es paravelangiocárpico (Orton, 1993).

La mayoría de las especies son lignícolas, pero existen unas cuantas terrícolas, muscícolas y graminícolas, como *G. odini* (Fr.) Kühner & Romagn., *G. fulgens* y *G. flavus* (Bres.) Singer, respectivamente (Kühner y Romagnesi, 1953; Bon, 1992). Sobre el tipo de pudrición que causan en la madera existen datos aparentemente contradictorios. Murrill (1940) indicó que el espécimen tipo de *G. armillatus* Murrill se encontró causando pudrición blanca sobre *Liquidambar styraciflua* L., mientras que Gilbertson (1974) registró a *G. sapineus* (Fr.) Maire con pudrición morena.

Las basidiosporas en *Gymnopilus* son elipsoides, ocasionalmente subglobosas u oblongas, de pared subgruesa, de color café-amarillento o café-anaranjado en KOH al 3%, ornamentadas con verrugas y sin poro germinal. Casi todas las especies tienen queilocistidios, y los pleurocistidios pueden estar presentes o ausentes. Los cistidios son utriformes o lageniformes, comúnmente con el ápice capitado o subcapitado, hialinos o con contenido amarillento o de color café-amarillento. La trama himenófora es subregular y la trama del píleo consiste de hifas en disposición radial o entrelazada. El *pileipellis* está formado por un cutis, con hifas no gelatinizadas, postradas a suberectas o erectas en las escamas, con sus paredes frecuentemente incrustadas en bandas con pigmento de color café-amarillento. Algunas especies presentan pileocistidios. El ápice del estípote comúnmente tiene caulocistidios en racimos, que a veces pueden extenderse hacia la parte media y basal. Las fíbulas siempre están presentes. Un pigmento amarillo usualmente se disuelve cuando se montan fragmentos de las láminas en KOH. En varias especies se ha demostrado que el pigmento corresponde a estirilpironas, en particular a bis-noriangonina e hispidina (Hatfield y Brady, 1968, 1969, 1971; Dangy-Caye y Arpin, 1974; Gill y Steglich, 1987; Høiland, 1990; Rees y Ye, 1999; Rees *et al.*, 1999). Singer (1951) comentó que el pigmento amarillo es valioso como colorante en trabajos citológicos.

Gymnopilus fue descrito por Karsten (1879), incluyendo tres especies: *G. liquiritiae* (Pers.) P. Karst., *G. picreus* (Pers.) P. Karst. y *G. palmatus* (Bull.) P. Karst. En este mismo trabajo Karsten (1879) consideró otras especies modernamente adscritas a *Gymnopilus* bajo los géneros *Pholiota* o *Flammula*: *Ph. junonia* Fr., *Ph. spectabilis* Fr., *F. harmoge* Fr., *F. hybrida* Fr., *F. penetrans* Fr., *F. sapinea* Fr. y *F. stabilis* (Weinm.) Fr. El nombre genérico *Flammula* (Fr.) P. Kumm. [no (DC.) Fourr., *Ranunculaceae*] no puede ser usado genéricamente para hongos porque existe un género de plantas con flores, con el mismo nombre (Orton, 1993; Hawksworth *et al.*, 1995). Otros sinónimos usados para el género han sido *Dryophila* Qué. *pro parte*, *Ryssonospora* Fayod y *Fulvidula* Romagn. El primero fue un nombre nuevo para la fusión de dos géneros pre-existentes y el último no fue publicado en forma válida; en cualquier caso, los tres son de publicación posterior a *Gymnopilus* (Hesler, 1969; Singer, 1986; Orton, 1993).

La ubicación del género ha sido problemática. Singer (1986) lo ubicó en *Cortinariaceae* y Kühner (1980) en *Strophariaceae*. En la octava edición del "Dictionary of fungi", Hawksworth *et al.* (1995) lo consideraron en *Cortinariaceae* dentro de *Cortinariales*, dejando a *Strophariaceae* en *Agaricales*. Para la novena edición del diccionario, Kirk *et al.* (2001) lo mantienen en *Cortinariaceae*, pero hacen *Cortinariales* sinónimo de *Agaricales*. *Gymnopilus* ha sido incluido en *Cortinariaceae* principalmente por las semejanza de sus basidiosporas, ornamentadas con verrugas y de color café, con las de *Cortinarius*. Kühner (1980, 1984) lo consideró en *Strophariaceae* por la presencia de los pigmentos estirilpironas y por no ser micorrizicos. Bon y Roux (2002) lo clasificaron en *Crepidotaceae* por su hábitat generalmente lignícola y por no ser micorrizico. En sus estudios moleculares sobre las relaciones entre "euagarics", Moncalvo *et al.* (2002) encontraron un clado que llamaron "gymnopiloid", que incluía a *Galerina paludosa* (Fr.) Kühner, además de *Gymnopilus*. Anidado en este clado, encontraron el clado "gymnopilus", representado por *G. aeruginosus* (Peck) Singer, *G. spectabilis* (Fr.) A. H. Sm., *G. junonius* (Fr.) P. D. Orton, *G. penetrans* (Fr. : Fr.) Murrill y *Hebelomina neerlandica* Huijsman. De acuerdo con Moncalvo *et al.* (2002), los clados "crepidotoid" y "stropharioid" (este último agrupa a la mayoría de los géneros y especies tradicionalmente en *Strophariaceae* según Singer, 1986), no están relacionados con *Gymnopilus*.

Clasificación infragenérica de *Gymnopilus* (ver tabla 1)

Gymnopilus, como género *Fulvidula*, fue dividido por primera vez en dos grupos por Romagnesi (1942): *Annulatae* Romagn. con 4 especies y *Cortinatae* Romagn. con 9 especies. El primero contenía especies con un anillo persistente, membranoso o con una cortina desarrollada abundantemente para formar una zona anular distintiva (Singer 1986), y el segundo contenía especies con un velo aracnoide o sin velo. Singer aceptó las dos secciones de Romagnesi, nombrando la última como *Sapinei* (Fr.) Singer (Singer, 1951), y posteriormente como *Gymnopilus* (Singer, 1986). Hesler (1969) también aceptó estos grupos, pero bajo la categoría taxonómica de subgéneros, y subdividió al subgénero *Gymnopilus* en dos secciones de acuerdo con el tamaño de las esporas: *Microspori* Hesler (de 3.5 – 7 µm de longitud, enmendado a 3.5 – 6 µm por Guzmán-Dávalos, 1995) y *Gymnopilus* [de (6 –) 7 – 9 µm según Hesler (1969) y de 6 – 9 (– 10) µm de acuerdo con Guzmán-Dávalos (1995)]. Posteriormente, Guzmán-Dávalos (1995) propuso otra sección en el subgénero *Gymnopilus*, *Macrospori* Guzm.-Dáv., con esporas de 8 – 11 (– 12) µm de longitud.

Previo a Hesler (1969), fue también Romagnesi (1942) quien subdividió al subgénero *Gymnopilus*, como grupo *Cortinatae*, en dos: *Lignicolae*, con 6 especies y *Terricolae* con 3 especies. Orton (1993) consideró las dos secciones del género *Gymnopilus*; subdividiendo a la sección *Gymnopilus* en 7 estirpes: *Liquiritiae* (*G. liquiritiae*, *G. picreus*), *Penetrans* [*G. penetrans*, *G. hybridus* (Bull.) Singer], *Sapineus* [*G. sapineus*, *G. stabilis* (Weinm.) Kühner & Romagn.], *Bellulus* [*G. bellulus* (Peck) Sacc.], *Flavus* (*G. flavus*), *Fulgens* (*G. fulgens*) y *Decipiens* [*G. decipiens* (W. G. Sm.) P. D. Orton, *G. odini*]. En la sección *Annulati* sólo incluyó a la estirpe *Junonius* (*G. junonius*).

La clasificación del género en dos grupos (subgéneros o secciones) ha sido aceptada por la mayoría de los autores. Sin embargo, a menudo es difícil asignar las especies a uno u otro grupo, debido a que el anillo o velo membranoso puede ser efímero o perderse fácilmente si el espécimen no es manejado con cuidado. Además, se ha observado que se pueden presentar basidiomas con cortina aracnoide o con anillo en especímenes de la misma especie.

Objetivos

1. Definir si el género *Gymnopilus* (*Fungi, Basidiomycetes, Agaricales*) es un grupo monofilético.
2. Analizar la validez de la clasificación tradicional infragenérica, con base en análisis cladísticos.
3. Conocer si la presencia de velo o anillo es una sinapomorfia.
4. Contribuir al conocimiento taxonómico del género.
5. Definir las relaciones filogenéticas entre las especies del género.
6. Proponer nuevos caracteres sistemáticos.

DISCUSIÓN GENERAL

La sistemática es el estudio de las relaciones y clasificación de los organismos y los procesos por los cuales han evolucionado y por los cuáles se mantienen (Hawksworth *et al.*, 1995). Para cumplir con esos fines la sistemática involucra a las siguientes disciplinas: taxonomía, filogenética, clasificación y taxogenética (Savage, 1995). En años pasados, las investigaciones, los apoyos y la enseñanza de la sistemática estaban declinando, pero gracias a nuevas herramientas para su estudio y, principalmente, a la desafortunada crisis de la biodiversidad, es que se ha puesto de moda (Savage, 1995; Mallet y Willmott, 2003). En los hongos la pérdida de diversidad es muy grande, pero no evidente debido al bajo número de especies descritas en relación con las que se calcula existen (Hawksworth, 1991; Rossman, 1994). Es también en los hongos donde se ha visto un importante surgimiento en estudios sistemáticos, muy en particular en sistemática molecular (e.g. Peintner *et al.*, 2001; Binder y Hibbet, 2002; Thomas *et al.*, 2002; Challen *et al.*, 2003).

La sistemática filogenética es una propuesta de la sistemática que intenta recobrar las relaciones filogenéticas entre grupos de organismos y producir clasificaciones que reflejen estas relaciones (Wiley, 1981). Las bases de la sistemática filogenética fueron desarrolladas por Hennig (1965), quien definió a un grupo monofilético como dos o más especies más cercanamente relacionadas entre sí, que con cualquier otra especie fuera de ese grupo. Hennig (1965) además argumentó que las sinapomorfias, o caracteres derivados compartidos, son evidencias de relación con un ancestro común, mientras que las simplesiomorfias y las convergencias no sirven para establecer una historia común.

A pesar de un gran número de estudios recientes, es todavía poco lo que se conoce sobre las relaciones evolutivas de los hongos, en muchos casos debido a su morfología simple, frecuentemente convergente y la falta de registros fósiles (Bruns *et al.*, 1991). Existen varios ejemplos donde la morfología ha sido insuficiente para resolver las relaciones filogenéticas, y ese fue el caso, en parte, de *Gymnopilus*, como se discutirá más adelante. Otro ejemplo es el origen de las formas "secuestradas" en hongos (Peintner *et al.*, 2001), en donde guiados por la morfología se clasificaban todas juntas en los gasteromicetes. Gracias al surgimiento de la taxonomía molecular, principalmente por el descubrimiento de la enzima Taq polimerasa, que permitió el desarrollo de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), se han obtenido datos moleculares que han aportado un notable avance en la sistemática de hongos (Miles, 1997; Bridge, 2002). A través de este tipo de datos ha sido posible obtener evidencia que muestra que muchos grupos de hongos "secuestrados", por ejemplo, han evolucionado repetidamente a partir de varios grupos de los *Homobasidiomycetes* (Hibbet *et al.*, 1997; Peintner *et al.*, 2001). Sin embargo, los datos moleculares hasta ahora usados han resultado también insuficientes para resolver todas las relaciones (Bruns *et al.*, 1991), como es el caso de la base ("backbone") de los *Homobasidiomycetes* y la estructura interna de varios clados (Binder y Hibbet, 2002).

Por otro lado, desde que la biología molecular empezó a tener aplicación en sistemática, se inició la controversia entre el valor de los caracteres moleculares comparados con los morfológicos, llegando a la aceptación por la mayoría de los investigadores de que ambos son igualmente valiosos, por lo menos en algún nivel taxonómico (Hillis, 1987; Donoghue y Sanderson, 1992; Moritz y Hillis, 1996).

Dadas las consideraciones anteriores, en este trabajo se hicieron varias preguntas sobre la filogenia del género *Gymnopilus*, las cuales tratan de resolver con análisis cladísticos de caracteres morfológicos y moleculares. Con el fin de tener una visión amplia y una representación de la variación dentro del género, se estudiaron 47 especies para el análisis morfológico, correspondientes a 124 especímenes, además de 29 especies en 37 especímenes de los grupos externos. Para el análisis filogenético con datos moleculares, se secuenciaron los espaciadores internos transcritos del ADN ribosomal (ITS1 e ITS2), incluyendo el gen 5.8S (ITS1-5.8S-ITS2), que de aquí en adelante llamaremos sólo ITS. Se lograron obtener 51 secuencias, que se analizaron junto con 6 del GenBank, dando un total de 57 secuencias que representan 38 taxa. De ellas, 50 en 31 taxa son del grupo interno y 7 secuencias en 7 taxa son del grupo externo.

El género *Gymnopilus*, con ciertas limitaciones que discutiremos más adelante, fundamentalmente es un grupo monofilético. Esto coincide en parte con las observaciones de Moncalvo *et al.* (2002), quienes encontraron un clado "gymnopilus". La clasificación tradicional, que divide al género en dos grupos (subgéneros o secciones) de acuerdo con la presencia del anillo o velo membranoso (Romagnesi, 1942; Singer, 1951; Hesler, 1969), no se observó en ninguna de las topologías que resultaron de los diversos análisis realizados. De igual forma, las secciones (Hesler, 1969; Guzmán-Dávalos, 1995), o las estirpes (Orton, 1993), en que se ha dividido el subgénero *Gymnopilus* no se apoyaron con los caracteres estudiados.

ESTUDIO CON CARACTERES MOLECULARES

En todos los casos, los resultados de los análisis cladísticos con los datos moleculares mostraron un clado que incluye a todas las especies de *Gymnopilus*. Sin embargo, el soporte estadístico para este clado fue de 60% de "bootstrap" o menor, o tuvo una probabilidad posterior, según el método Bayesiano, de menos de 95%. Anidado en él se encuentra un clado que deja afuera a *G. picreus*, pero incluye al resto de las especies de *Gymnopilus* estudiadas, con un "bootstrap" mayor de 90% y con una probabilidad posterior de 100% (Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003).

El trabajo de Moncalvo *et al.* (2002) sobre los 117 clados de "euagarics", con datos de secuencia del gen que codifica para la subunidad grande del ARN ribosomal, mostró también un clado "gymnopilus" que agrupó a las cuatro especies de *Gymnopilus* que ellos incluyeron (*G. aeruginosus*, *G. junonius*, *G. penetrans*, *G. spectabilis*), además de *Hebelomina neerlandica*. Este clado junto con *Galerina paludosa* formó el clado "gymnopiloid".

Aunque no se pudieron resolver completamente las relaciones filogenéticas infragenéricas de *Gymnopilus*, con los datos moleculares obtuvimos cinco clados con soporte estadístico (Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003): "aeruginosus-luteofolius" con 82% de "bootstrap", "lepidotus-subearlei" con 89%, "spectabilis-imperialis" con 100%, "nevadensis-penetrans" con 56%, y el clado "underwoodii-validipes" con 100% de "bootstrap".

ESTUDIO CON CARACTERES MORFOLÓGICOS

Estudio de tipos nomenclaturales

Como parte del estudio morfológico, se revisaron los tipos nomenclaturales de los basónimos de 22 especies de *Gymnopilus* (Guzmán-Dávalos, 2003). Los tipos provienen de 10 herbarios: ENCB, FLAS, IBUG, K, MICH, MPU, NY, SFSU, TENN y XAL. En varios casos las descripciones fueron enmendadas y dos nombres resultaron sinónimos: *G. palmicola* Murrill de *G. chrysotrichoides* Murrill, ambas especies descritas por Murrill (1913) con material de Cuba, en el mismo artículo. Los dos nombres fueron publicados en forma legítima por lo que tienen la misma prioridad. Se seleccionó *G. palmicola* como el nombre correcto debido a que el espécimen tipo *G. chrysotrichoides* se encuentra en malas condiciones. Este tipo está constituido por varios basidiomas, aparentemente en buen estado, pero al hacer las preparaciones microscópicas no se pueden recuperar y observar varias estructuras, además de estar invadido por mohos. El otro caso de sinonimia es el de *G. armillatus* Murrill y *G. subspectabilis* Hesler, la primera descrita con un espécimen de Florida (Murrill, 1940) y la segunda de Michigan (Hesler, 1969). La prioridad es para el nombre de Murrill. Esta especie está muy relacionada con el complejo de *G. junonius* - *G. spectabilis*; se requieren más estudios con el fin de clarificar las diferencias y semejanzas entre estos taxa.

A continuación se comentan algunas de las correcciones que se hicieron a las descripciones originales de los tipos (Guzmán-Dávalos, 2003). Las descripciones de Murrill (e.g. Murrill 1913, 1917) son incompletas y con muy pocos datos microscópicos; en general sólo incluían las esporas, y éstas eran observadas con poco aumento (en pocos casos las llegó a indicar como lisas). Muchos de los especímenes tipo de Murrill fueron estudiados por Hesler (1969) y las descripciones fueron ampliadas y corregidas. De los tipos estudiados seis corresponden a especies descritas por Murrill (1913, 1917, 1940) y revisadas posteriormente por Hesler (1969). Para *G. bryophilus* Murrill, Hesler (1969) indicó la presencia de pleurocistidios ventricosos-capitados y los queilocistidios como inconspicuos. Yo no observé pleurocistidios, en su lugar se presentaron pseudocistidios (escasos o ausentes, según el basidioma) y los queilocistidios son muy comunes y conspicuos en el espécimen tipo.

Los basidiomas del tipo de *G. chrysotrichoides* (= *G. palmicola*) presentan pequeñas escamas de color café-rojizo sobre la superficie del pileo, evidentes aún en varios de los especímenes secos del tipo, o en algunos el pileo no presenta escamas, pero es fibriloso. Ni Murrill (1913) ni Hesler (1969) observaron la ornamentación sobre el pileo y lo describieron como glabro. La observación de este carácter nos permitió sospechar y después confirmar que *G. palmicola* y *G. chrysotrichoides* son sinónimos. Para *G. oregonensis* Murrill, Murrill (1917) describió las esporas como "finely echinulate", y después Hesler (1969) como "minutely verruculose". Sin embargo, las esporas tienen verrugas grandes, que pueden ser consideradas casi tubérculos. El mismo Hesler en las notas que adicionó al tipo, ya había indicado las esporas como "wart-like-tuberculate", carácter que después por alguna razón desconocida pasó desapercibido. Por otro lado, Hesler (1969) en su descripción de *G. oregonensis* no mencionó la presencia de caulocistidios y específicamente estableció la ausencia de fíbulas; sin embargo, ambas estructuras están presentes en el tipo.

Para *G. palmicola*, Hesler (1969) describió los pleurocistidios "colorless, clavate, at times mucronate", y Pegler (1987) los indicó como abundantes. "cylindric-fusoid, occasionally mucronate, either hyaline or with dark ferruginous contents". Yo no encontré pleurocistidios, y quizá los cistidios observados por Hesler y Pegler se trataban de basidiolos o pseudocistidios, cuya presencia es muy variable de acuerdo con el espécimen observado. Hesler no observó caulocistidios, pero R. E. Halling sí. presentes en el ápice del estípite. esparcidos y a veces colapsados, según una etiqueta de anotación en el espécimen. Parece que los caulocistidios no son muy consistentes en esta especie.

Hesler (1969) describió a *G. fulvosquamulosus* Hesler con basidiosporas más cortas [7 – 9 (– 10) μm] de lo que observé en el tipo [(7.5 –) 8 – 11 (– 12) μm]. En *G. lepidotus* Hesler la descripción original publicada indicó el pileo de 4 – 8 mm (Hesler, 1969), lo que seguramente se trata de un error, ya que incluso en los materiales en seco son más grandes.

Nuevas especies para la ciencia y nuevos registros

Se estudiaron especímenes provenientes de diversas regiones del mundo, encontrando especies nuevas y primeros registros. Se describió *Gymnopilus crassitunicatus* Guzm.-Dáv. con base en materiales recolectados en Costa Rica. Esta especie se distingue por tener esporas grandes con perisporio, placa y callo apical, así como con verrugas grandes, y por presentar pleurocistidios de pared gruesa, característica única en el género, ya que todas las especies los tienen de pared delgada (Guzmán-Dávalos y Ovrebo, 2001). De la India se describió *G. terricola* K. A. Thomas, Guzm.-Dáv. & Manim., único por presentar la siguiente combinación de caracteres: pileo con pequeñas escamas color café-rojizo a púrpura, láminas ventricosas excedidas del margen del pileo y por crecer sobre tierra (Thomas *et al.*, 2003). Además se registraron a *G. robustus* Guzm.-Dáv. de Costa Rica y Panamá, y a *G. rugulosus* R. Valenz., Guzmán & J. Castillo de Costa Rica, ambas especies conocidas previamente sólo de México (Guzmán-Dávalos y Ovrebo, 2001). *Gymnopilus robustus* crece sobre los estipes o raíces adventicias de palmas en bosques tropicales, y *G. rugulosus* es una especie abundante en bosques mesófilos de montaña o su equivalente; ambas especies son grandes y robustas. *G. bryophilus* sólo se conocía de la localidad tipo, Jamaica, por lo que se reportó por primera vez de la India, y *G. dilepis* (Berk. & Broome) Singer se citó de una nueva localidad para la India (Thomas *et al.*, 2003). Esta última especie sólo se conoce de Asia y es muy semejante a *G. lepidotus*, la cual sólo se ha recolectado en América; probablemente sean sinónimos.

Uso de nuevos caracteres en la taxonomía del género

En la búsqueda de nuevos caracteres se obtuvieron algunos resultados. A partir del estudio micromorfológico, se encontró que el tipo de subhimenio, usado principalmente en *Amanita* (Bas, 1969), es un carácter útil en *Gymnopilus*. Se encontraron 3 de los 4 diferentes tipos de subhimenio propuestos por Bas (1969): ramoso, ramoso-inflado y celular. La reacción de las esporas a ciertos reactivos, azul de algodón y azul de cresil, en particular con el último, requiere de mayor investigación, ya que hasta ahora el número de especies que dieron reacción metacromática fue muy baja, y en algunos casos se presentaron resultados ambiguos. Del estudio cultural de las cepas de *Gymnopilus* se obtuvieron resultados, que por ser limitados a pocas especies, no se pudieron usar en los análisis cladísticos. Estos resultados preliminares nos indican un camino a seguir, para obtener información de un mayor número de especies sobre el tipo de pudrición que causan en la madera, su producción de enzimas (fenol oxidasas extracelulares) y la formación de diferentes estructuras en medio de cultivo (artrosporas e hifas angostas con ápices capitados). Las características obtenidas a partir del crecimiento del micelio en medios de cultivo ya han sido usadas con éxito en el análisis filogenético de otros *Agaricales* (e.g. Johnson, 1999, con *Lepiota*). En *Gymnopilus* el carácter de tipo de pudrición podría ser usado a nivel genérico, y los restantes a nivel infragenérico.

Análisis filogenético con datos morfológicos

Los caracteres morfológicos homologados no aportaron suficiente información para resolver las relaciones de *Gymnopilus* con otros géneros de *Cortinariaceae* o de *Strophariaceae*, ni tampoco resolvieron las relaciones infragenéricas. El único clado que consistentemente resultó en los árboles con datos morfológicos fue el "spectabilis-imperialis", aunque la mayoría de las veces se mostró

como dos clados independientes. Estos dos clados agruparon a las especies de *Gymnopilus* con basidiomas robustos, con anillo, con esporas mayores de 8 μm de longitud y con papila apical (Guzmán-Dávalos *et al.*, en preparación, ver capítulo III).

Evidencia total

Dada la falta de información que resultó del análisis con datos morfológicos, se decidió combinar en una sola matriz, como evidencia total, los datos morfológicos y moleculares (Guzmán-Dávalos *et al.*, en preparación, ver capítulo III). La topología que resultó de aplicar pesos implícitos ($k = 2$) (Goloboff, 1993) mostró, con algunas modificaciones, los mismos clados que resultaron sólo con datos moleculares. *Gymnopilus picreus* quedó fuera del grupo que incluye a la mayoría de las especies de *Gymnopilus*, y más relacionado con otros *Cortinariaceae*.

Relaciones con otros géneros

Galerina está muy relacionado con *Gymnopilus*: de forma práctica existen problemas para su delimitación y macroscópicamente existen varias especies, en particular aquellas de *Gymnopilus* que no son lignícolas, que se pueden confundir fácilmente, dejando dudas sobre su correcta adscripción (Miller y Bacchus, 1998). Nosotros encontramos que *Galerina autumnalis* (Peck) A. H. Sm. & Singer y *G. clavata* (Velen.) Kühner están muy relacionadas con *Gymnopilus*, ya que en varios análisis quedaron anidadas dentro del clado de *Gymnopilus*, y en otros quedaron basales, en particular *G. autumnalis*, y como grupo hermano (Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003). Rees *et al.* (1999) también discutieron las dificultades para separar las especies de ambos géneros, y Rees *et al.* (2002) transfirieron a *Galerina eucalyptorum* E. Horak a *Gymnopilus* (*G. anomalus* B. J. Rees) con base en sus resultados con secuencias de ITS. Por otro lado, de acuerdo con las investigaciones de Moncalvo *et al.* (2002), *Galerina* es polifilético, así que es sólo el grupo de *G. autumnalis* (y especies afines) el que podría estar más emparentado con *Gymnopilus*.

Pyrrhoglossum es un género muy afín a *Gymnopilus*, que se sospechaba como su grupo hermano. Rees *et al.* (2002) encontraron a *Pyrrhoglossum pyrrium* (Berk. & M. A. Curtis) Singer anidado en el clado de *Gymnopilus*, por lo que propusieron la nueva combinación *G. pyrrium* (Berk. & M. A. Curtis) B. J. Rees. Sin embargo, nosotros encontramos a la misma especie de *Pyrrhoglossum* fuera del clado de *Gymnopilus*, al menos en los análisis moleculares, y más relacionada con otros *Cortinariaceae*, en particular con *Dermocybe phoenicea* (Bull.) M. M. Moser. Cuando Singer (1944) describió al género *Pyrrhoglossum* indicó la gran afinidad con *Gymnopilus*, separándolos por la ausencia o reducción del estípite en el primero. Comentó que en varios casos la separación de géneros sólo por la presencia o ausencia del estípite podría no ser artificial, sino de acuerdo con su evolución real: "It seems to us that, in the case of *Pyrrhoglossum*, we have to do with an independent line of phylogenetic development particular to the tropics".

CONCLUSIONES

1. Con base en los caracteres moleculares únicamente y en la evidencia total (morfológicos y moleculares) *Gymnopilus* es un grupo monofilético, siempre y cuando se excluya a *G. picreus*.
2. *Gymnopilus* está muy relacionado con *Galerina* y algunas especies de este género pueden ser el grupo hermano de *Gymnopilus*.
3. La clasificación tradicional del género *Gymnopilus* en dos subgéneros con base en la

- presencia del velo membranoso, y en secciones de acuerdo con el tamaño de las esporas, no se soportó con base en los análisis filogenéticos con caracteres morfológicos y moleculares.
4. No se logró separar en caracteres discretos los diferentes tipos de velo presentes en el basidioma ni el tamaño de las esporas y por tanto no fue posible usar estos caracteres en los análisis cladísticos.
 5. Aunque no se logró homologar los tipos de velo y el tamaño de las esporas, la estructura de los árboles obtenidos no muestra coherencia con la idea de que el velo membranoso y el tamaño de las esporas son caracteres que nos indiquen algún agrupamiento a nivel de subgénero en el caso del primero y de secciones para el segundo. Sin embargo, todas las especies del clado "spectabilis-imperialis" presentan exclusivamente anillo membranoso.
 6. Se propone clasificar parcialmente al género *Gymnopilus* en al menos tres secciones: *Purpureolepis*, *Imperialis* y *Sapinei*. Además, es probable que por lo menos existan dos secciones más: un grupo de especies australianas y otro de especies europeas.
 7. Se describieron dos especies nuevas para la ciencia y se registraron cuatro especies, dos de la India, una de Costa Rica, y una más de Costa Rica y Panamá.
 8. Con base en la revisión de los especímenes tipo, dos nombres se propusieron como sinónimos.
 9. Se encontró que el tipo de subhimenio (ramoso, ramoso-inflado y celular) es un carácter taxonómico útil en las descripciones de las especies y en los análisis filogenéticos.
 10. La presencia y características de las artrosporas y los ápices capitados en los micelios crecidos en medios de cultivo, son caracteres taxonómicos potenciales. Su uso en taxonomía dependerá de la obtención de datos a partir de una mayor cantidad de especímenes y especies.
 11. *Gymnopilus* causa pudrición morena de la madera, pero también es capaz de degradar lignina en menor grado.
 12. El tipo de pudrición puede ser un carácter taxonómico potencial a nivel genérico.

LITERATURA CITADA

- Bas, C., 1969. Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*. *Persoonia* 5: 285-579.
- Binder, M. & D. S. Hibbet, 2002. Higher-level phylogenetic relationships of Homobasidiomycetes (mushroom-forming fungi) inferred from four rDNA regions. *Mol. Phylog. & Evol.* 22: 76-90.
- Bon, M., 1992. Cle monographique des especes Galero-Naucorioïdes. *Doc. Myc.* 21(84): 1-84.
- Bon, M. & P. Roux, 2002. Le genre *Gymnopilus* P. Karst. en Europe. *Fungi Non Delineati* 17. Edizioni Candusso, Alassio.
- Bridge, P., 2002. The history and application of molecular mycology. *Mycologist* 16: 90-99.
- Bruns, T. D., T. J. White & J. W. Taylor, 1991. Fungal molecular systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 525-564.
- Challen, M. P., R. W. Kerrigan & P. Callac, 2003. A phylogenetic reconstruction and emendation of *Agaricus* section *Duploannulatae*. *Mycologia* 95: 61-73.
- Dangy-Caye, M.-P. & N. Arpin, 1974. Présence de styryl-6-pyrones, notamment de bis-noryanganine et d'hispidine, chez *Gymnopilus penetrans* (Fr. ex Fr.) Murr. *Trav. Mycol.* dédiés à R. Kühner, *Bull. Soc. Linnéenne de Lyon* 1974: 109-118.

- Donoghue, M. J. & M. J. Sanderson, 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. *In*: Soltis, P. S., D. E. Soltis & J. J. Doyle (eds.). Molecular systematics of plants. Chapman and Hall, Nueva York.
- Fausto-Guerra, S., L. Guzmán-Dávalos & J. C. Velázquez-Hueso, 2002. Cultural studies of *Gymnopilus* species (*Cortinariaceae*, *Agaricales*), *Mycotaxon* 84: 429-444.
- Gartz, J., 1984. Occurrence of psilocybin, psilocin and baovocystin in *Gymnopilus purpuratus*. *Persoonia* 14: 19-22.
- Gilbertson, R. L., 1974. Fungi that decay ponderosa pine. The Univ. Arizona Press, Tucson.
- Gill, M. & W. Steglich, 1987. Pigments of fungi (Macromycetes). *Progress in the Chemistry of Organic Natural Products* 51. Springer-Verlag, Nueva York.
- Goloboff, P. A., 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Guzmán-Dávalos, L., 1995. Further investigations on *Gymnopilus* (*Agaricales*, *Cortinariaceae*). A new section and a new species from Mexico. *Mycotaxon* 54: 117-124.
- Guzmán-Dávalos, L., 2003. Type studies of *Gymnopilus* (*Agaricales*) I. *Mycotaxon* 86: 395-423.
- Guzmán-Dávalos, L. & C. L. Övrebó, 2001. Some species of *Gymnopilus* from Costa Rica and Panama. *Mycologia* 93: 398-404.
- Guzmán-Dávalos, L., G. M. Mueller, J. Cifuentes, A. N. Miller & A. Santerre, 2003. Traditional infrageneric classification of *Gymnopilus* is not supported by ribosomal DNA sequence data. *Mycologia* 95(6): en prensa.
- Hatfield, G. M. & L. R. Brady, 1968. Isolation of bis-noryangonin from *Gymnopilus decurrens*. *Lloydia* 31: 225-228.
- Hatfield, G. M. & L. R. Brady, 1969. Occurrence of bis-noryangonin in *Gymnopilus spectabilis*. *J. Pharm. Sci.* 58: 1298.
- Hatfield, G. M. & L. R. Brady, 1971. Occurrence of bis-noryangonin and hispidin in *Gymnopilus* species. *Lloydia* 34: 260-263.
- Hawksworth, D. L., 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycol. Res.* 95: 641-655.
- Hawksworth, D. L., P. M. Kirk, B. C. Sutton & D. N. Pegler, 1995. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*. CAB International, Cambridge.
- Hennig, W., 1965. Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Entom.* 10: 97-116.
- Hesler, L. R., 1969. North American species of *Gymnopilus*. *Mycological Memoirs* 3. Hafner, Nueva York.
- Hibbet, D. S., E. M. Pine, E. Langer, G. Langer & M. J. Donoghue, 1997. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. *Proc. Nat. Acad. Sc., USA* 94: 12002-12006.
- Hillis, D. M., 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 23-42.
- Hoiland, K., 1990. The genus *Gymnopilus* in Norway. *Mycotaxon* 39: 257-279.
- Johnson, J., 1999. Phylogenetic relationships within *Lepiota* sensu lato based on morphological and molecular data. *Mycologia* 91: 443-458.
- Karsten, P. A., 1879. Ryssländs, Finlands och Den Skandinaviska Halföns Hattsvampar. Första Delen: Skifsvampar. *Bidr. Känn. Finl. Nat. Folk* 32(21): 1-571.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, J. C. David & J. A. Staigers, 2001. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*. CAB International, Wallingford. 9th ed.
- Kreisel, H. & U. Lindequist, 1988. *Gymnopilus purpuratus*, a psilocybin containing mushroom adventitious in the district Rostock (East Germany). *Z. Mykol.* 54(1): 73-76.
- Kühner, R., 1980. Les hyménomycètes agaricoïdes. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 49 (No. Spec.).
- Kühner, R., 1984. Some mainlines of classification in the gill fungi. *Mycologia* 76: 1059-1074.
- Kühner, R. & H. Romagnesi, 1953. *Flore analytique des champignons supérieurs (Agarics, Bolets, Chanterelles)*. Masson et Cie, Paris.

- Mallet, J. & K. Willmott, 2003. Taxonomy: renaissance or Tower of Babel? *Trends Ecol. Evol.* 18(2): 57-59.
- Miles, P. G., 1997. Mushroom biology – opportunities for synergism of applied and basic research. *Micol. Neotrop. Apl.* 10: 3-13.
- Miller Jr., O. K. & S. T. Bacchus, 1998. A *Gymnopilus* on pondcypress bark in Florida. *Mycotaxon* 67: 211-215.
- Moncalvo, J. M., R. Vilgalys, S. Redhead, J. E. Johnson, T. Y. James, M. C. Aime, V. Hofstetter, S. J. W. Verduin, E. Larsson, T. J. Baroni, R. G. Thorn, S. Jacobsson, H. Cléménçon & O. K. Miller Jr., 2002. One hundred and seventeen clades of euagarics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 23: 357-400.
- Moritz, C. & D. M. Hillis, 1996. Molecular systematics: context and controversies. *In: Hillis, D. M., C. Moritz & B. K. Mable (eds.). Molecular systematics. Sinauer Assoc., Sunderland.* 2^o ed.
- Murrill, W. A., 1913. The Agaricaceae of tropical North America – VI. *Mycologia* 5: 18-36.
- Murrill, W. A., 1917. Agaricaceae. *In: North American Flora* 10(3): 145 – 226.
- Murrill, W. A., 1940. Additions to Florida fungi – V. *Bull. Torrey Bot. Club.* 67: 275-281.
- Orton, P. D., 1993. *Gymnopilus* Karsten. *In: Watling, R. & N. M. Gregory (eds.). Cortinariaceae* p.p. *British Fungus Flora Agarics and Boleti. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh.*
- Pegler, D. N., 1987. A revision of the Agaricales of Cuba 2. Species described by Earle and Murrill. *Kew Bull.* 42: 855-888.
- Peintner, U., N. L. Bougher, M. A. Castellano, J.-M. Moncalvo, M. M. Moser, J. M. Trappe & R. Vilgalys, 2001. Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (Cortinariaceae). *Am. J. Bot.* 88: 2168-2179.
- Rees, B. J. & J. L. Ye, 1999. *Pyrhoglossum* and the small-spored species of *Gymnopilus* (Cortinariaceae) in Eastern Australia. *Australian Systematic Botany* 12: 255-270.
- Rees, B. J., D. A. Orlovich & P. B. D. Marks, 1999. Treading the fine line between small-statured *Gymnopilus* and excentrically stipitate *Galerina* species in Australia. *Mycol. Res.* 103: 427-442.
- Rees, B. J., G. C. Zuccarello & D. A. Orlovich, 2002. Relationships between Australian and Northern Hemisphere *Gymnopilus* species II. A preliminary phylogeny of species of *Gymnopilus* and related genera based on internal transcribed spacer (ITS) region of ribosomal DNA. *Mycotaxon* 84: 93-110.
- Romagnesi, H. 1942. Quelques points de taxonomie. *Bull. Soc. Mycol. France* 58: 81-89.
- Rossman, A. Y., 1994. A strategy for an all-taxa inventory of fungal biodiversity. *In: Peng, C. I. & C. H. Chou (eds.). Biodiversity and terrestrial ecosystems. Academia Sinica Monograph, series 14, Taipei.*
- Savage, J. M., 1995. Systematics and the biodiversity crisis. *BioScience* 45: 673-679.
- Singer, R., 1944. New genera of fungi. *Mycologia* 36: 358-368.
- Singer, R., 1949 (1951). The Agaricales (mushrooms) in modern taxonomy. *Lilloa* 22: 5-832.
- Singer, R., 1986. The Agaricales in modern taxonomy. Koeltz, Koenigstein. 4^o ed.
- Thomas, K. A., U. Peintner, M. M. Moser & P. Manimohan, 2002. *Anamika*, a new mycorrhizal genus of *Cortinariaceae* from India and its phylogenetic position based on ITS and LSU sequences. *Mycol. Res.* 106: 245-251.
- Thomas, K. A., L. Guzmán-Dávalos & P. Manimohan, 2003. A new species and new records of *Gymnopilus* from India. *Mycotaxon* 85: 297-305.
- Wiley, E. O., 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, Nueva York.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 1. Clasificación infragenérica de *Gymnopilus* según varios autores.

Romagnesi (1942)	Singer (1951, 1986)	Hesler (1969)	Orton (1993)	Guzmán-Dávalos (1995)
<i>Cortinatae</i> <i>Lignicolae</i> <i>Terricolae</i>	Sec. <i>Gymnopilus</i>	Subgen. <i>Gymnopilus</i> Sec. <i>Microspori</i> Sec. <i>Gymnopilus</i>	Sec. <i>Gymnopilus</i> St. <i>Liquiritiae</i> St. <i>Penetrans</i> St. <i>Sapineus</i> St. <i>Bellulus</i> St. <i>Flavus</i> St. <i>Fulgens</i> St. <i>Decipiens</i>	Subgen. <i>Gymnopilus</i> Sec. <i>Microspori</i> Sec. <i>Gymnopilus</i> Sec. <i>Macrospori</i>
<i>Annulatae</i>	Sec. <i>Annulati</i>	Subgen. <i>Annulati</i>	Sec. <i>Annulati</i> St. <i>Junonius</i>	Subgen. <i>Annulati</i>

Sec. = Sección

Subgen. = Subgénero

St. = Estirpe

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Capítulo II

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Mycologia 95(6): en prensa, 2003.

Guzmán-Dávalos et al: Phylogeny of *Gymnopilus* with DNA data

TRADITIONAL INFRAGENERIC CLASSIFICATION OF *GYMNOPILUS* IS NOT SUPPORTED BY RIBOSOMAL DNA SEQUENCE DATA

Laura Guzmán-Dávalos¹

Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara, Apartado postal 1-139, Zapopan, Jalisco, 45101, México

Gregory M. Mueller

Department of Botany, The Field Museum of Natural History, 1400 S. Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605-2496

Joaquín Cifuentes

Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Mexico, D.F., 04510, México

Andrew N. Miller

Department of Botany, The Field Museum of Natural History, 1400 S. Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605-2496

Anne Santerre

Departamento de Biología Celular y Molecular, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

Abstract: The traditional classification of *Gymnopilus* (Agaricales) recognizes two primary groups: *Annulati* and *Gymnopilus*, based on the presence or absence of a membranous partial veil. While our analyses of DNA sequence data from the nuclear ribosomal ITS1-5.8S-ITS2 (ITS) gene supports the monophyly of the genus, these traditional subgroups were not recovered. Five well-supported clades within the genus were identified through these analyses: 1) the spectabilis-imperialis group; 2) the nevadensis-penetrans group; 3) a clade formed by *G. underwoodii*, *G. validipes* and *G. cf. flavidellus*; 4) the aeruginosus-luteofolius group and 5) the lepidotus-subearlei group. Relationships among these subgroups were not resolved.

Key words: Agaricales, *Annulati*, Cortinariaceae, ITS, phylogeny, Strophariaceae

INTRODUCTION

The genus *Gymnopilus* P. Karst. represents an important component of fungal biodiversity on wood containing over 200 lignicolous species. *Gymnopilus* has been treated as a member of the family Cortinariaceae sensu Singer (1986) or Strophariaceae sensu Kühner (1980) in the Agaricales. The genus is well-characterized macromorphologically (Hesler 1969, Singer 1986). Hesler (1969)

monographed the North American species of the genus. *Gymnopilus* also has been studied in Mexico by Guzmán-Dávalos and Guzmán (1986, 1991, 1995) and Guzmán-Dávalos (1994, 1995, 1996a), in Europe by Høiland (1990), Orton (1993) and Bon and Roux (2002), in Central America by Guzmán-Dávalos (1996b) and Guzmán-Dávalos and Ovrebo (2001), in Zimbabwe by Høiland (1998), and in Australia by Rees and Ye (1999) and Rees et al (1999, 2002).

Gymnopilus, as genus *Fulvidula* Romagn., first was divided into two groups, *Annulatae* Romagn. and *Cortinatae* Romagn., by Romagnesi (1942). *Annulatae* contained species with a persistent, membranous annulus or "cortina abundantly developed so as to form a distinct annular zone" (Singer 1986). *Cortinatae* contained species with an arachnoid veil (cortina) or no veil. Singer (1986) accepted the two sections of Romagnesi, naming the latter one *Gymnopilus*. Hesler (1969) also accepted these groups, but under the taxonomic rank of subgenera. He divided subgenus *Gymnopilus* into two sections: *Microspori* Hesler and *Gymnopilus*. Later, Guzmán-Dávalos (1995) proposed another section in subgenus *Gymnopilus*, *Macrospori* Guzm.-Dáv., to accommodate large-spored species lacking an annulus.

Most authors have accepted the classification of the genus into two groups (subgenera or sections). However, it often is difficult to assign some species to one or the other group because the annulus or membranous veil is sometimes ephemeral or very easily lost if the specimen is not handled with care. Also, either an annulus or a cortinate veil has been observed on the stipe in different specimens from the same species.

Few molecular studies have included species of *Gymnopilus*, and only one has focused exclusively on the genus. *Gymnopilus sapineus* (Fr.) Maire was used as an outgroup in a phylogenetic study of *Cortinarius* using ITS sequences (Høiland and Holst-Jensen 2000). Moser et al (2001) used ITS sequences to establish the phylogenetic relationships of a new species of *Gymnopilus*, *G. turficola* M. M. Moser & H. Ladurner, including in their analysis *G. decipiens* (W. G. Smith) P. D. Orton, *G. luteofolius* (Peck) Singer, *G. odini* (Fr.) Kühner & Romagn., *G. penetrans* (Fr. : Fr.) Murrill, *G. picreus* (Pers. : Fr.) P. Karst., *G. sapineus* and *G. spectabilis* (Fr.) A. H. Sm. Peintner et al (2001) used *Gymnopilus* (*G. penetrans*, *G. sapineus* and *G. spectabilis*) as an outgroup in a paper on the multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius*. Moncalvo et al (2002), in their molecular study on the relationships among euagarics, found a gymnopiloid clade that included *Gymnopilus* and *Galerina paludosa* (Fr.) Kühner. A gymnopilus clade represented by *G. aeruginosus* (Peck) Singer, *G. spectabilis*, *G. junonius* (Fr.) P. D. Orton, *G. penetrans* and *Hebelomina neerlandica* Huijsman was nested within this larger clade. Thomas et al (2002) also included *Gymnopilus* (*G. aeruginosus*, *G. penetrans*, *G. picreus*, *G. sapineus* and *G. spectabilis*) to establish the relationships of a new genus, *Anamika* K. A. Thomas, Peintner, M. M. Moser & Manim., which is closely related to *Hebeloma*. The only work focused exclusively on *Gymnopilus* is by Rees et al (2002), in which they report on the relationships between Australian and Northern Hemisphere *Gymnopilus* species using sequences of the ITS. Høiland (1990) undertook the only cladistic analysis based on morphological data using the known species of *Gymnopilus* from Norway.

In this paper we use sequence data from the nuclear ribosomal ITS1-5.8S-ITS2 (hereafter referred to as ITS) to test the monophyly of the genus and whether the traditional classification of the genus into two groups based on the presence or absence of an annulus is natural.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MATERIAL AND METHODS

The species included in this study encompass the morphological variation of the genus, with special focus on the subgenus *Annulati*. Specimens were selected to provide broad taxonomic sampling based on the availability of well-preserved material. Some species are known only from the type specimens, so in these special cases permits were obtained from curators to use small portions of these specimens for DNA extraction. The familial concepts of both Singer (1986) and of Kühner (1980) were employed because representatives from the families Cortinariaceae (*Cortinarius*, *Dermocybe*, *Galerina*, *Pyrrhoglossum*) and Strophariaceae (*Pholiotia*, *Psilocybe*) were included as outgroups. Most of the material used in this study was from old (more than 10 years) or very old (more than 50 years) herbarium specimens because few recently collected specimens (i.e. one year old or less) were available. DNA extraction was not successful with many of the old and very old herbarium specimens. Only one sample (*G. cf. subearlei* 172) was from mycelium grown on MEA (malt-extract agar, Difco). Specimens included in this study are listed in TABLE I. Herbarium acronyms are cited as from Holmgren et al (1990).

DNA extraction.—DNA was extracted at the Departamento de Biología Celular y Molecular, Universidad de Guadalajara, Mexico, using one of these procedures: phenol method of Raeder and Broda (1985), CTAB method of Gardes and Bruns (1993) or employing an extraction kit (Nucleon PhytoPure, Amersham). DNA extraction tests were made to determine the best extraction protocol for obtaining DNA from the minimum amount of material (Santerre et al in preparation). A small part (ca 4 mg) of the pileus, including cutis, context and lamellae, was taken. When possible (e.g. large basidioma) the cutis was excluded to avoid contamination from exotic spores or material deposited on the surface of the pileus. In very few cases, when the pileus was in poor condition, the sample was taken from the stipe. DNA concentration was determined by spectrophotometry. The DNA extracts were diluted 1:2, 1:5 and 1:10 or were used undiluted in PCR reactions.

PCR amplification.—Polymerase chain reaction (PCR) was performed to amplify the internal transcribed spacer 1 (ITS1), the 5.8S rRNA gene and the internal transcribed spacer 2 (ITS2) following the protocols of Miadlikowska and Lutzoni (2000), with some modifications. Each 50 μ l PCR reaction contained 32.7 μ l of sterile double-distilled water, 5 μ l of 10 \times reaction buffer (100 μ M Tris, 500 μ M KCl) with MgCl₂ (Behringer-Mannheim), 5 μ l of 8 mM dNTPs, 2 units of Taq DNA polymerase (Behringer-Mannheim or Roche), 2.5 μ l of each 10 μ M primer, 1 μ l of BSA (bovine serum albumine)(New England Bio Labs), and 1 μ l of DNA template. Ready-To-Go™ PCR Beads (Amersham Pharmacia Biotech) also were used following the manufacturers protocols to amplify some taxa. Negative controls, without DNA template, were included to detect contamination in the reagents. Primer pairs ITS1F-ITS4, ITS1-ITS4, ITS1-ITS4S or ITS5-ITS4 were used to amplify the entire ITS; ITS1F-ITS2, ITS1-ITS2 or ITS5-ITS5.8S to amplify the ITS1; and ITS3-ITS4, ITS3-ITS4S or ITS5.8SR-ITS4S to amplify the ITS2 (Vilgalys and Hester 1990, White et al 1990, Gardes and Bruns 1993, Kretzer et al 1996). Two primers specific for *Gymnopilus* were designed, ITS1G (5'-CGTAACAAGGTTTCCGTAGG-3') and ITS4G (5'-GATATGCTTAAGTTCAGCGGG-3'), and the primer pairs used were ITS1G-ITS4G, ITS1G-ITS2 or ITS3-ITS4G.

PCR amplifications were performed in a MJ Research PTC 200 thermocycler. The DNA was denatured at 95 C for 3 min, except for the PCR Beads (93 C for 7 min). Twenty-five cycles of denaturation at 95 C for 1 min, annealing at 50 C for 45 s, and extension at 72 C for 2 min were followed by 15 cycles of 95 C for 1 min, 50 C for 45 s and 72 C for 2 min increasing 5 s each cycle with an extension step of 72 C for 10 min and final incubation at 4 C. Amplification products were visualized by electrophoresis in 1.5 % TAE agarose gels (NuSieve, FMC Bioproducts), containing

ethidium bromide (1 mg/ml). When necessary, reamplifications were conducted using the above protocol except template DNA was added from either 1 μ l of the original PCR product or from a melted punch from the agarose gel.

Sequencing.—Amplification products were excised from 1% TALE agarose gels (NuSieve, FMC Bioproducts), melted at 70 C, and then 1 μ l of GELase™ Agarose Gel-Digesting Preparation (Epicentre Technologies) was added to each product and incubated at 45 C for at least one hour. Sequencing reactions were performed with BigDye™ Terminator (ABI Prism, Perkin-Elmer Biosystems) in a 10 μ l final volume following manufacturers protocols and using the same primers as in the PCR reactions. Depending on the automated sequencer used, one of these protocols was used to precipitate the products: 1) 10 μ l of deionized sterile water, 2 μ l of 3 M NaOAc and 50 μ l of 95% EtOH, or 2) 30 μ l of deionized sterile water and 60 μ l of isopropanol. Sequences were obtained either by polyacrylamide gel electrophoresis performed on an ABI 377A automated DNA sequencer (Perkin-Elmer, Applied Biosystems) or by capillary electrophoresis on an ABI-Prism 3100 Genetic Analyzer (Perkin-Elmer, Applied Biosystems).

Assembly of sequence fragments, correction of raw sequences and alignment of consensus sequences were carried out with Sequencher 3.0 (Gene Codes Corporation). Every sequence was subjected to a blast search in GenBank and doubtful sequences (the ones that did not blast to *Gymnopilus*) were removed. Fifty-three new sequences were generated and seven were retrieved from GenBank. Alignments were checked by eye and manually corrected when necessary using MacClade 4.0 (Maddison and Maddison 2000). New sequences have been submitted to GenBank and alignments are deposited in TreeBASE (matrix accession numbers M1433, M1434; study accession number S883).

Phylogenetic analyses.—A total of 57 sequences from 38 taxa, which included six sequences from GenBank (*Gymnopilus luteofolius*, *G. picreus*, *G. sapineus*, *G. spectabilis*, *Cortinarius atrovirens*, *Dermocybe phoenicea*), were used in the analyses (TABLE I). Two datasets were examined: one which used the full 57 specimen matrix and another which used all ingroup sequences but restricted the outgroup to the single most closely related taxon, *Galerina autumnalis*, based on analyses of the first dataset. Maximum-parsimony (MP) analyses were performed on both sets, while maximum-likelihood (ML) and Bayesian methods were implemented only on the set of 51 sequences. The MP and ML analyses were performed with PAUP* 4.0b10 (Swofford 2000), while MrBayes 2.01 (Huelsenbeck and Ronquist 2001) was used to perform the Bayesian analysis.

Equally weighted and unequally weighted MP analyses were performed. In the equally weighted MP analyses, ambiguous regions due to gaps were excluded. In the unequally weighted MP analyses, changes among transitions/transversions were subjected to a specific symmetric step-matrix with costs among changes calculated as the negative natural logarithm of their relative frequencies using StepMatrix 2.1 (François Lutzoni and Stefan Zoller, Dept. of Biology, Duke University). The ambiguously aligned regions were also included as unequivocally coded characters using the program INAASE 2.3b (Lutzoni et al 2000) to recode these regions. Each coded character was subjected to a specific symmetric step-matrix derived from pairwise comparisons of sequences, accounting for the optimal number of changes between all possible combinations of any two sequences. Gaps were treated as missing characters in all MP analyses.

Heuristic searches were conducted under these conditions: starting trees obtained by stepwise addition, random addition sequence with 1000 replicates, tree-bisection-reconnection (TBR) as the branch swapping algorithm, branches collapsed if maximum branch length is zero, and MulTrees option in effect. In some analyses the option to limit branch swapping to 5 or 10 million rearrangements per replicate was implemented. This procedure was necessary due to the large

number of equally most-parsimonious trees generated from the inclusion of identical sequences that could not be resolved. Support for nodes recovered from MP analyses was obtained from 1000 bootstrap replications (Felsenstein 1985). The conditions were the same as above, except that the number of random addition replicates was set to 10 and in some cases branch swapping was limited to 1 million rearrangements per replicate.

For ML and Bayesian analyses, the most likely model of evolution was determined through nested likelihood ratio tests as implemented in Modeltest 3.06 (Posada and Crandall 1998). In both analyses, the ambiguously aligned characters were excluded and the constant characters were included. The ML analysis was performed with 100 random addition replicates, while the Bayesian analysis was run for 10 million generations with trees sampled every 1000th generation. The first 2000 trees representing the burn-in phase of the analysis were discarded and posterior probabilities were calculated from a consensus of the remaining 8000 trees. This analysis was repeated five times starting from random trees to ensure the same set of trees were sampled during each analysis.

RESULTS

The final alignment for the 57 ITS sequences consisted of 800 nucleotide positions after the introduction of gaps. A total of 24 ambiguously aligned regions were found. There were 51 informative characters with the ambiguous regions excluded, and 75 informative characters when the recoded ambiguous regions were included.

The equally weighted parsimony analyses, excluding the ambiguously aligned regions, were possible to run in a branch-and-bound search due to the small number of informative characters. For the rest of the parsimony analyses, the only option available due to the size of the data matrix was heuristic searches. Because the results of the first analyses with the 57 taxa dataset documented that *Galerina autumnalis* was the closest outgroup to *Gymnopilus*, subsequent analyses were undertaken with only this taxon as outgroup. Excluding the more distant outgroups reduced the number of gaps and correspondingly, the size and number of ambiguously aligned regions, which improved the alignment and increased the number of parsimony-informative characters.

Equally weighted parsimony analysis of the 57 sequences with a branch-and-bound search resulted in a tree with low bootstrap support for many of the branches (not shown). The heuristic search with transitions/transversions unequally weighted plus the ambiguous regions unequivocally coded resulted in 76,840 trees, with a tree-length of 649 steps. The consistency index (CI) excluding uninformative characters was 0.72, homoplasy index (HI) = 0.28, retention index (RI) = 0.86, and rescaled consistency index (RC) = 0.62. The strict-consensus tree (FIG. 1) has the same general topology as the one that resulted from the branch-and-bound search, but with higher bootstrap values. The *Gymnopilus* clade is present (FIG. 1), although with only 60% bootstrap support. Excluding *G. picreus*, the remaining *Gymnopilus* species form a well-supported clade, with a bootstrap of 91%.

The dataset of 51 sequences (representing 32 taxa), with *Galerina autumnalis* as the outgroup, resulted in 781 characters and 22 ambiguous regions. Seventy-three parsimony-informative characters were present with the ambiguous regions excluded, and 95 when the recoded ambiguous regions were included. The unequally weighted analyses resulted in 2581 most-parsimonious trees of 462 steps (not shown), with CI excluding uninformative characters = 0.69, HI = 0.31, RI = 0.88, and RC = 0.60.

One of the two trees obtained in the maximum likelihood analysis is shown in FIG. 2 (-ln L = 1622). These trees differed only in that *G. spectabilis* and *G. junonii* grouped together in one of them. The most likely model of evolution determined through nested likelihood ratio tests was HKY+G (Hasegawa et al 1985, Posada and Crandall 1998). The number of substitution types was 2, the transition/transversion ratio was 3.8307, the proportion of invariable sites was 0, and the gamma shape parameter was 0.1848. Node support is indicated by posterior probabilities determined through Bayesian analysis. The same major clades were recovered by ML analysis as were identified in the MP trees; however, relationships among the clades differ (FIGS. 1 and 2).

Neither the division of the genus into *Annulati* and *Gymnopilus* nor recognition of the three sections in subgenus *Gymnopilus* was supported because the species belonging to these groups occurred in multiple clades in all trees. Although ITS data did not fully resolve infrageneric relationships, five well-supported clades in the genus were recognized with bootstrap values above 80% and posterior probabilities over 95% (FIGS. 1 and 2). These clades and their support values (bootstrap and posterior probability, respectively) are: 1) the aeruginosus-luteofolius group (82%, <95%); 2) the lepidotus-subearlei group (89%, 100%); 3) the spectabilis-imperialis group (100%, 100%); 4) the penetrans-sapineus group (100%, 100%), or including *G. nevadensis* (the nevadensis-penetrans group) (56%, 100%); and 5) the underwoodii-validipes group (100%, 100%).

DISCUSSION

ITS sequence data have been widely used to try to resolve phylogenetic relationships of fungi at the infrageneric level. However, in many cases ITS sequences among species in a genus are extremely variable because insertions and deletions are common. This problem exists even in closely related species, making alignments problematic (e.g. Hsiang and Wu 2000). In other cases, ITS sequences show low variation, being very similar or identical among investigated taxa (e.g. Johannesson et al 2000). Both of these conditions can result in the ITS providing few parsimony-informative characters, leading to low resolution among the investigated taxa. The number of informative characters found among the *Gymnopilus* taxa in this study (51/75 for 38 taxa in 57 samples, or 73/95 for 32 taxa in 51 samples, ambiguous regions excluded/unequivocally coded) is relatively low compared to the numbers reported for some groups of fungi, such as *Ceratobasidium* and *Thanatephorus* where González et al (2001) found 162 phylogenetic informative characters for 28 anastomosis groups in 122 accessions. However, the same relative number of informative characters, or fewer, that were uncovered in our analyses has been reported in studies of other genera. For example, in *Anrodiella*, Johannesson et al (2000) reported 34 informative characters for 12 taxa among 30 sequences, Wu et al (2000) reported 70 informative characters for 18 taxa of *Suillus* among 40 samples, while Moser and Peintner (2002) found 58 informative characters for 11 taxa of *Cortinarius* among 23 sequences.

The genus Gymnopilus.—The ITS sequence data provided sufficient resolution to consider the genus monophyletic, although there is no bootstrap or posterior probability support for including *G. picreus* in the genus. The limits of the genus are difficult to circumscribe based solely on morphology. The differences among some species of *Gymnopilus* and *Galerina* are obscure (Singer 1986, Horak 1989, Rees et al 1999), with the presence of styrylpyrone pigments in *Gymnopilus* (e.g. Hatfield and Brady 1968, Dangy-Caye and Arpin 1974, Gill and Steglich 1987, Høiland 1990), but lacking in *Galerina*. The only reliable feature that separates them, according to Rees et al (1999). *Gymnopilus picreus* has always been considered a *Gymnopilus*, although the color ("red-brown to almost chestnut-brown". Høiland 1990) and consistency of the basidioma (somewhat cartilaginous, especially the stipe), suggest a relationship with *Galerina* or *Phaeocollybia*. The presence of styrylpyrones in *G. picreus*

was demonstrated by Høiland (1990), and he selected it as the lectotype of the genus. Rees et al (1999) and Bon and Roux (2002) did not accept Høiland's lectotypification and recognize *G. liquiritiae* (Pers.: Fr.) P. Karst. as the type species. Moncalvo et al (2002) identify a gymnopiloid clade consisting of four species of *Gymnopilus* (*G. picreus* was not included in the analyses), *Hebelomina* and *Galerina paludosa* among the 117 clades of euagarics uncovered in their analysis of nuclear ribosomal large subunit (nrLSU) data. However, *Galerina marginata* (Batsch) Kühner and *Galerina nana* (Petri) Kühner were resolved close to the panaeolideae clade, indicating that the genus *Galerina* is polyphyletic. *Galerina marginata* is very closely related to *G. autumnalis* (Smith and Singer 1964), which was one of our outgroup species, or is an earlier synonym of that name (Gulden et al 2001). Moser et al (2001) and Thomas et al (2002) resolved *G. picreus* basal to the other species of *Gymnopilus* yet still inside *Gymnopilus*, but they did not include species of *Galerina* in these analyses. Rees et al (2002) concluded that *Gymnopilus* is monophyletic, but with very low bootstrap support of 57% and a decay value of 2, when it includes *Galerina eucalyptorum* E. Horak and *Pyrrhoglossum pyrrium*. However, we found *P. pyrrium* outside the *Gymnopilus* clade and more closely related to *Dermocybe phoenicea* (FIG. 1).

Kühner (1980), placing a strong value on chemical characters, grouped *Gymnopilus*, *Galerina*, *Pholiota* and others in the Strophariaceae because of the presumed presence of styrylpyrones. However no styrylpyrones have been found in any of the tested species of *Galerina* (Rees et al 1999). Høiland and Holst-Jensen (2000) found that the ITS sequence of *Gymnopilus sapineus* was more similar to that of *Hypholoma capnoides* (Fr.) P. Kumm. (Strophariaceae) than to *Cortinarius*. Results from our study support those of Høiland and Holst-Jensen (2000), with *Psilocybe cubensis* (= *Stropharia cubensis*), *Pholiota*, *Galerina* and *Gymnopilus* forming a clade with a bootstrap value of 100% (FIG. 1), and distinct from *Pyrrhoglossum*, *Dermocybe* and *Cortinarius*.

Infrageneric relationships.—Our phylogenetic analyses of ITS sequences did not recover sufficient information to completely resolve infrageneric relationships in *Gymnopilus*. However, five well-supported clades were identified. Relationships among these clades varied among the trees obtained during our different analyses. However, because there is no support for the backbone in any of these trees, these differences might not be significant.

Some genera, e.g. *Amanita* (Drehmel et al 1999), have many morphological characters that have been used to support infrageneric groups. Unfortunately, this is not the case for *Gymnopilus*, where only the presence or absence of a partial membranous veil and the size of the basidiospores have been used. Both characters have been shown to be highly homoplastic and of little value at this taxonomic level.

The two subgenera or sections considered by Hesler (1969) and Singer (1986) were not supported by our analyses. Singer (1951), discussing the split of the genus into the two groups, noted, "the veil may not in all cases be a character of primary importance." The three sections in subgenus *Gymnopilus* also were not supported. Section *Gymnopilus* was represented in this study by *G. cf. flavidellus*, *G. luteofolius*, *G. nevadensis*, *G. penetrans* [considered as synonym of *G. sapineus* by some authors, including Høiland (1990)], *G. picreus* and *G. sapineus*. Section *Macrospori* was represented by *G. medius*, and section *Microspori* by *G. cf. punctifolius* and *G. underwoodii*. The latter species was a questionable member of *Microspori* because its spores are relatively large (6–7 µm sensu Hesler 1969). Section *Microspori* was defined with spores 3.5–7 µm long (Hesler 1969). The material used in our study had spores 6.4–8 µm long (Guzmán-Dávalos 1996b). We unsuccessfully attempted to extract and sequence DNA from other species from this section. Many species from section *Microspori* have small basidiomata, and it seems that there is

some relation between the size of the basidiomata and the success in DNA extraction in *Gymnopilus*, as already noticed by B. Rees (pers. comm.). *Gymnopilus lepidotus* was included in section *Microspori* by Hesler (1969) but was transferred to section *Gymnopilus* by Guzmán-Dávalos (1995) due to the size of the spores. The taxon is now considered in subgenus *Annulati* (Guzmán-Dávalos, unpublished data) because of the presence of a thick arachnoid veil that sometimes develops as a submembranous annulus.

Gymnopilus robustus Guzm.-Dáv. is another species that is difficult to place in either subgenus. The type specimen fits the circumscription of subgenus *Gymnopilus*, section *Macrospori* as it displays a fibrillose, evanescent partial veil and has large basidiospores (Guzmán-Dávalos 1995). Recently collected specimens, however, showed that the species could have basidiomata with a submembranous veil, placing it in subgenus *Annulati* (Guzmán-Dávalos and Övrebo 2001). Our analyses did not completely resolve the affinities of this species, but it is clear that *G. robustus* is not part of the *spectabilis-imperialis* clade, as was anticipated due to its large and annulated basidioma. *Gymnopilus robustus* is resolved distant from the *spectabilis-imperialis* group in both the MP (FIG. 1) and ML trees (FIG. 2).

The groups identified in this study are described below. Although each of these groups is well supported by the MP, ML and Bayesian analyses (FIGS. 1 and 2), some of them have no obvious morphological synapomorphies that clearly define them.

The aeruginosus-luteofolius clade. All species included here have the pileus covered by purplish to reddish erect squamules, at least when young. They are from temperate to tropical regions. In some of them (*G. aeruginosus*, *G. luteofolius*, *G. cf. punctifolius* and *G. subpurpuratus*), the basidioma stains green when bruised, or has some kind of greenish-blue or bluish coloration that suggests the presence of psilocybin (Gartz 1984).

The lepidotus-subearlei clade. Except for *G. cerasinus*, which has a fibrillose pileus and a temperate distribution, the species included in this group have erect, reddish squamules in the pileus, and are restricted to tropical or subtropical environments. *Gymnopilus subearlei* stains green when bruised. This clade, together with the previous one, is part of a larger clade (75% bootstrap) in the parsimony trees (FIG. 1) that includes species with reddish scales and that contain psilocybin (although the latter character state is lost in some species in the overall clade). These two clades also are part of a large non-supported clade in the ML tree, but in this case the clade also includes the underwoodii-validipes clade, which contains species that are morphologically distinct (FIG. 2).

The spectabilis-imperialis clade. This group contains all the species with large, robust basidioma that have a thick, membranous annulus and fibrillose to slightly squamose pileus, except *G. robustus*. The complex formed by *G. junonius*, *G. pampeanus* and *G. spectabilis*, considered as synonyms by some authors, has species with ellipsoid spores that are longer than 8 μm . Further studies are needed to elucidate if they represent a single variable species. Singer (1986) suggested that *G. suberis* could be a subspecies of *G. spectabilis*, even though there are obvious differences between them. *Gymnopilus suberis* (Maire 1928) has smaller spores and erect, reddish squamules in the pileus disk of young basidiomata that never are present in *G. spectabilis*. In our analyses, it is clear that *G. suberis* is not nested within the *spectabilis-imperialis* clade but is related to other species with squamose pilei in the *aeruginosus-luteofolius* clade, such as *G. subpurpuratus*. *Gymnopilus imperialis* is the basal species of this clade. This species and *G. cf. rugulosus* are distinguished from the other species in the clade by having tuberculate and broadly ellipsoid to subglobose basidiospores, rather than ellipsoid and verrucose basidiospores.

The nevadensis-penetrans clade. The three species forming this complex are macromorphologically similar but they display some differences in micromorphology. For example, the pleurocystidia in *G. nevadensis* are larger than the cheilocystidia while in the other two species, the pleurocystidia are of similar size or more often, smaller than the cheilocystidia. *Gymnopilus nevadensis* is rare and known only from Mexico, while the other two species are commonly encountered and distributed worldwide. *Gymnopilus penetrans* and *G. sapineus* are very similar to each other both macro- and micromorphologically and occur in similar habitats (i.e. on branches and logs in coniferous or temperate forests). The primary differences between these two species are in the ornamentation of the pileus, being fibrillose and lacking pileocystidia in the former and squamulose with poorly differentiated pileocystidia in the latter. They are grouped together with a 100% bootstrap and posterior probability (FIGS. 1 and 2). Further studies are needed to confirm if they are conspecific or separate species.

The underwoodii-validipes clade. The three species in this clade are known only from North and Central America. *Gymnopilus validipes* closely resembles *G. spectabilis*, as well as the included specimen of *G. cf. flavidellus* (the herbarium specimen originally was identified as *G. spectabilis*). *Gymnopilus underwoodii* is a species with medium-size basidioma and is morphologically different from the other two species in the clade. It is known only from the U.S.A. and Guatemala (Guzmán-Dávalos 1996b). This well-supported clade is basal to the core *Gymnopilus* in the parsimony tree (FIG. 1) but is deeply nested in the likelihood tree, resolving close to the acuginosus-luteofolius clade (FIG. 2).

In conclusion, the genus is monophyletic, although bootstrap and posterior probability support is lacking for recognizing *G. picreus* in *Gymnopilus*. The genus, excluding *G. picreus* has strong support. The traditional subgenera *Annulati* and *Gymnopilus*, as well as the sections of the later, are not supported. Partial veil characters and basidiospore size are highly homoplastic characters. Five well-supported clades were recognized within the genus, but relationships among these clades, and for some other taxa, were not robustly resolved.

ACKNOWLEDGMENTS

Curators from BAFC, DAOM, ENCB, F, FLA, H, IMI, K, MEL, MICH, S, WTU and XAL kindly provide specimens for this study. T. Ahti, B. Buyck, M. Candusso, H. Cléménçon, P. Clerc, R. Courtecuisse, A. Fraiture, F. Gougouy, M. Guillod, G. Guzmán, K. Hansen, D. Hawksworth, B. Hein, K. Høiland, E. Horak, K. Jaederfeldt, T. W. Kuyper, T. Læssøe, R. Moberg, G. Moreno, M. Noordeloos, C. L. Ovrebo, M. A. Pérez-de-Gregorio, C. Ramirez, O. Röllin, S. Ryman, P. A. Schäfer, H. Sipman, B. M. Spooner, A. Strid, P. Taylor, R. Watling were very helpful with either one, two or all of the following: providing specimens, receiving the first author at their institutions and/or homes and helping with the field trips. Thanks are due to E. De Luna and A. Rodríguez-Contreras for their valuable advice, and to J. S. Hunt, J. Bond, W. Figueiredo, J. Buschbom, A. C. Driskell, S. Zoller and V. Reeb for their help during the lab work. G. Rodríguez Cano and J. Villand helped with the DNA extraction. S. Fausto isolated and maintained the *Gymnopilus* strain. Sequences were generated in the Pritzker Laboratory for Molecular Systematics and Evolution at The Field Museum of Natural History, Chicago. This research was supported by PAEP-UNAM, Idea Wild, Robert O. Bass Visiting Scientist Award from Field Museum, CONACYT, PROMEP and the University of Guadalajara.

LITERATURE CITED

- Bon M, Roux P. 2002. Le genre *Gymnopilus* P. Karst. en Europe. Fungi Non Delineati 17. Alassio: Edizioni Candusso. 52 p.
- Dangy-Caye M-P, Arpin N. 1974. Présence de styryl-6á pyrones, notamment de bis-noryangonine et d'hispidine, chez *Gymnopilus penetrans* (Fr. ex Fr.) Murr. Trav Mycol dédiés à R Kühner. Bull Soc Linnéenne de Lyon 1974:109–118.
- Drehmel D, Moncalvo JM, Vilgalys R. 1999. Molecular phylogeny of *Amanita* based on large-subunit ribosomal DNA sequences: implications for taxonomy and character evolution. Mycologia 91:610–618.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: on approach using the bootstrap. Evolution 39:783–791.
- Gardes M, Bruns TD. 1993. ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. Molecular Ecology 2:113–118.
- Gartz J. 1984. Occurrence of psilocybin, psilocin and baeocystin in *Gymnopilus purpuratus*. Persoonia 14:19–22.
- Gill M, Steglich W. 1987. Pigments of fungi (Macromycetes). Progress in the Chemistry of Organic Natural Products 51. New York: Springer-Verlag . 317 p.
- González D, Carling DE, Kuninaga S, Vilgalys R, Cubeta MA. 2001. Ribosomal DNA systematics of *Ceratobasidium* and *Thanatephorus* with *Rhizoctonia* anamorphs. Mycologia 93:1138–1150.
- Gulden G, Dunham S, Stockman J. 2001. DNA studies in the *Galerina marginata* complex. Mycol Res 105:432–440.
- Guzmán-Dávalos L. 1994. New species of *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) from Mexico. Mycotaxon 50:333–348.
- . 1995. Further investigations on *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae). A new section and a new species from Mexico. Mycotaxon 54:117–124.
- . 1996a. New records of the genus *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) from Mexico. Mycotaxon 59:61–78.
- . 1996b. Primer registro de *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) de Guatemala y un análisis de las especies Centroamericanas y del Caribe. Rev Mex Mic 12:89–96.
- , Guzmán G. 1986. Hongos del Estado de Jalisco, VII. El género *Gymnopilus* (Cortinariaceae). Rev Mex Mic 2:157–185.
- , —. 1991. Additions to the genus *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) from Mexico. Mycotaxon 41:43–56.
- , —. 1995. Toward a monograph of the genus *Gymnopilus* (Cortinariaceae) in Mexico. Doc Mycol 25(98–100):197–212.
- , Ovrebo C. 2001. Some species of *Gymnopilus* from Costa Rica and Panama. Mycologia 93:398–404.
- Hasegawa M, Kishino H, Yano T. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. J Mol Evol 22:160–174.
- Hatfield GM, Brady LR. 1968. Isolation of bis-noryangonin from *Gymnopilus decurrens*. Lloydia 31:225–228.
- Hesler LR. 1969. North American species of *Gymnopilus*. Mycol Mem 3. New York: Hafner Publ. 117 p.
- Høiland K. 1990. The genus *Gymnopilus* in Norway. Mycotaxon 39:257–279.
- . 1998. *Gymnopilus purpureosquamulosus* and *G. ochraceus* spp. nov. (Agaricales, Basidiomycota) – Two new species from Zimbabwe. Mycotaxon 69:81–85.
- , Holst-Jensen A. 2000. *Cortinarius* phylogeny and possible taxonomic implications of ITS rDNA sequences. Mycologia 92:694–710.

- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC. 1990. Index Herbariorum. Part I: The herbaria of the world. New York: New York Botanical Garden. 693 p.
- Horak E. 1989. New and additional data concerning *Pyrrhoglossum* and eccentric or laterally stipitate taxa of *Gymnopilus* (Agaricales). Opera Botanica 100:115–129.
- Hsiang T, Wu C. 2000. Genetic relationships of pathogenetic *Typhula* species assessed by RAPD, ITS-RFLP and ITS sequencing. Mycol Res 104:16–22.
- Huelsenbeck, JP, Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. Bioinformatics 17:754–755.
- Johannesson H, Renvall P, Stenlid J. 2000. Taxonomy of *Antrodiella* inferred from morphological and molecular data. Mycol Res 104:92–99.
- Kretzer A, Li Y, Szaro T, Bruns TD. 1996. Internal transcribed spacer sequences from 38 recognized species of *Suillus* sensu lato: phylogenetic and taxonomic implications. Mycologia 88:776–785.
- Kühner R. 1980. Les hyménomycètes agaricoïdes. Bull Mens Soc Linn Lyon 49 (No. Spec.). 901 p.
- Lutzoni FM, Wagner P, Reeb V, Zoller S. 2000. Integrating ambiguously aligned regions of DNA sequences in phylogenetic analyses without violating positional homology. Syst Biol 49:628–651.
- Maddison DR, Maddison WP. 2000. MacClade 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Maire R. 1928. Diagnoses de champignons inédits de l'Afrique du Nord. Bull Soc Myc France 44:37–56 + 5 pls.
- Miadlikowska J, Lutzoni F. 2000. Phylogenetic revision of the genus *Peltigera* (Lichen-forming Ascomycota) based on morphological, chemical, and large subunit nuclear ribosomal DNA data. Inter J Plant Science 161:925–958.
- Moncalvo JM, Vilgalys R, Redhead S, Johnson JE, James TY, Aime MC, Hofstetter V, Verduin SJW, Larsson E, Baroni TJ, Thorn RG, Jacobsson S, Cléménçon H, Miller Jr OK. 2002. One hundred and seventeen clades of euagarics. Mol Phylogenet Evol 23:357–400.
- Moser MM, Ladurner H, Peintner U, Kirchmair M. 2001. *Gymnopilus turficola* (Agaricales), a new species from sub-arctic palsa mires and its phylogenetic relationships based on ITS sequences. Nord J Bot 21:321–327.
- , Peintner U. 2002. The species complex *Cortinarius scaurus*–*C. herpeticus* based on morphological and molecular data. Micol Veget Medit 17:3–17.
- Orton PD. 1993. 2. *Gymnopilus* Karsten. Pp. 58–72 + 126–127. In: Watling R, Gregory NM, eds. 7/Cortinariaceae p.p. British Fungus Flora Agarics and Boleti. Edinburgh: Royal Botanic Garden Edinburgh.
- Peintner U, Bougher NL, Castellano MA, Moncalvo J-M, Moser MM, Trappe JM, Vilgalys R. 2001. Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (Cortinariaceae). Amer Journ Bot 88:2168–2179.
- Posada D, Crandall KA. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. Bioinformatics 14:817–818.
- Raeder U, Broda P. 1985. Rapid preparation of DNA from filamentous fungi. Letters Appl Microbiol 1:17–20.
- Rees BJ, Ye JL. 1999. *Pyrrhoglossum* and the small-spored species of *Gymnopilus* (Cortinariaceae) in Eastern Australia. Austr Syst Bot 12:255–270.
- , Orlovich DA, Marks PBD. 1999. Treading the fine line between small-statured *Gymnopilus* and eccentrically stipitate *Galerina* species in Australia. Mycol Res 103:427–442.
- , Zuccarello GC, Orlovich DA. 2002. Relationships between Australian and Northern Hemisphere *Gymnopilus* species II. A preliminary phylogeny of species of *Gymnopilus* and related genera based on internal transcribed spacer (ITS) region of ribosomal DNA. Mycotaxon 84:93–110.
- Romagnesi H. 1942. Quelques points de taxonomie. Bull Soc Mycol France 58:81–89.

- Singer R. 1949 (1951). The Agaricales (mushrooms) in modern taxonomy. *Lilloa* 22:5–832.
- . 1986. The Agaricales in modern taxonomy. 4th ed. Koenigstein: Koeltz Scientific Books. 981 p. + 88 pls.
- Smith AH, Singer R. 1964. A monograph on the genus *Galerina* Earle. New York: Hafner Publ. Comp. 384 p.
- Swofford DL. 2000. PAUP*, phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Thomas KA, Peintner U, Moser MM, and Manimohan P. 2002. *Anamika*, a new mycorrhizal genus of *Cortinariaceae* from India and its phylogenetic position based on ITS and LSU sequences. *Mycol Res* 106:245–251.
- Vilgalys R, Hester M. 1990. Rapid genetic identification and mapping enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *J Bacteriology* 172:4238–4246.
- White TJ, Bruns TD, Lee S, Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315–322. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ, eds. PCR protocols: a guide to methods and applications. New York: Academic Press.
- Wu Q-X, Mueller GM, Lutzoni FM, Huang Y-Q, Guo S-Y. 2000. Phylogenetic and biogeographic relationships of Eastern Asian and Eastern North American disjunct *Suillus* species (Fungi) as inferred from nuclear ribosomal RNA ITS sequences. *Mol Phylog & Evol* 17:37–47.

FIGURE LEGENDS

FIG. 1. Strict consensus of 76,840 most-parsimonious trees (tree length = 649 steps, CI excluding uninformative characters = 0.72, RI = 0.86, RC = 0.62) of 50 specimens of *Gymnopilus* and seven outgroups, based on ITS sequence data, unequally weighted and with ambiguous regions unequivocally coded (informative characters = 75). Bootstrap values >50% obtained from 1000 replications are given above each branch. Highly supported clades (bootstrap support \geq 70%) are indicated by thickened branches.

FIG. 2. One of two phylograms resulting from the maximum likelihood analysis ($-\ln L = 1622$) of 51 samples of *Gymnopilus*, with *Galerina autumnalis* as outgroup, based on ITS sequence data, and implementing the HKY+G model. Thickened branches represent posterior probabilities above 95% determined through Bayesian analysis.

¹Corresponding author. E-mail: lguzman@cucba.udg.mx

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TABLE I. *Gymnopilus* and outgroups specimens used in this study

No.	Species	Subgenus and section or family for outgroups ¹	Collector, number and herbarium	Locality	Date of collection	GenBank No.
37	<i>G. aeruginosus</i> (Peck) Singer	<i>Annulati</i>	P. Kroeger 1336 (DAOM-210322)	Canada	Oct. 16, 1988	AY280974
60	<i>G. aeruginosus</i> (Peck) Singer	<i>Annulati</i>	SAR-88/431 (WTU)	USA	Feb. 2, 1988	AY280975
71	<i>G. aeruginosus</i> (Peck) Singer	<i>Annulati</i>	F. M. Brigham s.n. (DAOM-137158)	Canada	Aug. 30, 1971	AY280976
88	<i>G. aeruginosus</i> (Peck) Singer	<i>Annulati</i>	I. Bartelli 200 (F-1116741)	USA	Sept. 9, 1960	AY280977
31	<i>G. cerasinus</i> (as <i>Pholiota cerasina</i> Peck)	<i>Annulati</i>	Herb. E. A. Burt (S)		Sept. 10, 1897	AY280978
39	<i>G. dilepis</i> (Berk. & Broome) Singer	<i>Annulati</i>	R. Treu (IMI-370900)	Malasia	1996	AY280980
117	<i>G. cf. flavidellus</i> Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	J. Murphy 2452 (F-1116344)	USA	Oct. 14, 1996	AY280981
178	<i>G. fulvosquamulosus</i> Hesler	<i>Annulati</i>	D. Guravich 220 (MICH-42155)	USA	Nov. 4, 1972	AY280982
89	<i>G. hispidellus</i> Murrill	<i>Annulati</i>	Standley 53856 (F-112036)	Honduras	March 20, 1928	AY280983
45	<i>G. cf. hispidellus</i> Murrill	<i>Annulati</i>	S. García s.n. (ENCB)	Mexico	Sept. 21, 1962	AY280984
20	<i>G. hispidus</i> (Masse) Murrill	<i>Annulati</i>	D. N. Pegler 3254 [K (M) 75211]	Dominica	Nov. 8, 1977	AY280985
119	<i>G. imperialis</i> (Speg.) Singer	<i>Annulati</i>	Gómez 18197 (F-1051880)	Costa Rica	July 11, 1982	AY280986
28	<i>G. junonius</i> (Fr.) P. D. Orton	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 8220 (IBUG)	France	Nov., 1999	AY280987
30	<i>G. junonius</i> (Fr.) P. D. Orton	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 8222 (IBUG)	France	Nov., 1999	AY280988
1	<i>G. lepidotus</i> Hesler	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ²	G. Guzmán 30374 (XAL)	Mexico	Sept. 14, 1991	AY280989
6	<i>G. lepidotus</i> Hesler	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	L. Guzmán-Dávalos 7868 (IBUG)	Mexico	1999	AY280990
101	<i>G. lepidotus</i> Hesler	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	G. Guzmán 30602 (XAL)	Mexico	June 6, 1991	AY280991
22	<i>G. luteofolius</i> (Peck) Singer	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ³	L. R. Hesler & H. Ford (DAOM 80626)(dupl. TENN 15085)	USA	Oct. 25, 1942	AY280992
GB	<i>G. luteofolius</i> (Peck) Singer	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>				AF325668
152	<i>G. medius</i> Guzm.-Dáv.	<i>Gymnopilus, Macrospori</i> ⁴	J. García-Franco s.n. (IBUG-Isotype)	Mexico	April 19, 1990	AY280994
153	<i>G. nevadensis</i> Guzm.-Dáv. & Guzmán	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ⁴	M. L. Fierros 568 (IBUG)	Mexico	Aug. 3, 1994	AY280995
18	<i>G. cf. palmicola</i> Murrill	<i>Annulati</i>	M. H. Zoberi 342 [K (M) 75214]	Nigeria	1968	AY280979
47	<i>G. pampeanus</i> (Speg.) Singer	<i>Annulati</i>	J. H. Ross 3975 (MEL-2035632)	Australia	Dec. 29, 1996	AY280996
49	<i>G. pampeanus</i> (Speg.) Singer	<i>Annulati</i>	S. H. Lewis 401 (MEL-2046438)	Australia	April 30, 1998	AY280997
102	<i>G. peliolepis</i> (Speg.) Singer	<i>Annulati</i>	O. Rölli 89-16 (IBUG)	Switzerland	July 8, 1989	AY280998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

2	<i>G. penetrans</i> (Fr. : Fr.) Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	L. Guzmán-Dávalos 8196 (IBUG)	Switzerland	Oct. 29, 1999	AY280999
26	<i>G. penetrans</i> (Fr. : Fr.) Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	L. Guzmán-Dávalos 8223 (IBUG)	France	Nov. 19, 1999	AY281000
36	<i>G. penetrans</i> (Fr. : Fr.) Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	L. Guzmán-Dávalos 8219 (IBUG)	France	Nov. 19, 1999	AY281001
150	<i>G. penetrans</i> (Fr. : Fr.) Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	L. Guzmán-Dávalos 8215 (IBUG)	Holland	Nov. 13, 1999	AY281002
104	<i>G. picreus</i> (Fr.) P. Karst.	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	T. Ahti 52192 (H, IBUG)	Finland	Sept. 16, 1994	AY281003
GB	<i>G. picreus</i> (Fr.) P. Karst.	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>				AF325661
48	<i>G. cf. punctifolius</i> (Peck) Singer	<i>Microspori, Gymnopilus</i>	M. Evers & D. Sieger (L. Norvell 92-04.20-1)(WTU)	USA	April 20, 1992	AY280993
113	<i>G. robustus</i> Guzm.-Dáv.	<i>Annulati</i> ⁵	C. L. Ovrebo 3528	Panama	May 25, 1997	AY281004
114	<i>G. robustus</i> Guzm.-Dáv.	<i>Annulati</i>	C. L. Ovrebo 3509	Panama	May 27, 1997	AY281005
21	<i>G. cf. rugulosus</i> R. Valenz., Guzmán & J. Castillo	<i>Annulati</i> ⁴	R. N. Verma M130 [K (M) 75159]	India	July 11, 1984	AY281006
52	<i>G. sapineus</i> (Fr.) Maire	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	I. Kytövuori 90-2488 (H)	Finland	Oct. 9, 1990	AY281007
GB	<i>G. sapineus</i> (Fr.) Maire	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>				AJ236079
24	<i>G. spectabilis</i> (Fr.) A. H. Sm.	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 8221 (IBUG)	France	Nov., 1999	AY281008
50	<i>G. spectabilis</i> (Fr.) A. H. Sm.	<i>Annulati</i>	E. Albertó s.n. (BAFC-32.321)	Argentina	April 21, 1991	AY281009
100	<i>G. spectabilis</i> (Fr.) A. H. Sm.	<i>Annulati</i>	T. Ahti 49093 (H, IBUG)	Finland	Sept. 27, 1990	AY281010
108	<i>G. spectabilis</i> (Fr.) A. H. Sm.	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 8216 (IBUG)	Belgium	Nov. 17, 1999	AY281011
110	<i>G. spectabilis</i> (Fr.) A. H. Sm.	<i>Annulati</i>	M. A. Pérez de Gregorio s.n. (IBUG)	Spain	Oct. 3, 1999	AY281012
GB	<i>G. spectabilis</i> (Fr.) A. H. Sm.	<i>Annulati</i>				AF325662
127	<i>G. subearlei</i> R. Valenz., Guzmán & J. Castillo	<i>Annulati</i> ⁴	G. Guzmán 11648-A (ENCB) Type	Mexico	July 11, 1974	AY281013
172	<i>G. cf. subearlei</i> R. Valenz., Guzmán & J. Castillo (strain)	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 7438 (IBUG)	Mexico	Aug. 16, 1998	AY281014
53	<i>G. suberis</i> (Maire) Singer	<i>Annulati</i>	M. A. Pérez-de-Gregorio s.n. (IBUG)	Spain	Oct. 22, 1999	AY281015
5	<i>G. subpurpuratus</i> Guzm.-Dáv. & Guzmán	<i>Annulati</i> ⁴	L. Guzmán-Dávalos 5303 (IBUG)	Mexico	Aug. 2, 1991	AY281016
151	<i>G. underwoodi</i> (Peck) Murrill	<i>Gymnopilus, Microspori</i>	L. Guzmán-Dávalos 6248 (IBUG)	Guatemala	Aug. 9, 1992	AY281017
138	<i>G. validipes</i> (Peck) Hesler	<i>Annulati</i>	M. A. Vincent 6403 (ENCB)	USA	Oct. 2, 1993	AY281018
14	<i>Gymnopilus</i> sp.	<i>Annulati</i>	B. M. Spooner 290 [K (M) 75158]	Borneo	Nov. 30, 1985	AY281019
GB	<i>Cortinarius atrovirens</i> Kalchbr.	Cortinariaceae				AF062619
GB	<i>Dermocybe phoenicea</i> (Maire) M. M. Moser	Cortinariaceae				U56055

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

144	<i>Galerina autumnalis</i> (Peck) A. H. Sm. & Singer	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 5246 (IBUG)	Mexico	Oct. 15, 1990	AY281020
145	<i>Galerina clavata</i> (Velen.) Kühner	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 8227 (IBUG)	Great Britain	Nov. 27, 1999	AY281021
3	<i>Pholiota lenta</i> (Pers. : Fr.) Singer	Strophariaceae	R. Tuomikoski s.n. (H)	Finland	Oct. 22, 1974	AY281022
159	<i>Psilocybe cubensis</i> (Earle) Singer	Strophariaceae	L. Guzmán-Dávalos 5864 (IBUG)	Mexico	Aug. 28, 1994	AY281023
140	<i>Pyrrhoglossum pyrrium</i> (Berk. & M. A. Curtis) Singer	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 8075 (IBUG)	Venezuela	Aug. 29, 1999	AY281024

¹According to Hesler (1969) or Singer (1986).

²According to Guzmán-Dávalos (1995).

³Singer (1986) considered it in *Annulati*.

⁴According to Guzmán-Dávalos and Guzmán (1995).

⁵According to Guzmán-Dávalos and Ovrebø (2001).

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Figure 1

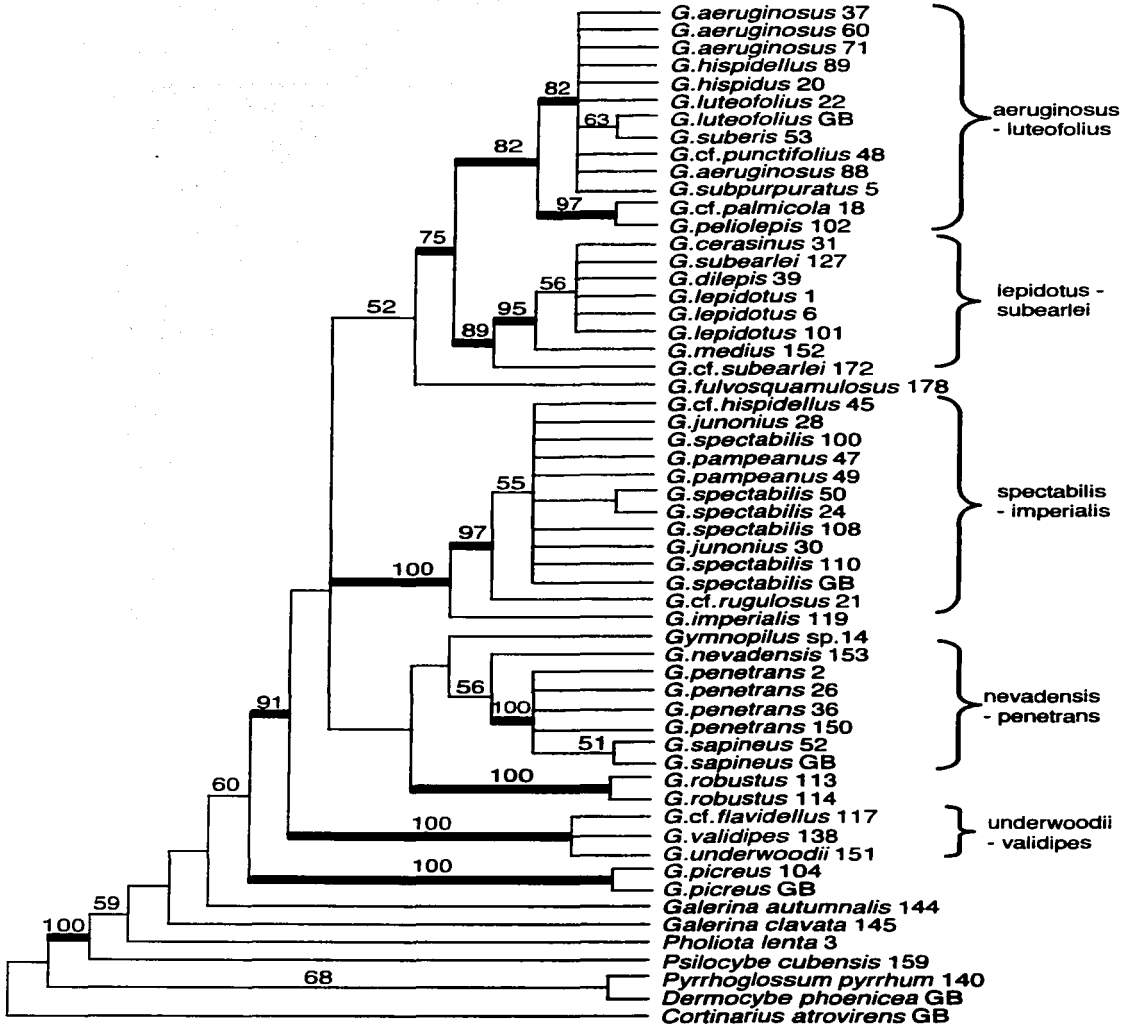
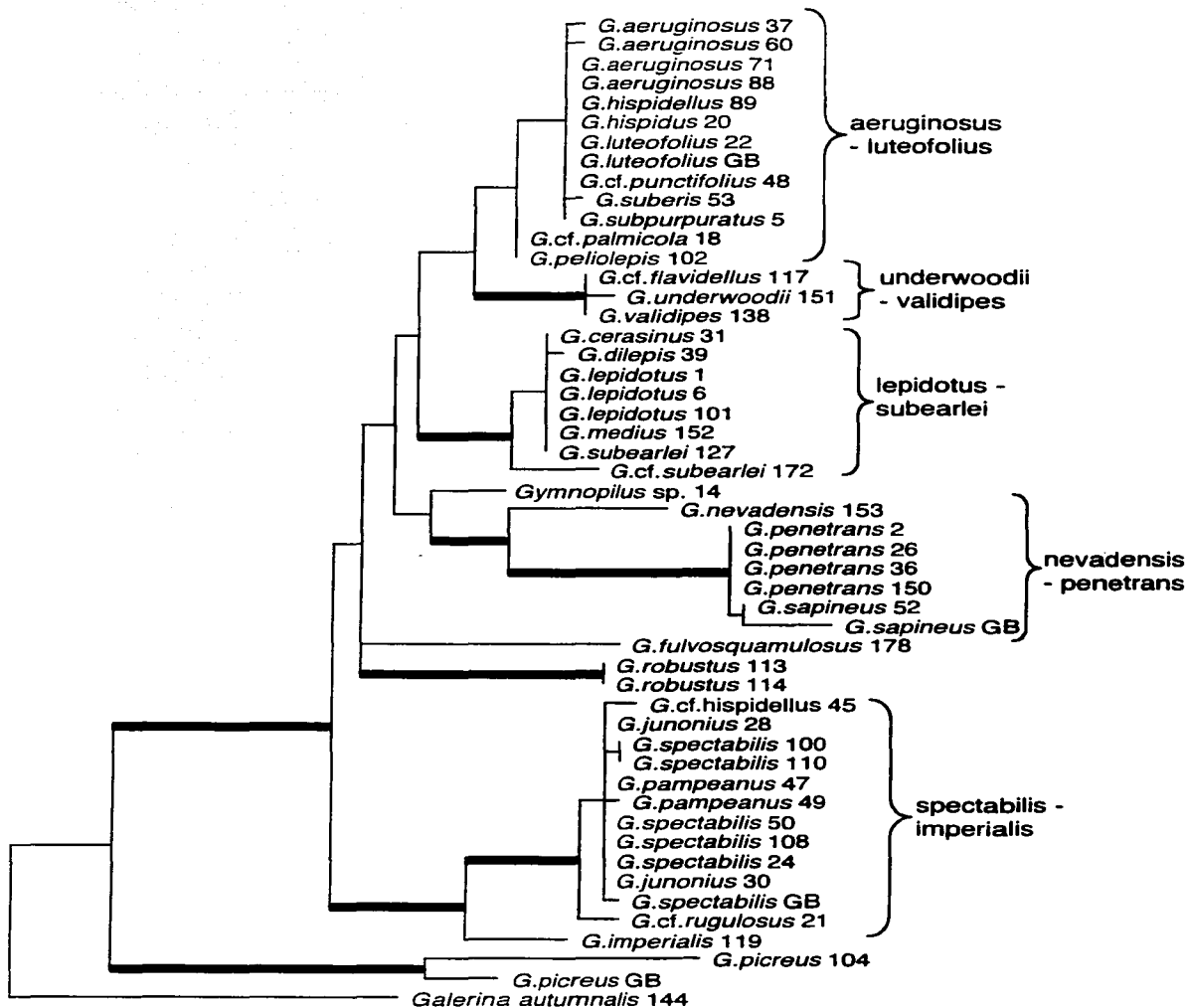


Figure 2



— 0.005 substitutions/site

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Capítulo III

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE *GYMNOPILUS* (AGARICALES, CORTINARIACEAE)
CON BASE EN CARACTERES MORFOLÓGICOS Y MOLECULARES**

Laura Guzmán-Dávalos
Departamento de Botánica y Zoología
Universidad de Guadalajara
Apartado postal 1-139, Zapopan, Jal., 45101

Joaquín Cifuentes, Margarita Villegas
Facultad de Ciencias, UNAM
Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México, D.F., 04510

Efraín De Luna
Departamento de Sistemática Vegetal, Instituto de Ecología
Apartado Postal 63, Xalapa, Ver., 91000

Gregory M. Mueller
Department of Botany, The Field Museum of Natural History
1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605--2496, USA

RESUMEN

Se presenta un análisis filogenético del género *Gymnopilus* con caracteres morfológicos y la combinación de éstos con datos de secuencia del ITS1-5.8S-ITS2 del ADN ribosomal (ITS). Los datos morfológicos empleados por sí solos no aportaron suficiente información en torno a las relaciones del género. No obstante, con la evidencia total (morfológica y secuencia del ITS) se concluyó que el género, con excepción de *G. picreus*, es monofilético. Los análisis no fueron concluyentes respecto a la relación de *G. picreus* con el resto del género. Esta hipótesis plantea, además, que *Gymnopilus* está más relacionado con géneros de *Cortinariaceae*, que con los de *Strophariaceae*, como se había propuesto por algunos autores debido a la presencia de pigmentos amarillos. Los grupos que tradicionalmente se han reconocido dentro del género (*Annulati* y *Gymnopilus: Microspori, Gymnopilus, Macrospori*) no fueron recuperados en los análisis realizados, por lo que a partir de estos resultados se propone una clasificación parcial del género en tres secciones: *Purpureolepis nom. provis.*, *Imperialis nom. provis.* y *Sapinei* (Fr.) Singer. Se encontró que el tipo de subhimenio (ramoso, ramoso-inflado, celular) es un carácter útil en la taxonomía del género.

INTRODUCCIÓN

Los caracteres morfológicos han sido ampliamente utilizados en la taxonomía tradicional para la delimitación de especies en hongos (Brasier, 1997), en particular en *Agaricales* (Singer, 1986). Sin embargo, el empleo de este tipo de caracteres en análisis filogenéticos ha sido limitado, por la dificultad para seleccionar caracteres y establecer homología clara en ellos. Debido a esto existen pocos estudios cladísticos con datos morfológicos en hongos. Algunos ejemplos son los trabajos de Hoiland (1990) con *Gymnopilus*, Mueller (1992) con *Laccaria*, Stenroos *et al.* (1997) con *Cladonia* y *Cladina*, Johannesson y Martín (1999) con *Rhizopogon*, Johnson (1999) con *Lepiota*, Villegas *et al.* (1999) con *Gomphaceae* sensu lato, Hoiland y Holst-Jensen (2000) con *Cortinarius*.

Miadlikowska y Lutzoni (2000) con *Peltigera*, y el de Jin *et al.* (2001) con *Panellus*. Høiland y Hoist-Jensen (2000) estudiaron las relaciones filogenéticas de *Cortinarius* con caracteres morfológicos y moleculares, encontrando que los caracteres morfológicos proveyeron poca resolución para el conjunto de taxa que usaron.

La selección de los caracteres taxonómicos es una etapa fundamental en el estudio de cualquier grupo, ya que equivale a la elaboración y evaluación de hipótesis de homología primaria, que comunicamos a través de una matriz (de Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996). Los criterios usados para reconocer homologías son la similitud junto con la correspondencia topográfica, la conjunción y la prueba de congruencia a través del análisis cladístico. Además, los caracteres deben presentar variación, que se podrá reconocer en estados discretos, y, finalmente, la variación de los caracteres debe ser heredada pero independiente de otros caracteres (De Luna y Mishler, 1996).

El género *Gymnopilus* P. Karst. (*Basidiomycetes, Agaricales, Cortinariaceae*) se caracteriza por tener basidiomas de color café-anaranjado o café-amarillento, en ocasiones con tonalidades purpúreas, con las láminas ferruginosas al madurar por el color de las esporas, por mancharse de rojo oscuro a negro con hidróxido de potasio (KOH) al 5%, por liberar pigmento amarillo al hacer las preparaciones de fragmentos de lámina en KOH, por sus basidiosporas verrugosas y sin poro germinal, y porque la mayoría de las especies son lignícolas (Hesler, 1969; Singer, 1986; Guzmán-Dávalos y Guzmán, 1995; Rees y Ye, 1999). Según la última edición del Diccionario de los hongos de Ainsworth & Bisby (Kirk, *et al.*, 2001) se conocen más de 200 especies en el género. La taxonomía del género ha sido problemática y la distinción de las especies difícil, basándose principalmente en características microscópicas.

Gymnopilus fue dividido por primera vez en dos grupos por Romagnesi (1942): *Annulatae* Romagn. y *Cortinatae* Romagn., con base en la presencia de un anillo membranoso o velo grueso formando una zona anular en el primer grupo, o de un velo aracnoide o sin velo en el segundo. Estos fueron aceptados como secciones por Singer (1951, 1986), *Annulati* y *Gymnopilus*, y como subgéneros por Hesler (1969), quien a su vez subdividió el subgénero *Gymnopilus* en *Microspori* Hesler y *Gymnopilus*, de acuerdo con el tamaño de las esporas. Guzmán-Dávalos (1995) propuso una nueva sección en el subgénero *Gymnopilus*, con esporas grandes y sin anillo, *Macrospori* Guzm.-Dáv.

La mayoría de los autores aceptan a *Gymnopilus* como miembro de *Cortinariaceae* (Singer, 1986; Kirk *et al.*, 2001)(tabla 1), por la similitud de sus basidiosporas con las de otros miembros de la familia, en particular con *Cortinarius*. Sin embargo, Kühner (1980, 1984) y Høiland (1990) lo consideraron dentro de *Strophariaceae*, más relacionado con *Pholiota*, por no ser micorrizico y por la presencia de pigmento amarillo al hacer las preparaciones con KOH, y que en varios casos se ha identificado como estirilpironas, particularmente bis-noriangonina e hispidina (Hatfield y Brady, 1968, 1969, 1971; Dancy-Caye y Arpin, 1974; Gill y Steglich, 1987; Høiland, 1990; Rees y Ye, 1999; Rees *et al.*, 1999).

El único análisis cladístico con caracteres morfológicos que se había realizado en el género fue el de Høiland (1990), con las seis especies de *Gymnopilus* presentes en Noruega. Los caracteres, con sus estados de carácter y su polaridad, que él consideró, fueron los siguientes: 1) cuerpo fructífero: mediano a grande; 2) cuerpo fructífero: mediano a pequeño; 3) velo: ausente, a aracnoide, a anulado; 4) esporas: grandes a pequeñas; 5) esporas: ovoides a \pm amigdaliformes; 6) esporas: muy verrugosas a finamente punteadas; 7) cistidios: ventricoso-rostrados, a \pm lecitiformes, a lecitiformes; 8) substrato: madera de coníferas, a madera de coníferas o árboles caducifolios, a madera de árboles caducifolios; 9) substrato: madera a suelo. La polaridad de los caracteres la consideró con base en

suposiciones previas sobre el desarrollo de los caracteres en *Agaricales* (e.g. Høiland, 1983). Por ejemplo, para él un cuerpo fructífero grande es más evolucionado que uno de tamaño intermedio; pero por otro lado, uno pequeño es también evolucionado, ya que se ve como parte de una serie de reducción hacia basidiomas con estipite excéntrico, como lo observó Horak (1989). Høiland (1990) consideró las esporas lisas como las más evolucionadas, por lo que las esporas punteadas podrían ser un estado intermedio entre éstas y las verrugosas más primitivas. De acuerdo con la polaridad de los caracteres establecida por el autor, *Gymnopilus picreus* (Pers. : Fr.) P. Karst. fue la especie que presentó todos los caracteres en su estado primitivo y por tanto Høiland (1990) la consideró como el grupo externo, al ser la especie más primitiva de las incluidas en su análisis.

Recientemente se han realizado varios análisis filogenéticos con datos moleculares para el género *Gymnopilus*. Con el fin de establecer las relaciones filogenéticas de una nueva especie de *Gymnopilus*, *G. turficola* M. M. Moser & H. Ladurner, Moser *et al.* (2001) usaron la secuencia del ITS (espaciador interno transcrito) del ADN ribosomal. En su análisis incluyeron además a *Gymnopilus decipiens* (W. G. Smith) P. D. Orton, *G. luteofolius* (Peck) Singer, *G. odini* (Fr.) Kühner & Romagn., *G. penetrans* (Fr. : Fr.) Murrill, *G. picreus* y *G. spectabilis* (Fr.) A. H. Sm. Como grupo externo emplearon a *Hebeloma* spp. En su trabajo concluyeron que su nueva especie está más relacionada con *G. decipiens*, *G. odini* y *G. penetrans*, que con el resto de las especies estudiadas. Rees *et al.* (2002) estudiaron las relaciones de las especies de *Gymnopilus* australianas y del Hemisferio Norte, con base en las secuencias del ITS de 30 taxa de los grupos interno y externo. En este último incluyeron a *Cortinarius pholideus* (Fr.) Fr., *Galerina* spp., *Phaeocollybia* spp. y *Pyrrhoglossum pyrrium* (Berk. & M. A. Curtis) Singer. Rees y colaboradores (2002), aunque no pudieron resolver todas las relaciones infragenéricas, concluyeron que el género es monofilético cuando incluye a *Pyrrhoglossum pyrrium* y a *Galerina eucalyptorum* E. Horak. Guzmán-Dávalos *et al.* (2003) realizaron un análisis filogenético del género, también con el ITS, de 38 taxa en 57 secuencias, usando como grupos externos a *Cortinarius atrovirens* Kalchbr., *Dermocybe phoenicea* (Maire) M. M. Moser, *Galerina* spp. y *Pyrrhoglossum pyrrium*, de *Cortinariaceae*, y a *Pholiota lenta* (Pers. : Fr.) Singer y *Psilocybe cubensis* (Earle) Singer, de *Strophariaceae*. Ellos encontraron a *Pyrrhoglossum pyrrium* fuera del género, al igual que a *Gymnopilus picreus*. En ninguno de los trabajos mencionados se proponen nuevos esquemas de clasificación del género.

Aunque en el primer trabajo de Moncalvo *et al.* (2000) no se incluyeron especies de *Gymnopilus*, sí lo hicieron en el segundo (Moncalvo *et al.*, 2002), en donde encontraron un clado "gymnopiloid", que anida a las especies de *Gymnopilus* y a *Galerina paludosa* (Fr.) Kühner, y dentro de éste el clado "gymnopilus" reunió a *Gymnopilus aeruginosus* (Peck) Singer, *G. spectabilis*, *G. junonius* (Fr.) P. D. Orton, y *G. penetrans*, así como a *Hebelomina neerlandica* Huijsman.

Además, en algunos estudios con datos moleculares se ha usado a *Gymnopilus* como grupo externo, por ejemplo Høiland y Holst-Jensen (2000) incluyeron a *G. sapineus* (Fr.) Maire en un análisis sobre la filogenia de *Cortinarius*. Peintner *et al.* (2001) usaron a *Gymnopilus penetrans*, *G. sapineus* y *G. spectabilis* como grupo externo en su trabajo sobre los múltiples orígenes de formas secuestradas relacionadas con *Cortinarius*. Para establecer las relaciones de un género nuevo, Anamika K. A. Thomas, Peintner, M. M. Moser & Manim., cercano a *Hebeloma*, Thomas *et al.* (2002) incluyeron a *G. aeruginosus*, *G. penetrans*, *G. picreus*, *G. sapineus* y *G. spectabilis*.

En este trabajo se analizan las relaciones filogenéticas del género *Gymnopilus*, con base en caracteres morfológicos, y su combinación con datos moleculares. Los objetivos fueron determinar: 1) la monofilia del género, 2) las afinidades del género con otros de *Cortinariaceae* o *Strophariaceae*, 3) la estabilidad de la clasificación tradicional infragenérica con base en las características del anillo o velo y del tamaño de las esporas, 4) las relaciones filogenéticas entre las

especies dentro del género, y 5) la valoración de la información que aportan otros caracteres previamente no considerados en la taxonomía del género a través del análisis cladístico.

METODOLOGÍA

Se estudiaron 154 materiales en 78 taxa, provenientes de 29 herbarios: BAFC, CSU, DAOM, ENCB, F, FLAS, FH, H, HMAS, IBUG, IMI, INBIO, K, LD, LPS, MEL, MEXU, MICH, MPU, NY, O, PC, PMA, S, SFSU, TENN, USJ, WTU y XAL. Las abreviaciones siguen el Index Herbariorum (Holmgren *et al.*, 1990). Se consultaron trabajos taxonómicos previos sobre el grupo (Hesler, 1969; Singer, 1986; Horak, 1989; Hoiland, 1990; Orton, 1993; Guzmán-Dávalos y Guzmán, 1995; Rees y Ye, 1999; Rees *et al.*, 1999; Bon y Roux, 2002) con el fin de analizar las características que se usaron con fines diagnósticos para separar especies del género, y éste de otros en la familia. La selección de caracteres potencialmente útiles se hizo de acuerdo con la variación que presentaban entre las UTO's (Unidades Taxonómicas Operacionales), y al inicio se consideró un carácter si al menos presentaba dos estados de carácter distintos (De Luna, 1995). La observación se hizo a partir de módulos, es decir, los basidiomas que integran un espécimen de herbario, que puede contener uno o varios. Cada UTO puede estar representada por la observación de uno o varios módulos. El estudio se realizó con materiales secos (herborizados); sin embargo, fue posible hacer observaciones en algunos materiales frescos, lo que permitió comparar las características en fresco y en seco, estableciendo su permanencia en los ejemplares y por tanto su importancia como caracteres taxonómicos útiles en materiales herborizados.

Para el estudio macromorfológico se siguió a Largent (1986). Para la reacción macroquímica se usó hidróxido de potasio (KOH) al 5%. El estudio micromorfológico se hizo principalmente con base en Largent *et al.* (1977). Las preparaciones microscópicas se elaboraron a partir de cortes transversales de un fragmento del píleo de aproximadamente 2 a 4 mm por lado, con KOH al 3%, previamente hidratado con alcohol al 96% y agua en materiales secos, o aplicando directamente el KOH en especímenes frescos. El reactivo de Melzer se usó para detectar el carácter dextrinoide o amiloide de las esporas, el azul de cresil para observar la metacromacia de la pared de las esporas, y el azul de algodón para detectar la cianofilia. Los cortes transversales del píleo permiten observar el *pileipellis*, *subpellis*, trama del píleo, subhimenio, trama himenófora e himenio. En ocasiones era necesario dispersar el material, con el fin de observar con mayor claridad los elementos del subhimenio. Para ello se aplicó presión a la preparación, o se preparó una nueva tomando un pequeño fragmento de lámina (de aproximadamente 1 mm²) que se dispersó hasta que se pudieran observar los elementos individuales del subhimenio. Para la observación de los caulocistidios se tomaron pequeñas y delgadas lascas de la superficie del estípite. Para la detección de pileocistidios, en ocasiones era necesario tomar también pequeñas lascas del *pileipellis*, además de la observación preliminar de los cortes transversales. La terminología usada en la descripción de los caracteres y sus estados se basó principalmente en: Hesler (1969), Largent *et al.* (1977), Largent (1986), Vellinga (1988), Ulloa (1991), Hawksworth *et al.* (1995), Ulloa y Hanlin (2000), además de otros trabajos que se indican cuando es pertinente.

Los especímenes usados en este trabajo se muestran en el Apéndice 1. Los caracteres y estados de carácter se describen en la tabla 2. La matriz de datos morfológicos se presenta en la tabla 3, que está integrada por 78 taxa y 64 caracteres. De los taxa, 49 corresponden al grupo interno y 29 al externo. Las especies del grupo interno se seleccionaron con el fin de mostrar la variación dentro del género, contando con representantes de los subgéneros y secciones propuestos para el mismo.

Debido a que no se conoce cuál es el grupo hermano de *Gymnopilus*, para la selección de grupos externos se eligieron representantes de los géneros de las familias en las que tradicionalmente se ha ubicado a este género, *Cortinariaceae* y *Strophariaceae*, considerando las hipótesis de clasificación de Singer (1986) y Kühner (1980). No se seleccionaron representantes de *Crepidotaceae* (Bon & Roux, 2002) por considerar que la ubicación de *Gymnopilus* en esta familia no tiene soporte, lo cual es apoyado por los resultados de Moncalvo *et al.* (2002). De *Cortinariaceae* se incluyeron a *Pyrrhoglossum* y *Galerina* como más cercanos, y a *Cortinarius*, *Dermocybe*, *Phaeocollybia*, *Hebeloma* e *Inocybe* para representar el resto de la variación en la familia. De *Strophariaceae* se consideraron a *Hypholoma*, *Pholiota*, *Psilocybe* y *Stropharia*. Como grupos externos más lejanos se seleccionaron representantes de *Bolbitiaceae* (*Agrocybe*), *Tricholomataceae* (*Cystoderma*, *Laccaria* y *Ripartitella*), *Amanitaceae* (*Amanita*) y *Russulaceae* (*Lactarius*), en los *Agaricales*, y a *Auricularia polytricha* (Mont.) Sacc., en los *Auriculariales*. Los géneros de *Tricholomataceae* se seleccionaron siguiendo los resultados de Moncalvo *et al.* (2000), ya que estos géneros se anidaron o quedaron cercanos a clados de *Cortinariaceae*. El grupo externo funcional fue *Auricularia polytricha*.

Los datos moleculares se tomaron de Guzmán-Dávalos *et al.* (2003) (números de acceso del GenBank: AY280974 al AY281024, AF062619, AF325661, AF325662, AF325668, AJ236079, U56055). La matriz de datos moleculares contiene un subconjunto de los datos usados por Guzmán-Dávalos *et al.* (2003) y consta de 39 taxa y 800 caracteres. Los grupos externos fueron representantes de *Cortinariaceae* (*Cortinarius*, *Dermocybe*, *Galerina* y *Pyrrhoglossum*) y de *Strophariaceae* (*Pholiota* y *Psilocybe*). El grupo externo funcional fue *Psilocybe cubensis*. Los mismos grupos externos que se consideraron en Guzmán-Dávalos *et al.* (2003), fueron los que se utilizaron en la matriz combinada.

Todos los caracteres considerados fueron definidos como no ordenados (parsimonia Fitch). Como estrategias de búsqueda de los árboles más parsimoniosos, se realizaron 15 análisis con la finalidad de evaluar el efecto de remoción de UTO's y de caracteres (tabla 4). En el análisis 3 se exploró la remoción de UTO's, dejando los que representaban la variación de los grupos interno y externo. En los análisis 4 a 6 se evaluó el efecto de remoción de caracteres. En los análisis 7 y 8 se pesaron los caracteres *a posteriori* con dos métodos diferentes. En los análisis 9 y 10, con fines de comparación, se excluyeron UTO's dejando sólo los presentes en la matriz combinada. Los análisis 11 al 15 fueron con la matriz combinada; en el 12 y 13 se asignaron pesos *a posteriori* y en los análisis 14 y 15 se exploró la remoción de caracteres, y en el 15 además la asignación de pesos.

La búsqueda de cladogramas se efectuó con máxima parsimonia, con el programa PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2000). Los árboles iniciales se obtuvieron por incorporación de UTO's al azar ("random stepwise addition"). Debido al tamaño de la matriz, sólo se pudieron realizar búsquedas heurísticas múltiples, efectuando 1000 réplicas al azar, con el algoritmo de intercambio de ramas TBR ("tree-bisection-reconnection"), salvando todos los árboles más parsimoniosos (opción "Multrees") y colapsando las ramas si la longitud máxima de la rama es cero. Como estrategia de búsqueda de los árboles más cortos en varios análisis se siguió a De Luna *et al.* (2000), con algunas modificaciones que se comentan a continuación. Se efectuó una búsqueda inicial que se paraba a los pocos segundos, de la que se obtenía el dato de la longitud de los árboles más cortos, que después se usaba como límite para salvar no más de 50 árboles con esa longitud. Esta estrategia permite visitar más islas, y, en la mayoría de los casos, encontrar árboles más cortos en menor tiempo. Cuando uno o más taxa se codificaron con múltiples estados, éstos se interpretaron como polimorfismos, estableciéndolo en los ajustes de parsimonia en PAUP. En el caso de los datos moleculares las deleciones ("gaps") no fueron consideradas, y las regiones ambiguas del alineamiento por múltiples inserciones y/o deleciones fueron excluidas. La optimización de los estados de carácter se

hizo con la opción ACCTRAN de PAUP. Los datos morfológicos y moleculares fueron combinados en una sola matriz, siguiendo la propuesta de evidencia total (Huelsenbeck *et al.*, 1996; Kluge, 1998). Los estados de los caracteres por rama fueron examinados en uno de los árboles más parsimoniosos obtenidos en cada uno de los diferentes análisis realizados.

Como una de las estrategias de búsqueda, se pesaron los caracteres *a posteriori*. Las dos formas de pesar fueron: pesos sucesivos (Farris, 1969) y pesos implícitos (“implied weighting”) (Goloboff, 1993; Kitching *et al.*, 1998). Los pesos sucesivos se calcularon aplicando el índice de consistencia reescalado (RC), utilizando PAUP (Farris, 1989). La determinación de pesos implícitos también se hizo a través de PAUP, activando en los ajustes de parsimonia el “Goloboff fit” con $k = 0, 1, 2, 6, 20, 30, 200, 1000, 10000$ (ver Análisis 13, en resultados del análisis filogenético).

Para estimar la estructura filogenética de cada conjunto de datos se usó el estadístico g^1 (“skewness”), que mide el sesgo respecto al promedio, de la curva de los valores de la longitud de los árboles para todos los árboles posibles que se derivan de la matriz de datos (Huelsenbeck, 1991). El valor de g^1 se obtuvo según lo indicado por De Luna *et al.* (2000). Como una medida del contenido de información en los datos, que permite seleccionar entre diferentes árboles, se usó el valor “Data Decisiveness” (DD). Este dato mide el grado de diferencia en longitud de las topologías. Un valor bajo muestra datos no decisivos o filogenéticamente no informativos que producen topologías ligeramente diferentes en longitud y no permiten la selección entre cladogramas alternativos. Una matriz informativa filogenéticamente o decisiva resulta en topologías de diferente longitud, que permiten la selección de unas sobre otras (Kitching *et al.*, 1998; De Luna *et al.*, 2000). El DD se calculó de acuerdo con lo indicado por Kitching *et al.* (1998).

Los valores de “bootstrap” (Felsenstein, 1985) se obtuvieron de búsquedas heurísticas con 1.000 réplicas, o se calcularon con la opción “Fast stepwise-addition” de PAUP con 10.000 réplicas. Las condiciones para las 1.000 réplicas fueron las mismas indicadas arriba, excepto que sólo se hicieron una o 10 secuencias de adición al azar (una o 10 repeticiones por réplica de “bootstrap”), el número de rearrreglos por réplica se limitó a 1 millón, y el algoritmo de intercambio de ramas fue TBR, o no se hizo intercambio de ramas. El índice de decaimiento (“decay index”, “branch support index”, o “Bremer support”; Bremer, 1988, 1994) se calculó para estimar el apoyo relativo a cada rama, y se hizo construyendo comandos restrictivos (“constraint commands”) para cada nodo sobre el árbol más parsimonioso y buscando entonces el árbol más parsimonioso que no presentara ese nodo (Baker *et al.*, 2001).

RESULTADOS

DEFINICIÓN DE LOS CARACTERES Y SUS ESTADOS

Pileo

El pileo se define como la parte superior expandida de basidiomas no resupinados, en el que se forma el himenio fértil (Hawksworth *et al.*, 1995; Ulloa y Hanlin, 2000). En *Agaricales*, en general, no existe problema para la delimitación del pileo, como podría existir para el caso de los *Aphyllorphorales*. Algunos atributos del pileo se pueden considerar como homólogos en el análisis cladístico, tanto por su posición como su semejanza. La forma del pileo fue muy variable y no se logró dividir en estados de carácter.

Ornamentación del centro del píleo en basidiomas adultos: La superficie del píleo es la manifestación macroscópica de la estructura de la piel o corteza del píleo (*pileipellis*) (ver adelante en caracteres microscópicos). El nombre del género en estudio, *Gymnopilus*, hace referencia a la superficie del píleo desnuda, no modificada o carente de ornamentación, como se presenta en *G. liquoritiae* (Pers. : Fr.) P. Karst. Sin embargo, muchas especies presentan el píleo con fibrillas radiales, al menos en parte de su superficie. Las fibrillas son hifas aglutinadas lateralmente que forman filamentos visibles. Las fibrillas pueden estar más erectas pero flexuosas, para formar una superficie lanosa que llamamos tomento (Largent, 1986), o pueden agruparse para formar escuámulas o escamas adpresas, suberectas a erectas. La superficie tomentosa se puede presentar en ejemplares jóvenes, agrupándose las fibrillas en los adultos para formar las escamas. Algunas especies pueden tener fibrillas, que en este caso se llaman pelos, más o menos perpendiculares a la superficie del píleo, cortas, compactas, finas y suaves (superficie velutina) (Largent, 1986), como en *G. robustus* Guzm.-Dáv.

No se tienen datos del desarrollo ontogenético de los basidiomas; no obstante, hemos podido observar que en algunos taxa, al pasar de jóvenes a adultos, las superficies del píleo pueden variar de fibrilosas a escamosas o de tomentosas a escamosas. Por otro lado, se ha observado que en muchos casos la ornamentación se presenta sólo en el centro del píleo y el resto es glabro o cuando todo es ornamentado, hay variación entre el centro y el margen. En vista de la ausencia de formación de la variación de jóvenes a adultos para la mayoría de los taxa y de las diferentes combinaciones de ornamentación que pueden presentarse en el píleo, la codificación se hizo considerando sólo ejemplares maduros, siguiendo los principios de homología primaria (Patterson, 1982; de Pinna, 1991). Sin embargo, en el futuro, será interesante explorar la codificación de la ornamentación como un solo carácter multiestado.

1. Centro del píleo glabro: 0 = ausente; 1 = presente.
2. Centro del píleo fibriloso: 0 = ausente; 1 = presente.
3. Centro del píleo escamoso: 0 = ausente; 1 = presente.
4. Centro del píleo velutino: 0 = ausente; 1 = presente.
5. Centro del píleo escamoso-granuloso: 0 = ausente; 1 = presente.
Presente en *Cystoderma*, las escamas están formadas por cadenas de elementos globosos a claviformes, y no por hifas, lo que les da el aspecto granuloso.
6. Centro del píleo con parches: 0 = ausente; 1 = presente.
En *Psilocybe cubensis* la superficie del píleo es glabra y sobre ella se presentan parches muy finos, blanquecinos, como escamas planas, adheridas a la superficie del píleo.
7. Centro del píleo verrugoso-granuloso: 0 = ausente; 1 = presente.
En *Cortinarius splendens* Rob. Henry se presentan verrugas granulosas inmersas en gelatina, que al microscopio aparecen formadas por hifas enrolladas embebidas en el ixocutis.
8. Centro del píleo con restos del velo verrugoso: 0 = ausente; 1 = presente.
En *Amanita rubescens* (Pers.) Gray el píleo es glabro y sobre él se presentan restos del velo universal en forma de verrugas polvorientas, blanquecinas, constituidas por esferocistes e hifas.

9. Color de las fibrillas en el centro del píleo: 0 = color café en diferentes gradaciones; 1 = púrpura o rojizo; 2 = anaranjado, ? = no aplica.

Las fibrillas y/o escamas del píleo de algunas especies de *Gymnopilus* presentan tonos rojizos o púrpuras, por ejemplo *G. lepidotus* Hesler y *G. subpurpuratus* Guzm.-Dáv. & Guzmán. Las fibrillas o escamas de otras son de color café, más o menos del mismo color que la superficie del píleo o más oscuras pero conservando el mismo tono, como en *G. spectabilis*.

10. Color de las escamas en el centro del píleo: 0 = color café en diferentes gradaciones; 1 = púrpura o rojizo; 2 = anaranjado, ? = no aplica.

Láminas

Las láminas son divisiones planas verticales semejantes a placas delgadas que se encuentran debajo del píleo en el basidioma, y en las cuales se forma el himenio (Hawksworth *et al.*, 1995; Ulloa y Hanlin, 2000). Tradicionalmente, en los *Agaricales* las láminas tienen atributos considerados de gran valor taxonómico, como la unión de las láminas al estípite, su grosor, disposición, consistencia, color y margen, entre otros (Largent, 1986). De éstos, sólo algunos pudieron ser considerados, principalmente por la gran variación existente (ver caracteres excluidos).

11. Forma arqueada de las láminas: 0 = ausente; 1 = presente.

De acuerdo con Vellinga (1988) las láminas son lineares cuando el borde de la lámina es recto y paralelo al lado superior; segmentiformes cuando el borde es recto y el lado superior es convexo, ventricosas cuando el borde de la lámina es convexo, y arqueadas cuando el borde es cóncavo. En materiales secos es difícil distinguir las láminas ventricosas de las segmentiformes y estas últimas de las lineares, por lo que se decidió sólo codificar la presencia de las láminas arqueadas. En la matriz este carácter resulta una autapomorfía para *Lactarius indigo* (Schwein.) Fr.

Estípite

El estípite se define como el pie o tallo que soporta al píleo de un basidioma (Ulloa y Hanlin, 2000). Puede ser central, excéntrico o lateral respecto a su posición de unión con el píleo. Si la unión es en el centro será central, en el margen del píleo es lateral, y en cualquier parte más allá del centro y antes del margen será excéntrico (Largent, 1986). La ornamentación del estípite es otro carácter que se ha usado en taxonomía, así como su forma en corte transversal, la forma de la base y unión al substrato, la textura y el color, entre otros. No fue posible dividir algunos de estos atributos en caracteres discretos o no se presentó variación entre las unidades estudiadas (ver caracteres excluidos).

12. Base del estípite: 0 = inserta, 1 = con tomento, 2 = estrigosa.

Muchos *Agaricales* se unen al substrato a través de una masa de hifas, generalmente blanquecinas, que pueden formar en el estípite un tomento basal. En ocasiones estas hifas y cualquier otro elemento de unión está ausente y entonces se dice que el estípite está inserto. En otros casos, la base del estípite presenta hifas rígidas, grandes, semejantes a cerdas, y se le llama estrigosa (Largent, 1986; Ulloa y Hanlin, 2000). En *Gymnopilus tuxtliensis* Guzm.-Dáv., las hifas rígidas de la base estrigosa son muy evidentes, ya que son de color amarillo-mostaza y forman una especie de halo sobre el substrato (Guzmán-Dávalos, 1994). No se tienen datos sobre el origen de las hifas en la base: por la posición de las hifas, tratamos estas modificaciones como homólogas. En algunos casos se presenta polimorfismo, bases con tomento basal e insertas en un mismo módulo. Se ha sugerido (Largent, 1986) distinguir la cantidad de tomento basal, como escasa, moderada y abundante; sin embargo, esta división es muy subjetiva y entre los materiales revisados no se logró codificar. La base también puede presentar cordones miceliales o modificarse para formar una pseudorriza (ver abajo).

13. Color de la ornamentación basal del estípite: 0 = blanquecina; 1 = amarilla; ? = no aplica.

El color de la ornamentación que se consideró fue el de materiales secos depositados en el herbario, en donde se observó que al menos la tonalidad amarilla permanece en los ejemplares, aparentemente sin importar la edad de almacenamiento.

14. Base del estípite con cordones miceliales: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Los cordones miceliales son agregaciones discretas de hifas que, en contraste con los rizomorfos, no tienen meristemos apicales. Son comunes en *Basidiomycetes* y pueden variar en complejidad, desde simples conjuntos laxos de hifas no diferenciadas, hasta estructuras más organizadas, con dos o más capas y diferentes tipos de hifas (Thompson y Rayner, 1982). Cléménçon (1997) describió los cordones miceliales de *Gymnopilus sapineus* como: rizomorfos simples del tipo 3, con hifas de pared delgada, con el centro del cordón con hifas más anchas, rodeadas por hifas más cortas, delgadas y sueltas. En los materiales de *G. sapineus* estudiados no se observaron cordones, por lo que se codificó como un polimorfismo. No se contó con suficientes materiales con cordones, y en los que sí presentaban éstos eran pequeños y escasos, por lo que no permitieron hacer un estudio anatómico completo de ellos con el fin de compararlos con las observaciones de Cléménçon (1997).

15. Estípite con pseudorriza: 0 = ausente; 1 = presente.

La pseudorriza se ha definido en forma general como una base radicante (Hawksworth *et al.*, 1995), o como una extensión semejante a una raíz en la base del estípite (Ulloa y Hanlin, 2000). Singer (1986) describió la pseudorriza perenne como cuerpos hipogeos verticalmente alargados semejantes a raíces. A partir de la pseudorriza se origina el o los basidiomas. Los estípites con bases terminadas en extremos semejantes a una raíz, debido al crecimiento entre el substrato (e.g. el presentado en el espécimen J. H. Ross 3975, MEL), no son considerados como una pseudorriza. Esta característica está ausente en *Gymnopilus*, pero define a *Phaeocollybia*. Norvell (1998) encontró que además de la típica pseudorriza "monopodial-vertical", existen en *Phaeocollybia* pseudorrizas "monopodial-laterales", "racemoso-secuenciales" y "racemoso-fasciculares". Estas últimas se parecen a los rizomorfos y es realmente difícil establecer una separación clara entre pseudorrizas y rizomorfos. Norvell (1998) introdujo el término "pseudorriza rizomórfica" para estos casos. Para evitar confusión y establecer falsas homologías entre los rizomorfos, que pueden estar presentes en *Gymnopilus* y las pseudorrizas, como grupos externos sólo se incluyeron especies de *Phaeocollybia* con pseudorriza monopodial vertical.

16. Estípite que se mancha de color oscuro en zonas maltratadas: 0 = ausente; 1 = presente.

En la gran mayoría de las especies de *Gymnopilus* se ha observado que el estípite, principalmente en su base, se mancha de oscuro (color café oscuro, café-negruzco, café-rojizo, negro-rojizo o rojo oscuro) con la edad o al maltratarse. No se sabe a que se debe este cambio de coloración, pero por la forma de mancharse seguramente se trata de la oxidación del mismo complejo químico, y por lo tanto se consideró homólogo en todas las UTO's en las que se presentó. El manchado del estípite se puede observar tanto en materiales frescos como secos, por lo que es posible obtener el dato a partir de materiales de herbario. En *Gymnopilus bryophilus* Murrill y en *G. tuxtlensis* se encontraron especímenes con el estípite manchado y otros que no, por lo que estos datos se consideraron como polimorfismos. Si el manchado en los grupos externos presentaba los mismos tonos descritos arriba, se consideró como presente.

17. Velo parcial: 0 = ausente; 1 = presente.

El velo parcial en *Agaricales* es una capa de tejido desarrollado a partir del estípite, el cual se une del estípite al borde del pileo durante el desarrollo del himenio, y que más tarde se puede convertir en un anillo o cortina (Ulloa y Hanlin, 2000). En *Gymnopilus* se presenta un velo parcial,

que en la mayoría de las especies (subgénero *Gymnopilus*) forma una cortina (velo parcial fibriloso, o parte de él, semejante a una tela de araña, que cubre las láminas maduras; Hawksworth *et al.*, 1995) y en pocas especies se ha descrito como ausente.

El subgénero *Annulati* fue descrito con base en la presencia de un "membranous annulus persistent or cortina abundantly developed so as to form a distinct annular zone" (Singer, 1986). El "anillo membranoso" no es homólogo con el de *Amanita*, el cual presenta esferocistes, en tanto el de *Gymnopilus* está formado exclusivamente por hifas septadas con fibulas, entrelazadas a más o menos agrupadas en conjuntos con disposición paralela, laxas a compactas, lo que da la consistencia del velo, de membranoso (cuando están muy compactas) a fibriloso evanescente (cuando están muy laxas). La ausencia de velo en estado adulto no es indicativa de que no se presenta velo, ya que éste puede estar presente en materiales jóvenes y perderse en adultos, por lo que es necesario revisar ejemplares jóvenes y de ser posible primordios para confirmar la presencia o ausencia del velo. Especies que antes estaban ubicadas en el subgénero *Gymnopilus* se han cambiado a *Annulati* al detectar la presencia de un velo que forma una zona anular bien definida en ejemplares jóvenes, o en adultos en mejores condiciones. Aquí consideramos que las especies de *Annulati* presentan un velo membranoso a submembranoso que forma una zona anular y en algunos casos un velo fibriloso, pero que también forma una zona anular. Las diferentes variaciones aquí descritas del velo parcial se trataron de codificar sin éxito, por variar de acuerdo con la edad y estado de conservación del ejemplar, y con el cuidado al recolectarlo, presentándose incluso una gran variación en los basidiomas de una sola recolección.

18. Basidioma que se mancha de verde-azul: 0 = ausente; 1 = presente.

No se sabe con exactitud si las manchas de color verde o azul-verde que se presentan en el basidioma son debidas al mismo principio químico en todos los casos. Se ha demostrado en algunas especies, como en *Gymnopilus purpuratus* (Cooke & Masee) Singer, la presencia de psilocibina (Gartz, 1984; Kreisel y Lindequist, 1988). Aquí consideramos el manchado de verde-azul como homólogo en las UTO's en que se observó, aunque es un carácter polimórfico, ya que no siempre se presenta. La variación en el manchado puede ser quizá debida a factores externos como la humedad ambiental o la temperatura; Stamets (1996), por ejemplo, sugirió que en temperaturas bajas la reacción de manchado es más fuerte en *Gymnopilus luteofolius*.

19. Reacción de color rojo oscuro del pileo en seco tratado con KOH: 0 = ausente; 1 = presente.

Según Singer (1986), una característica del género es la reacción positiva en el pileo a negro o color café oscuro con KOH al 3 %. Hemos encontrado que el cambio de color es hacia el rojo oscuro intenso, café-rojizo o negro-rojizo y es más evidente con KOH al 5 % y en materiales secos que en los frescos, ya que hay menor variación de color y la reacción es más intensa. A diferencia de lo que indicó Singer (1986), de que el KOH tiñe la superficie del pileo especialmente donde hay acumulación de esporas, aplicamos el KOH, o al menos tratamos de aplicarlo, en superficies libres de esporas, para que ellas no interfirieran con la reacción. Observamos el cambio de color del pileo lo con ayuda de una lupa. No se conoce cuál es el principio químico que está reaccionando.

20. Liberación de pigmento amarillo en KOH: 0 = ausente; 1 = presente.

Al elaborar preparaciones, con un fragmento de lámina a partir de material herborizado, en KOH al 3 %, se ha observado la liberación de pigmento amarillo en forma escasa o abundante. En algunos casos se ha estudiado que estos pigmentos pertenecen al grupo de las estilpironas, en todas (o casi todas, ver Rees y Ye, 1999) las especies de *Gymnopilus* hasta ahora probadas (Hatfield y Brady, 1968, 1969, 1971; Dangy-Caye y Arpin, 1974; Repke *et al.*, 1978; Gill y Steglich, 1987; Hoiland, 1990; Rees *et al.*, 1999), por lo que se ha sugerido que puede ser un carácter taxonómico para separar el género de otros en la familia *Cortinariaceae*. Kühner (1980) usó este carácter, junto con la

consideración de que todas las especies son saprobias y no micorrízicas, para transferir el género a *Strophariaceae*, ya que se han encontrado estirilpironas en *Pholiota* e *Hypholoma*. La ubicación de *Gymnopilus* en esta última familia es seguida también por Høiland (1990).

Se ha observado que la presencia de los pigmentos no siempre es constante entre las diferentes colecciones de una misma especie. Es posible que la mayoría liberen pigmento y que algunos especímenes no liberen; hasta ahora no se ha encontrado el motivo de esta variación. Por ejemplo, en dos colecciones de *Gymnopilus dilepis* (Berk. & Broome) Singer provenientes de la misma localidad en la India, recolectadas con dos días de diferencia y secadas de la misma forma, se observó en una de ellas (A. Thomas T13) la liberación del pigmento, mientras que en la otra (A. Thomas 13b) no se liberó en ninguno de los especímenes de la muestra.

Algunos autores mencionaron que *Pyrrhoglossum* presenta pigmentos amarillos en que se disuelven en KOH (Singer, 1986; Rees y Ye, 1999) o que no se disuelven (Horak, 1989). Estos pigmentos no son estirilpironas y no se han logrado identificar (Rees y Ye, 1999). Las muestras de *Pyrrhoglossum* estudiadas por nosotros no liberaron pigmento amarillo en KOH.

Esporas

Los propágulos sexuales formados en los basidiomas corresponden a las basidiosporas, o referidas aquí simplemente como esporas. La pared de las esporas puede ser lisa u ornamentada. En *Cortinariaceae* la ornamentación se forma como verrugas sobre el exosporio y durante la formación de las esporas se presenta un perisporio ("ecto-perisporium"), que en ocasiones puede persistir como un saco o fragmentos adheridos (Pegler y Young, 1971). La ornamentación se consideró en las esporas maduras, ya que las esporas jóvenes son al principio lisas. No existen evidencias que muestren que todos los tipos de ornamentación sean transformaciones homólogas de una misma estructura.

21. Esporas con verrugas: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Las esporas adultas de *Gymnopilus* siempre son verrugosas, nunca lisas. Las verrugas pueden ser muy finas a grandes, y entonces mayores de 1 μm de longitud. Se trataron de codificar los diferentes tipos de tamaños de verrugas, pero la variación observada no se logró subdividir en estados de carácter discretos.

22. Esporas punteadas: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Se refiere a la pared de las espore con prominencias en forma de puntos, más o menos equidistantes, muy pequeñas (Font Quer, 1982; Ulloa, 1991). Se distingue de las verrugas muy finas porque éstas son visibles como protuberancias en el perfil de las esporas, en tanto en las esporas punteadas la pared en perfil se ve lisa. Este tipo de esporas se presentó únicamente en *Hebeloma*.

23. Esporas maduras lisas: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Se presentan en *Strophariaceae*, en algunas especies de *Inocybe*, *Agrocybe*, *Cystoderma*, *Amanita* y *Auricularia*.

24. Esporas equinuladas: 0 = ausentes; 1 = presentes.

La pared de la espore presenta espinas. Se observó en *Ripartitella* y *Laccaria*.

25. Esporas con retículo: 0 = ausentes; 1 = presente.

La ornamentación de la espore presenta líneas o bordes que se entrecruzan formando una red (Ulloa, 1991), que puede ser completa, o incompleta como en el caso de *Lactarius indigo*.

26. Esporas nodulosas: 0 = ausentes; 1 = presente.

Con nodulosidades o abultamientos grandes y anchos, con la misma apariencia que el resto de la superficie de la espora. Se observaron en *Inocybe longicystis* Atk. En el género *Inocybe* la estructura de la pared de las esporas es un poco diferente al encontrado en el resto de los *Cortinariaceae*. Un episporio grueso define el contorno de la espora y sobre él se encuentra un endosporio delgado, cubierto por el exosporio; nunca se ha observado un perisporio (Pegler y Young, 1972).

27. Poro germinal en las esporas: 0 = ausente; 1 = presente.

Es el orificio o el lugar de la pared por donde la espora germina. En las basidiosporas de *Agaricales* se puede presentar como una interrupción o modificación de una o todas las capas de la pared de la espora, en posición apical (Singer, 1986). En *Gymnopilus* no se presenta poro germinal, o por lo menos éste no es evidente. En pocas especies (e.g. *Gymnopilus subearlei* R. Valenz., Guzmán & J. Castillo) se ha observado un "microporo germinal" con el microscopio óptico, cuya presencia no se ha logrado confirmar con el microscopio electrónico.

28. Ápice de las esporas redondeado: 0 = ausente; 1 = presente.

El ápice de la espora es el extremo distal, contrario a donde se encuentra el apéndice hilar o punto de unión al basidio a través del esterigma. La mayoría de las basidiosporas en *Agaricales* presentan el ápice redondeado, sin modificaciones. Por el criterio de conjunción, los tipos de ápice de las esporas se consideran como caracteres independientes, ya que se podían presentar ápices redondeados y agudos, o redondeados y truncados, en el mismo espécimen.

29. Ápice de las esporas agudo o subagudo: 0 = ausente; 1 = presente.

El ápice en esporas puede ser agudo o subagudo, por ejemplo en *Phaeocollybia* es muy evidente.

30. Ápice de las esporas truncado: 0 = ausente; 1 = presente.

Cuando las esporas presentan un poro germinal, el ápice de la espora puede ser redondeado o estar modificado, aplanándose, llegando a ser evidente como un ápice truncado, en especial en esporas que tienen un poro germinal grande. Pegler y Young (1971) indicaron que las esporas en *Cortinariaceae* nunca son truncadas; sin embargo, en el material estudiado de algunas especies de *Gymnopilus*, que no tienen poro germinal, se observaron esporas con ápices truncados, además de esporas con ápices redondeados y subagudos; este fue el caso de *Gymnopilus fulvosquamulosus* Hesler y de *G. palmicola* Murrill (= *Gymnopilus chrysotrichoides* Murrill). En *Gymnopilus oregonensis* Murrill sólo se observaron esporas con ápices truncados.

31. Ápice con papila: 0 = ausente; 1 = presente.

Las esporas pueden presentar un mucrón o papila en el ápice, que en ocasiones es menos ornamentado. También se le ha llamado a estas esporas rostradas (Largent *et al.*, 1977). Se consideró presente cuando al menos algunas esporas de la muestra la presentarán. En *Gymnopilus* se observó, por ejemplo, en *G. armillatus* Murrill, *G. imperialis* (Speg.) Singer y *G. spectabilis*.

32. Perisporio en esporas: 0 = ausente; 1 = presente.

El perisporio es la capa más externa de la pared, débilmente adherida y pigmentada que envuelve a la espora como una bolsa, o se presenta como fragmentos de una cubierta hialina (Singer, 1986). Harmaja (1974) aplicó el término perisporio a "all cyanophylic matter outside the true spore wall", en sus observaciones con *Pezizales*. Es muy común en algunas especies de *Galerina* (Smith y Singer, 1964).

En la mayoría de las especies de *Gymnopilus* las esporas no presentan perisporio; sin embargo, se ha observado en *G. crassitunicatus* Guzm.-Dáv., *G. macrosporus* (Singer) Singer, *G. mesosporus* Horak, *G. panelloides* Horak & Corner y *G. robustus*, entre otras (Horak, 1989; Guzmán-Dávalos y Ovrebo, 2001). En *G. picreus* se observó en esporas de uno de los especímenes estudiados, pero no en el otro.

33. Placa en las esporas: 0 = ausente; 1 = presente.

En esporas con ornamentación, la placa ("plage") es una zona lisa o casi lisa, en la parte interna exactamente por arriba del apéndice hilar, delimitada por una línea ("beach-like") formada por la ornamentación que termina justo en el borde de la placa (Singer, 1986). En *Galerina* la placa es una característica importante para la distinción de especies [presente en *G. autumnalis* (Peck) A. H. Sm. & Singer, ausente en *G. clavata* (Velen.) Kühner]. En *Gymnopilus* la placa es poco evidente o ausente, y en algunas especies está presente, como es el caso de: *G. armillatus* (= *G. subspectabilis* Hesler) (presente), *G. dilepis* (ausente/presente), *G. fulvosquamulosus* (presente), *G. junonius* (presente), *G. medius* Guzm.-Dáv. (presente), *G. pampeanus* (Speg.) Singer (ausente/presente), *G. picreus* (ausente/presente), *G. cf. rugulosus* R. Valenz., Guzmán & J. Castillo (presente), *G. spectabilis* (presente), *G. tuxtensis* (ausente/presente) y *G. validipes* (Peck) Hesler (presente).

En ocasiones la placa es difícil de observar o es muy poco evidente. Aquí aceptamos la presencia de la placa cuando ésta es muy aparente y se presenta además una depresión suprahilar, lo que hace que la placa sea más conspicua. Normalmente la placa está presente, o sólo se puede observar en algunas esporas de la muestra. Este carácter sólo se observa en esporas ornamentadas y se codificó con ? = no aplica en esporas lisas.

34. Color de las esporas al microscopio: 0 = hialinas; 1 = amarillentas; 2 = café en varios tonos.

En todos los *Cortinariaceae* y *Strophariaceae* incluidos en la matriz, las esporas son de color café en varios tonos, excepto en *Hebeloma* que son amarillentas. En los grupos externos más lejanos son hialinas. No fue posible separar en estados discretos la variación observada en los tonos de café.

35. Esporas dextrinoides: 0 = ausentes; 1 = presentes.

En general las esporas de *Gymnopilus* presentan una reacción dextrinoide con el reactivo de Melzer, cambian a color café-anaranjado. La reacción es más fácil de observar en esporas jóvenes (sin ornamentación y amarillentas) en donde el cambio de color es más aparente. La reacción dextrinoide debe ser considerada con precaución, ya que en ocasiones depende de la edad del reactivo, del estadio de madurez del espécimen en el momento de recolectarlo, de la forma de secado y del tiempo de conservación del espécimen en la colección. En numerosas ocasiones se ha observado que las esporas adultas reaccionan colorándose a amarillento, en lugar de tomar el color café-anaranjado. Se tomó como presente si al menos algunas esporas reaccionaban de esta manera.

36. Esporas amiloides: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Cuando las esporas se tiñen de color grisáceo, azul, o negruzco con el reactivo de Melzer se dice que son amiloides. Presumiblemente esta reacción es debida a la presencia de almidón o de una sustancia similar (Snell y Dick, 1971). Las esporas de *Gymnopilus* no son amiloides. Este carácter está presente en las esporas de *Amanita rubescens*, *Cystoderma amianthinum* (Scop.) Fr. y *Lactarius indigo*.

37. Esporas metacromáticas: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Las esporas son metacromáticas cuando la pared, en particular el endosporio, se tiñe de color rojizo y el resto de la espora toma el color del azul de cresil (Singer, 1986). En todas las especies de

Gymnopilus y de los grupos externos estudiadas las esporas fueron no metacromáticas, excepto en *G. fulvosquamulosus* y en *Agrocybe semiorbicularis* (Bull.) Fayod.

38. Esporas cianófilas: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Esta característica se observó con el colorante azul de algodón (Largent *et al.* 1977; Singer, 1986) y se aplicó exclusivamente a esporas ornamentadas. Cuando la ornamentación toma el color azul y queda más oscura que el resto de la espora se le llama cianófila. En pocos casos la reacción fue inmediata, generalmente se esperaba al menos una hora o hasta 24 horas para confirmar, o era necesario calentar durante unos segundos. En la mayoría de las especies probadas, tanto de *Gymnopilus* como del grupo externo, se presentó la cianofilia. Fueron acianófilas las esporas de *Gymnopilus* sp. (K75158), *G. hispidellus* Murrill (según Hesler, 1969, son cianófilas), *G. cf. rugulosus* (K75159), *G. sapineus* y algunos especímenes de *G. pampeanus*. Según Hesler (1969), de las especies que estudió, sólo *G. fulgens* (J. Favre & Maire) Singer y *G. naucorioides* tienen esporas acianófilas (ambas especies no son incluidas en este estudio). Holec (2001a) registró a *G. josserandii* Antonin (no incluida aquí) con esporas acianófilas. Del grupo externo, *Cortinarius cf. anserinus* (Velen.) Rob. Henry, *Phaeocollybia singeri* Guzmán, Band.-Muñoz & Montoya, así como *Laccaria laccata* var. *pallidifolia* (Peck) Peck tienen esporas acianófilas.

Cistidios

Se definen como células estériles, presentes en las láminas, generalmente más grandes y distinguibles morfológicamente de los basidios y los basidiolos, que se proyectan desde la capa himenial. Los pleurocistidios emergen de los lados de las láminas, proyectándose desde el nivel de los basidios, es decir, se originan en el subhimenio. Los queilocistidios son cistidios marginales que surgen del borde de la lámina. Por extensión, a las células con morfología semejante a los cistidios formadas en las capas cuticulares del basidioma se les llama dermatocistidios; se conocen como pileocistidios si se encuentran en la superficie del píleo, y caulocistidios si se presentan en la superficie del estípite (Smith, 1966; Ulloa y Hanlin, 2000).

Los pleurocistidios normalmente presentan pared delgada. Los que la tienen gruesa, al menos en parte, y refringente, son llamados lamprocistidios. Frecuentemente los lamprocistidios presentan espinas, cristales o material amorfo en la parte superior. Son característicos de *Inocybe*, pero también se pueden encontrar en *Galerina*, *Hohenbuehelia*, *Psathyrella* y *Pluteus* (Smith, 1966; Ulloa y Hanlin, 2000).

Los pseudocistidios son prolongaciones, similares a los cistidios, de elementos conductores (Ulloa y Hanlin, 2000; Vellinga, 1988), que se originan en la trama de la lámina (Largent *et al.*, 1977). Los crisocistidios son un tipo de pseudocistidios, claviformes o fusiforme-claviformes, frecuentemente mucronados, con una inclusión de color amarillo que se acentúa al ser tratados con un medio alcalino, característicos de *Hypholoma* y *Stropharia* (Ulloa y Hanlin, 2000).

Los macrocistidios se originan de una zona profunda de la trama, son muy largos, claviformes o fusiformes, a menudo con un apéndice apical de forma variable, y con un pedúnculo que generalmente está conectado con una hifa lactífera. Se consideran como pseudocistidios evolucionados. Son característicos de *Macrocystidia*, *Lactarius* y *Russula* (Ulloa y Hanlin, 2000). Según Hesler y Smith (1979), el contenido de los macrocistidios puede ser aceitoso, granular u homogéneo, y su pared normalmente es delgada. En la matriz incluimos tres tipos de pseudocistidios: crisocistidios, macrocistidios y un tipo más, que llamamos simplemente pseudocistidios, ya que no se le ha dado un nombre particular. Estos últimos se observaron en algunas especies de *Gymnopilus*, caracterizados por ser claviformes a fusiformes, frecuentemente con contenido de apariencia aceitosa o resinosa, de color amarillo, anaranjado o café-anaranjado. Su

presencia no es constante en todos los especímenes de una recolección o entre varios especímenes de una especie, pero existe una tendencia a presentarse y ser más abundantes en algunas especies que en otras; por ejemplo en *G. lepidotus* estuvieron presentes en la mayoría de los especímenes observados. Singer (1951) los describió como "cystidioid bodies (cystidioles?) at the edges and the sides of the lamellae either hyaline and free or enveloped in a chestnut brown resinous mass, fusoid to subrhomboid. ... varying in number according to the abundance of the resinous incrustations (with few sterile bodies in caps with scanty incrustation)". A diferencia de como los describió Singer (1951), los pseudocistidios no están envueltos o incrustados, sino llenos de un contenido resinoso o aceitoso de color café-amarillento o café-anaranjado.

39. Pleurocistidios: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Los pleurocistidios pueden estar presentes y ser generalmente muy similares a los queilocistidios, o ausentes. Cuando los pleurocistidios son extremadamente escasos se consideraron como ausentes. En este apartado no se consideran los crisocistidios, lamprocistidios y macrocistidios, ya que puede existir conjunción entre ellos.

40. Pleurocistidios gimnopiloides: 0 = ausente; 1 = presente; ? = no aplica.

En este tipo se incluyen a los que son angostamente utriformes, más o menos lageniformes a ventricosos, pero siempre con el ápice capitado o subcapitado. No necesariamente todos los pleurocistidios son de este tipo en las especies en las que se indica su presencia en la matriz. El término capitado se refiere a que presenta un ápice amplio, semejante a una pequeña cabeza (Ulloa y Hanlin, 2000). Cuando la pequeña cabeza termina en forma abrupta lo llamamos capitado, y subcapitado cuando la cabeza se continúa suavemente hacia el pie.

41. Grosor de la pared de los pleurocistidios: 0 = delgada; 1 = gruesa; ? = no aplica.

Se considera gruesa cuando mide más de 1 μm de grosor en al menos alguna parte de la estructura. Se pueden presentar pleurocistidios de pared gruesa y delgada en la misma muestra; por ejemplo se observaron en *Pholiota hypholomoides* (Murrill) A. H. Sm. & Hesler.

42. Pseudocistidios: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Del tipo descrito en *Gymnopilus* arriba. No se incluye aquí a los crisocistidios, ni a los macrocistidios.

43. Crisocistidios: 0 = ausentes; 1 = presentes.

44. Macrocistidios: 0 = ausentes; 1 = presentes.

45. Queilocistidios: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Casi todas las especies estudiadas presentan cistidios marginales. En *Ripartitella brasiliensis* (Speg.) Singer el borde sólo tiene extremos hifales y no se observan verdaderos queilocistidios (Guzmán-Dávalos y Guzmán, 1988). En *Cystoderma amianthinum* el borde es fértil, sin queilocistidios. *Amanita rubescens* tiene células infladas en el borde de la lámina, que no son homólogas a los queilocistidios por originarse de los restos de la capa de unión entre el borde del píleo y el anillo (Bas, 1969).

46. Ápice de los queilocistidios capitado: 0 = ausente; 1 = presente; ? = no aplica.

Ver definición de capitado arriba, en el número 40.

47. Pileocistidios: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Frecuentemente los elementos terminales de las hifas del epicutis se diferencian como estructuras semejantes a los cistidios, que pueden presentar la misma forma de los queilocistidios, o diferente.

48. Ápice de los pileocistidios capitado o subcapitado: 0 = ausente; 1 = presente; ? = no aplica.
Ver definición de capitado y subcapitado arriba, en el número 40.

49. Caulocistidios: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Cuando se presentan, generalmente se encuentran en el ápice del estípite, lo que macroscópicamente le da una apariencia finamente granulosa. Pocas especies los presentan además en la parte media, y algunos también en la base. Muchas veces son muy similares en forma a los queilocistidios pero más largos.

50. Ápice de los caulocistidios capitado o subcapitado: 0 = ausente; 1 = presente; ? = no aplica.

51. Caulocistidios en la parte media: 0 = ausentes; 1 = presentes; ? = no aplica.

52. Caulocistidios en la base: 0 = ausentes; 1 = presentes; ? = no aplica.

Otros caracteres microscópicos

53. Trama himenófora homómera: 0 = ausente; 1 = presente.

Se define como trama homómera aquella constituida sólo por elementos homogéneos, angostos con relación a su longitud (hifas), a diferencia de la presente en *Amanitaceae*, que además de las hifas tiene elementos inflado-alargados, y en *Russulaceae*, que tiene hifas y células globosas o subglobosas, llamadas esferocistes. A la trama en *Russulaceae* se le llama heterómera. Reijnders (1993) demostró la conexión de la trama heterómera con la homómera a través de las "rosetas" ("rosettes"), que son las que originan a los esferocistes en *Russulaceae* y que están presentes en varios géneros de *Agaricales* que no forman esferocistes.

En *Gymnopilus* la trama himenófora se ha descrito como homómera, con hifas dispuestas en forma más o menos subparalela a la lámina (subregular). En todos los géneros estudiados que presentaron la trama himenófora con hifas angostas, ésta se consideró homóloga por similitud y correspondencia topográfica.

54. Subhimenio: 0 = ramoso; 1 = ramoso-inflado, 2 = celular.

El subhimenio es una región de tejido distinguida en forma topográfica, que origina los elementos del himenio. Cuando las hifas son cortas, ramificadas y entremezcladas se le llama ramoso. Si los elementos están más inflados que las hifas es ramoso-inflado, y cuando los elementos son células más o menos isodiamétricas formando cadenas, es de tipo celular (Bas, 1969; Largent *et al.*, 1977). Con excepción de pocos trabajos, como el de Bas (1969) con *Amanita*, a este carácter no se la ha dado mucha atención en *Agaricales*, a pesar de que puede ser un carácter informativo. En *Psilocybe*, por ejemplo, Guzmán (1983), comentó que el tipo de subhimenio podría ser un carácter de importancia.

55. Subhimenio gelatinizado: 0 = ausente; 1 = presente.

Se puede encontrar en algunas especies de *Pholiota* (en todas las aquí incluidas), en donde las hifas ramificadas y entrelazadas (subhimenio ramoso) están inmersas en una matriz gelatinosa

(Holec, 2001b). Sólo en un caso, *Pholiota hypholomoides*, se observó un subhimenio gelatinizado celular.

56. Fíbulas: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Se consideraron sólo las hifas del píleo, incluyendo el himenio, para definir las como presentes; si sólo se encontraron en el estípite se consideraron ausentes. En *Phaeocollybia* las fíbulas pueden estar presentes o ausentes (Singer, 1986). Bandala *et al.* (1996) indicaron que *Phaeocollybia amygdalospora* Band.-Muñoz & Horak no presenta fíbulas; en nuestras observaciones las encontramos, pero sólo en las hifas del estípite, por lo que se codificaron aquí como ausentes. Todas las especies de *Gymnopilus* presentan fíbulas, al menos en las hifas del estípite, aunque lo común es observarlas en casi en todo el basidioma. Las especies de *Gymnopilus* incluidas en la matriz presentan fíbulas en las hifas de la trama del píleo, en la trama himenófora o en el *pileipellis*.

57. Trama del píleo entrelazada: 0 = ausente; 1 = presente.

De acuerdo con Hesler (1969) la trama del píleo puede presentar hifas entrelazadas o hifas dispuestas en forma radial. Como en un mismo ejemplar hemos observado que la trama puede ser entrelazada hacia el píleo y radial hacia el origen de las láminas, por el principio de conjunción (Patterson, 1982), lo separamos en dos caracteres independientes.

58. Trama del píleo radial: 0 = ausente; 1 = presente.

Estructura de la piel o corteza del píleo (*pileipellis* en latín o inglés)

Se refiere a la capa cortical o superficial del píleo (Ulloa, 1991). Para abreviar aquí y en la matriz nos referiremos a ella con el término en latín. Los diferentes tipos de *pileipellis* (cutis, ixocutis, tricolorm, himenidermio y epitelio) por posición se consideraron homólogos. En *Gymnopilus* se presenta un cutis, formado por una capa de hifas entrelazadas o en disposición radial, que pueden estar postradas, suberectas a más o menos erectas en la zona de las escamas, lo que forma la ornamentación del píleo. Las hifas pueden presentar incrustación en sus paredes, en forma de bandas o irregular, de pigmento de color café-amarillento o café-anaranjado.

En varias especies de los géneros del grupo externo (*Amanita*, *Galerina*, *Hebeloma*, *Hypholoma*, *Lactarius*, *Phaeocollybia*, *Pholiota*, *Psilocybe* y *Stropharia*) se presenta un ixocutis, formado por hifas gelatinizadas, tortuosas. En *Cystoderma* el *pileipellis* es un epitelio compuesto por elementos globosos a ampliamente elipsoides, dispuestos en varias capas, en *Agrocybe semiorbicularis* es también un epitelio y en *Auricularia polytricha* es un tricolorm.

59. Tipo de *pileipellis*: 0 = cutis; 1 = ixocutis; 2 = epitelio; 3 = tricolorm.

60. Pigmento incrustado en bandas en las paredes de las hifas del epicutis: 0 = ausente; 1 = presente.

La mayoría de las especies de *Gymnopilus* presentan las hifas del cutis, al menos las de las escamas, con pigmento incrustado en bandas muy evidente. El pigmento es epimembranal, por lo que es notorio en el relieve de la hifa. Además el pigmento no es soluble en álcali, por lo que puede ser observado en KOH. Una excepción notoria a la presencia del pigmento en bandas es el complejo de especies de *G. spectabilis*; si llegan a presentar pigmento, éste es muy escaso e irregular y no forma bandas.

61. Hifas generativas de pared engrosada en el contexto del píleo: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Algunas especies de *Gymnopilus* presentan las hifas del contexto del píleo con paredes de más de 1 µm de grosor, un caso muy notorio es *G. subearlei*.

62. *Subpellis*: 0 = ausente; 1 = presente.

El *subpellis* es la capa inferior del *pileipellis* (Vellinga, 1988) y en este caso a la capa superior se le llama *suprapellis* (Ulloa, 1991). En *Gymnopilus* no se presenta ninguna capa intermedia diferenciable entre el *pileipellis* y el contexto. Holec (2001a) describió un "hipodermio" (término muy común usado como sinónimo de *subpellis*, la mayoría de las veces incorrectamente) en *G. josserandii*, especie no incluida aquí. En las especies incluidas en la matriz, el *subpellis* se observó en *Agrocybe*, *Hypholoma*, *Cortinarius*, *Phaeocollybia*, *Psilocybe* y en algunas especies de *Pholiota*.

Velo parcial (anillo)

Cuando fue posible, es decir cuando el basidioma presentaba velo en suficiente cantidad para realizar la preparación, el velo parcial fue estudiado al microscopio, con el fin de observar si había alguna disposición particular de las hifas, o características distintivas en los elementos que lo formaban. En general, sólo fue posible observar el velo cuando éste formaba un anillo membranoso que permanecía sobre el basidioma. Se encontró que en todas las especies observadas de *Gymnopilus*, está formado por hifas sin ninguna modificación, que pueden estar dispuestas en forma entrelazada a más o menos paralela, dependiendo de su posición en el anillo. Las hifas pueden tener pigmento amarillento incrustado en sus paredes en forma irregular o de bandas. En el género *Amanita* el anillo se caracteriza por presentar además de hifas, elementos globosos o subglobosos, llamados esferocistes. Éstos nunca están presentes en *Gymnopilus*.

63. Pigmento incrustado en las paredes de las hifas del velo: 0 = ausente; 1 = presente.

64. Esferocistes en el velo: 0 = ausentes; 1 = presentes.

Caracteres Excluidos

1. Tamaño del píleo

En muchos casos no se cuenta con datos del tamaño del ejemplar en fresco, por lo que inicialmente calculamos las medidas a partir del material seco; sin embargo, resultó subjetivo, ya que el tamaño final depende de la forma en que fue deshidratado el material. Por otro lado, en varias especies los valores se presentaban en forma continua y no discreta, lo que no permite separar claramente los estados de carácter. Para el caso de los basidiomas grandes, a veces se presentan especímenes con basidiomas anormalmente pequeños debido a las condiciones de crecimiento, y en ocasiones, aunque menos frecuente también se presenta lo contrario con basidiomas pequeños.

Si se contara con los datos de tamaño en todos los materiales y se pudieran realizar estudios morfométricos, es probable que se pudieran aplicar las siguientes generalizaciones. Un píleo pequeño para el caso de *Gymnopilus* mide menos de 20 mm de diámetro, el mediano de 20 a 50 mm de diámetro, y el grande más de 50 mm. Existen especies con basidiomas siempre pequeños, como *G. bellulus* (Peck) Sacc., y con basidiomas grandes, como *G. spectabilis*. Muchas especies tienen basidiomas medianos, que en ocasiones debido a condiciones ambientales pueden desarrollar algunos basidiomas pequeños o grandes. Un ejemplo es *G. lepidotus*, que se ha descrito como una especie con basidiomas pequeños (Hesler, 1969), pero que de acuerdo con el lugar en donde se desarrolle puede formar píleos más grandes.

2. Forma del píleo

De acuerdo con el grado de madurez del basidioma, la forma del píleo puede variar de convexa a plana; sin embargo, en algunas especies el centro del píleo puede tener alguna modificación, como ser umbonado, umbilicado, mamiforme, o depresivo. En una sola especie, *G. hispidus* (Masse) Murrill, el píleo se ha descrito como infundibuliforme. Se trató de codificar estos estados, lo cual no fue posible debido a la gran variación presente en las UTO's.

3. Grado de humedad y viscosidad del pileo

Se considera un pileo higrófono el que tiene una apariencia de estar embebido de agua cuando húmedo (Hawksworth *et al.*, 1995), o el que se hace translúcido al estar embebido de agua (Ulloa y Hanlin, 2000), lo que se aprecia con un marcado cambio de color entre la parte seca y la húmeda (Largent, 1986). La mayoría de las especies de *Gymnopilus* presentan el pileo seco, y muy pocas, como *G. picreus*, lo tienen higrófono. Esta característica muchas veces pasa desapercibida en el material fresco y no es anotada en las descripciones. Además es difícil o casi imposible de interpretar a partir de material seco, por lo que su uso puede resultar muy limitado. Largent (1986) comentó que a menos que el observador esté conciente de la condición higrófona del espécimen, ésta puede pasar desapercibida.

De acuerdo con Largent (1986) una superficie viscosa es en la que las hifas han absorbido agua y sus paredes empiezan a gelatinizarse, o a disolverse parcialmente en agua; la superficie se siente pegajosa al tacto y a ella se adhieren restos del sustrato. No se ha observado esta característica en *Gymnopilus* y sólo en pocas especies del grupo externo, por ejemplo en algunas especies de *Cortinarius* o de *Pholiota*. Las características de humedad y viscosidad del pileo no fueron consideradas por la dificultad en la interpretación a partir de material seco y porque no son informativas sobre las relaciones de las especies en el grupo interno, y tampoco son útiles para separarlo del grupo externo.

4. Color del contexto

En *Gymnopilus* varía de blanquecino a amarillento y en pocas especies puede cambiar de amarillento a anaranjado o color café. Se requieren más estudios de materiales en fresco para poder comprobar la utilidad de este carácter.

5. Unión de las láminas al estípite

Se ha observado gran variación en la unión de las láminas con el estípite en la misma especie de *Gymnopilus*, e incluso en un mismo espécimen, de adnexas, adnadas, sinuadas, emarginadas con o sin diente decurrente o subdecurrentes, por lo que no fue posible codificar este carácter en estados.

6. Separación de las láminas.

En la mayoría son no distantes y la variación observada no permitió su separación en estados discretos.

7. Color de las láminas

Son amarillas o en pocos casos blanquecinas cuando jóvenes a color café-anaranjado a café-ferruginoso cuando adultas. En algunas especies se manchan de color rojizo o de obscuro irregularmente con la edad o al maltratarse. El color de las láminas cuando jóvenes y si se manchan podrían ser muy útiles; sin embargo, no son caracteres que puedan ser observados en materiales de herbario y muchas veces pasan desapercibidos y no son anotados en las descripciones del material fresco. La falta de datos no permitió considerar estos caracteres.

8. Posición del estípite

La mayoría de las especies de *Gymnopilus* presentan el estípite central, pero algunas lo pueden tener ligera a francamente excéntrico. Tradicionalmente este carácter no era observado en *Gymnopilus*, asumiendo que en todas las especies era central. Fue Horak (1989) quien hizo notar la posición excéntrica del estípite en varias especies, por ejemplo en *Gymnopilus bellulus*. El estípite excéntrico a lateral es una de las principales características para separar a *Pyrrhoglossum* de *Gymnopilus* (Singer, 1986; Horak, 1989); sin embargo, en los materiales estudiados de

Pyrhoglossum observamos que el estípite era excéntrico y en ningún caso fue claramente lateral. Por la imposibilidad de codificar la posición del estípite, ya que se observó una continuidad que no permitió separar los estados de carácter claramente, se decidió excluirlo.

9. Tipo de velo parcial

Como se mencionó arriba (ver carácter 17), el tipo de velo, aracnoide o anillo membranoso, ha sido tradicionalmente muy importante para la separación del género *Gymnopilus* en dos grupos. Sin embargo, prácticamente no fue posible codificar los tipos de velo observados en caracteres discretos.

10. Presencia de antraquinonas

En *Dermocybe* se ha comprobado la presencia de antraquinonas (Høiland, 1983; Sánchez-Macías *et al.*, 1987; Høiland y Holst-Jensen, 2000) y este carácter se ha usado como distintivo para las especies del género. Sin embargo, no se tienen estudios químicos para demostrar la presencia o ausencia de antraquinonas en otros géneros de *Agaricales*, por lo que no podemos establecer homología con una supuesta ausencia. Por otro lado, se ha demostrado que los pigmentos rojos exudados por otros hongos no relacionados con los *Agaricales*, como *Drechslera* y *Bipolaris*, corresponden con antraquinonas, que pueden presentar cierta acción autotóxica y antibacterial (Engström *et al.*, 1993).

11. Longitud de las esporas

Mientras no se tengan más especímenes con los que se puedan realizar estudios morfométricos (en muchas especies sólo se cuenta con el tipo), el uso de este carácter es limitado, ya que se ha observado que se traslapan los valores y que no existe una variación discreta. El subgénero *Gymnopilus* fue subdividido en secciones precisamente con base en esta característica: *Microspori* Hesler = 3.5 – 6.5 μm , *Gymnopilus* = 6 – 9 (– 10) μm ; *Macrospori* Guzm.-Dáv. = 8 – 11 μm (Hesler, 1969; Guzmán-Dávalos, 1995).

12. Forma de las esporas

Muchas especies presentan esporas elipsoides a ampliamente elipsoides, y en ocasiones en un mismo espécimen se encuentran esporas desde subglobosas hasta elipsoides, o desde ampliamente elipsoides hasta alongadas. Esta continuidad no permitió su uso como carácter.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Los resultados generados en los diferentes análisis realizados son mostrados en la tabla 4. Para evaluar los árboles se usaron: estadístico g^1 , “Data Decisiveness” (DD), “bootstrap” e índice de decaimiento. Los dos primeros se aplican a todo el cladograma y son los que se indican en la tabla 4. Los dos últimos muestran el soporte para clados individuales. Los valores de “bootstrap” para cada rama y superiores al 50%, y los del índice de decaimiento, se muestran en las figuras correspondientes, indicadas en la última columna de la tabla 2. Los valores sobre las ramas corresponden a los de “bootstrap”, y los valores por debajo al índice de decaimiento de cada rama.

En la tabla 4 se muestra que con 78 UTO's la relación de la matriz y los árboles del análisis 7, en la que se pesaron los caracteres *a posteriori* con el valor del RE (pesos sucesivos), el IC y el IR fueron los más altos, mientras que del análisis 8, en la que también se pesaron, pero con pesos implícitos ($k = 2$), el IC y el IR fueron los más bajos. Para el caso de 39 UTO's el valor más alto de IC e IR se obtuvieron en el análisis 15, también con pesos sucesivos, y los más bajos en el análisis 13, con pesos implícitos. Por otro lado, los valores más negativos de g^1 se obtuvieron de los conjuntos de datos en los que se aplicaron pesos implícitos, indicando una curva de los valores de la

longitud de todos los árboles posibles con un sesgo respecto al promedio muy marcado hacia la izquierda, que a su vez nos muestra un conjunto de datos que es consistente con una hipótesis filogenética. Los conjuntos de datos consistentes con muchas hipótesis filogenéticas producen curvas de longitudes de árboles más simétricas, con valores de g^1 más cerca de cero, que pueden ser también producidas por datos al azar (Huelsenbeck, 1991).

De acuerdo con los valores mencionados arriba, dos hipótesis alternativas resultaron apoyadas bajo diferentes valores (IC, RE, g^1). Una es la mostrada en la figura 5, en donde *Galerina* queda anidada dentro de *Gymnopilus*, muy relacionada con *Gymnopilus picreus*. En la otra hipótesis *Gymnopilus picreus* queda basal al resto de las especies de *Gymnopilus*, pero formando un clado con *Pyrhoglossum* y *Dermocybe* (fig. 6). Esta última, por ser congruente con la que se obtuvo con datos exclusivamente moleculares (Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003), es la que se muestra en el filograma de la figura 7 con los caracteres mapeados.

Análisis con datos morfológicos

Los análisis 1 al 9 se realizaron exclusivamente con datos morfológicos (tabla 4). Se exploraron varios sistemas de muestreo, como exclusión de UTO's y/o de caracteres. A continuación se describen las pruebas realizadas y sus resultados. Para la mayoría de los valores, consúltese la tabla 4.

Análisis 1: Con todos los taxa estudiados (78) y con todos los caracteres (64), sin excluir las autapomorfias, con 55 caracteres informativos. Resultó en 1,902 árboles más parsimoniosos de 384 pasos. El árbol de consenso estricto se muestra en la figura 1. El árbol tiene poca resolución y varios de los grupos externos potenciales (*Cortinarius*, *Dermocybe*, *Galerina*, *Phaeocollybia* y *Pyrhoglossum*) se mezclan con diferentes miembros del grupo interno. Sólo tres ramas, todas ellas en los grupos externos, tuvieron un valor de "bootstrap" superior al 50%. A pesar de tener poca resolución, en el grupo interno se presentan tres ramas, que con algunas modificaciones se presentan en el análisis con la matriz combinada. La rama que va de *Gymnopilus abramsii* Murrill a *G. underwoodii* (Peck) Murrill es similar, con algunas especies adicionales, al clado aeruginosus-luteofolius de la figura 6. Y las ramas de *Gymnopilus armillatus* a *G. cf. rugulosus*, junto con la rama de *G. imperialis* a *G. rugulosus*, correspondan con el clado spectabilis-imperialis de la figura 6.

Análisis 2: Igual que el anterior pero excluyendo las autapomorfias, con 1,897 árboles de 374 pasos. La topología del árbol de consenso estricto (no mostrada) es muy similar a la anterior, siendo la principal diferencia un poco más de resolución en el primer clado, el que incluye desde *Gymnopilus abramsii* hasta *G. underwoodii*.

Análisis 3: Se exploró la reducción de UTO's, dejando 47 (30 del grupo interno y 17 del externo) como número mínimo que representa la variación de la muestra. Al reducir el número de taxa se redujo por consecuencia el número de caracteres informativos a 48. El resultado fueron 2,419 árboles, de 260 pasos. El árbol de consenso estricto (no se muestra) presentó muy poca resolución (casi un arbusto) y sin apoyo de "bootstrap" en ninguna de las ramas.

Análisis 4: En éste y los dos siguientes se exploró la exclusión de caracteres muy homoplásicos, los cuales se detectaron con base en el resultado de los análisis anteriores. En este análisis se excluyeron los caracteres con un índice de homoplasia (ih) igual o mayor a 0.9. En total se eliminaron nueve caracteres, los cuales son: centro del pileo fibriloso (2), ápice de las esporas agudo (29), pleurocistidios (39), caulocistidios (49), subhimenio (54), trama del pileo entrelazada (57), trama del pileo radial (58), pigmento incrustado en hifas del *pileipellis* (60) y pigmento incrustado en hifas del

velo (63) (el número entre paréntesis indica el número asignado al carácter en la matriz, tablas 2 y 3). Se obtuvieron 107,625 árboles más parsimoniosos, de 234 pasos. En el consenso estricto (no se muestra) se observó menor resolución en comparación con la topología cuando se consideraron todos los caracteres. El clado que incluye al grupo interno anidó más géneros del grupo externo (*Agroclybe*, *Hebeloma*, *Hypholoma*, *Pholiota*, *Psilocybe*, *Stropharia*), además de los que se indicaron en el análisis 1.

Análisis 5: Se excluyeron cuatro caracteres: pleurocistidios (39), caulocistidios (49), subhimenio (54) y trama del píleo entrelazada (57). Estos caracteres son los que presentaron un *ih* mayor de 0.9 y un número de pasos en el árbol igual o mayor a 14, según los resultados del análisis 2. Resultaron 33,075 árboles de 298 pasos. La topología del árbol consenso (no se muestra) es algo similar a la obtenida en el análisis 1, pero con menos resolución del grupo interno, que de nueva cuenta incluye los mismos géneros de *Cortinariaceae*.

Análisis 6: Sólo se excluyó un carácter: pleurocistidios (39), que fue el que presentó la combinación de datos más altos (mayor número de pasos en el árbol = 17 y el *ih* = 0.94). El árbol consenso estricto (no se muestra) de 426 árboles más parsimoniosos y 356 pasos tiene un poco más resolución que los anteriores. En el grupo interno se siguen anidando varios representantes de *Cortinariaceae*, al igual que en el análisis 1. *Cortinarius* spp., *Dermocybe phoenicea*, *Galerina autumnalis* y *Phaeocollybia* spp. forman un clado resuelto, dentro del clado más anidado del grupo interno; *Galerina clavata* y *Pyrrhoglossum pyrrium*, junto con *Gymnopilus oregonensis* y *G. tuxtensis*, quedan fuera, sin resolver, y basales a todo el grupo.

Análisis 7: Se hizo una búsqueda pesando los caracteres con el método de pesos sucesivos, a través del RE a partir de los árboles que resultaron del análisis 2. Después de 5 iteraciones los pesos de los caracteres ya no variaron, ni la longitud de los árboles. En la figura 2 se muestra el consenso estricto de los 53,867 árboles más parsimoniosos, con una longitud de 32.3527 asignando peso con el RE y de 389 pasos con peso igual para todos los caracteres. El árbol de consenso estricto (fig. 2) tiene mayor resolución; los mismos géneros de *Cortinariaceae* del grupo externo (*Cortinarius*, *Galerina*, *Phaeocollybia* y *Pyrrhoglossum*), excepto *Dermocybe*, siguen quedando anidados en el grupo interno, como en los análisis 1 y 6, pero ahora forman un solo clado resuelto, que incluye a *G. oregonensis* y *G. tuxtensis*. El apoyo estadístico con valores de "bootstrap" mayores del 50% se presenta en pocas ramas y en su gran mayoría son del grupo externo.

Análisis 8: Los caracteres se separaron con el Goloboff fit ($k = 2$). Se obtuvieron 4,883 árboles más parsimoniosos de 409 pasos (Goloboff fit = - 26.2926). El consenso estricto es uno de los árboles más resueltos (no mostrado) de los análisis realizados. Los mismos géneros mencionados en los análisis 1 y 7 se incluyen en el grupo interno, pero con diferentes relaciones. *Dermocybe phoenicea* forma un clado con *Gymnopilus tuxtensis*; *Pyrrhoglossum pyrrium* queda dentro del grupo de *G. bryophilus*, *G. imperialis*, *G. robustus* y *G. rugulosus*, y *Cortinarius* spp., *Galerina* spp. y *Phaeocollybia* spp. forman un clado junto con *Gymnopilus oregonensis* y *G. validipes*.

Análisis 9: En este análisis se usaron únicamente los taxa de los que se tienen datos moleculares y que se usaron después en los análisis con la matriz combinada (datos morfológicos y moleculares). Los taxa incluidos fueron 39, con 40 caracteres morfológicos informativos, excluyendo autapomorfías. El consenso estricto de los 3,290 árboles más parsimoniosos, con una longitud de 183 pasos, se muestra en la figura 3. Se observa muy poca resolución, con excepción del clado de *Gymnopilus junonius*, *G. pampeanus* y *G. spectabilis*, con un apoyo de "bootstrap" de 66%. El grupo interno anida a *Dermocybe phoenicea* y *Galerina clavata*. Externos y basales se presentan *Pyrrhoglossum pyrrium* y *Galerina autumnalis*, y más alejados *Pholiota lenta* y *Psilocybe cubensis*.

Análisis con datos moleculares

Análisis 10: Con fines de comparación se realizó un análisis con datos moleculares exclusivamente de los taxa presentes en la matriz combinada que se usó en los análisis 11 al 15. Para mayor información y resultados más completos sobre los análisis con datos moleculares ver Guzmán-Dávalos *et al.* (2003). La matriz incluyó 39 taxa y 47 caracteres informativos. Se obtuvieron 541 árboles más parsimoniosos de 113 pasos; en el árbol de consenso estricto (fig. 4) *Gymnopilus* resultó monofilético, pero sin apoyo estadístico, con *G. picreus* como la especie basal. En el grupo interno sólo se obtuvieron 3 clados resueltos: *spectabilis-imperialis* con 92% de "bootstrap" (*G. imperialis*, *G. junonius*, *G. pampaeanus*, *G. cf. rugulosus*, *G. spectabilis*), *nevadensis-penetrans* con menos de 50% de "bootstrap" (*G. nevadensis* Guzm.-Dáv. & Guzmán, *G. penetrans*, *G. sapineus*, los dos últimos formando un clado con 99% de "bootstrap"), y *underwoodii-validipes* con 76% de "bootstrap" (*G. cf. flavidellus* Murrill *G. underwoodii*, *G. validipes*). Estos 3 grupos, además de otros dos, fueron obtenidos por Guzmán-Dávalos *et al.* (2003).

Análisis con datos morfológicos y moleculares

Los análisis del 11 al 15 se efectuaron con la matriz combinada de datos morfológicos y datos moleculares. Esta matriz contiene 39 taxa y 864 caracteres (64 morfológicos y 800 moleculares); al excluir las regiones ambiguas de los datos moleculares y los caracteres no informativos, se redujeron a 87 (40 morfológicos y 47 moleculares).

Análisis 11: Se usó la matriz combinada de 39 taxa y 87 caracteres informativos. Resultó en 926 árboles más parsimoniosos, de una longitud de 322 pasos (consenso estricto no mostrado), con las dos especies de *Galerina* dentro del grupo interno, formando un clado con *Gymnopilus picreus*, y a su vez dentro de un clado en el que se encuentran *G. cf. flavidellus* y *G. validipes*. Como grupo hermano se presentó el clado de *Pyrrhoglossum pyrrium* y *Dermocybe phoenicea*.

Análisis 12: A partir de los resultados del análisis anterior, se pesaron los caracteres con el método de pesos sucesivos, en 3 iteraciones, que fue cuando el peso de los caracteres y la longitud de los árboles más parsimoniosos ya no variaron. Sólo se obtuvo un árbol más parsimonioso (fig. 5), de una longitud de 50.2047 con pesos y de 322 pasos, dando pesos iguales a todos los caracteres. El árbol está casi completamente resuelto, pero en general tiene una topología similar a la que resultó en el análisis anterior. El clado de *Gymnopilus* tiene un soporte de "bootstrap" de 70%, pero las dos especies de *Galerina* quedan de nuevo dentro. El grupo interno tiene el mismo grupo hermano que se mencionó arriba, formando con éste un clado con apoyo del 98%.

Análisis 13: Los caracteres se pesaron con el Goloboff fit. Se probaron varios valores de la constante de concavidad k ($k = 0, 1, 2, 6, 20, 30, 200, 1000, 10000$). Cuando $k = \infty$, f_1 (función de peso) se acerca a 1, es decir todos los caracteres son pesados igual, independientemente del número de pasos extras (homoplásicos) en el árbol. Cuando $k = 0$, es la forma de pesar más fuerte (Goloboff, 1993; Turner y Zandee, 1995). No hay una forma *a priori* de seleccionar el valor de la constante k : el valor más usado es el de 2, pero se recomienda probar varios valores (Siddall, 2003). Con k igual a 0, 1, 2 y 6 se obtuvieron para cada caso 3 árboles más parsimoniosos de 329 pasos, y el consenso estricto (ver fig. 6, $k = 2$) de ellos es exactamente la misma topología para todos los valores de k mencionados. Cuando se asignaron como valores de k igual a 20, 30, 200 y 1000, para todos los casos se obtuvo un solo árbol más parsimonioso de 322 pasos con la misma topología. Los árboles (no mostrados) están casi resueltos, pero las especies de *Galerina* quedan anidadas dentro del grupo interno, formando un grupo con *Gymnopilus picreus*, que a su vez tiene como grupo hermano el clado formado por *G. cf. flavidellus* y *G. validipes*. Finalmente, con $k = 10.000$ se obtuvieron 906

árboles más parsimoniosos de 322 pasos, con una topología idéntica a la que se obtuvo en el análisis 11, sin pesar los caracteres.

El árbol consenso de la figura 6 ($k = 2$) está casi resuelto, y con excepción de *Gymnopilus picreus* que se anidó con parte de los grupos externos, el resto de las especies del género conforman un grupo monofilético. No obstante el apoyo estadístico y soporte de los clados es bajo. A diferencia de lo que se observó en análisis anteriores, los géneros más cercanos a *Gymnopilus* fueron *Pyrrhoglossum* y *Dermocybe*, que formaron un clado con *G. picreus*, y este grupo a su vez un clado con el resto de las especies de *Gymnopilus* (índice de decaimiento = 2). Las especies de *Galerina*, que en forma constante se habían presentado como más relacionadas con *Gymnopilus* (al menos *Ga. clavata*), quedaron ahora basales al grupo antes mencionado. Sin embargo, en los árboles con k igual a 20, 30, 200 y 1000, el comportamiento fue semejante a los análisis anteriores, con las especies de *Galerina* dentro del clado de *Gymnopilus*, y relacionadas con *G. picreus*. Es importante resaltar que los cinco clados obtenidos e indicados en la figura 6, son los mismos que encontraron Guzmán-Dávalos *et al.* (2003) sólo con datos moleculares. Los clados, sus valores de “bootstrap” cuando son mayores del 50% y sus índices de decaimiento (ID), son los siguientes:

Aeruginosus – luteofolius, sin apoyo estadístico, ID = 0, contiene a *G. aeruginosus* (los cuatro especímenes estudiados, que probablemente se traten de al menos dos especies distintas), *G. hispidellus*, *G. luteofolius*, *G. cf. punctifolius* (Peck) Singer, *G. suberis* (Maire) Singer y *G. subpurpuratus*. En Guzmán-Dávalos *et al.* (2003), en este grupo además se encontraban otras tres especies, que en la figura 6 se indican con una flecha, las cuales son: *G. hispidus* (que aquí está dentro de otro grupo, ver abajo), *G. cf. palmicola* y *G. peliolepis* (Speg.) Singer; las dos últimas ahora relacionadas con el clado underwoodii – validipes.

Underwoodii – validipes, con un soporte estadístico de 53%, ID = 0, incluye a *G. underwoodii*, *G. cf. flavidellus* y *G. validipes*, las dos últimas formando un clado con 55% de “bootstrap” y un ID = 3.

Lepidotus – subearlei, con un valor menor al 50% de “bootstrap”, ID = 0, agrupa a *G. cerasinus* Peck, *G. dilepis*, *G. fulvosquamulosus*, *G. hispidus*, *G. lepidotus*, *G. medius*, *G. subearlei* y *G. cf. subearlei*. *Gymnopilus dilepis* y *G. lepidotus* forman un clado con 61% de “bootstrap” y un ID = 1. Guzmán-Dávalos *et al.* (2003) observaron que *G. fulvosquamulosus*, está sobre una rama larga; su posición es incierta, ya que varió de acuerdo con el análisis realizado, mostrando diferentes afinidades. Aquí forma un clado con un ID = 1 con *G. medius*. *Gymnopilus hispidus*, en violeta en la fig. 6, según Guzmán-Dávalos *et al.* (2003) pertenece al primer clado aeruginosus – luteofolius.

Spectabilis – imperialis, 85% de “bootstrap”, ID = 3, contiene a *G. imperialis*, *G. junonius*, *G. pampeanus*, *G. cf. rugulosus* y *G. spectabilis*. El clado que incluye a todas, excepto *G. imperialis*, tiene un “bootstrap” de 94% y un ID = 5. El complejo de *Gymnopilus spectabilis*, que incluye además a *G. junonius* y *G. pampeanus*, tiene un valor de “bootstrap” de 97% y un ID = 5. Basal al clado spectabilis – imperialis se encuentra *G. robustus*, una especie con basidioma grande y robusto, al igual que las otras especies del clado.

Nevadensis – penetrans, 64% de “bootstrap” y con ID = 2, con *G. penetrans* y *G. sapineus* con un 98% de “bootstrap” y un ID = 4, y basal a ellos *G. nevadensis*.

Análisis 14: En éste y el siguiente se exploró la eliminación de caracteres homoplásicos, en particular del carácter 39 (pleurocistidios). La matriz incluyó 39 taxa y 86 caracteres informativos.

resultando en 71 árboles más parsimoniosos de 312 pasos. En el árbol consenso (no mostrado) el grupo interno anidó a las dos especies de *Galerina*.

Análisis 15: Además de la eliminación del carácter especificado en el análisis anterior, se aplicaron pesos sucesivos a los caracteres, con el RE. El árbol consenso estricto (no mostrado) de los 3 árboles más parsimoniosos tiene una longitud de 312 pasos, está casi resuelto y es casi idéntico al mostrado en la figura 5 que se obtuvo considerando a todos los caracteres.

DISCUSIÓN

Los datos morfológicos que se usaron como caracteres en este trabajo no fueron informativos para establecer si el género *Gymnopilus* era monofilético o no, ni tampoco para dilucidar las relaciones entre las especies. Los resultados obtenidos a partir de los análisis con la matriz combinada con datos morfológicos y moleculares (secuencia de ITS), muestran que *Gymnopilus*, con excepción de *G. picreus*, es monofilético. En general los datos no fueron informativos en cuanto a la ubicación de *G. picreus* en el género. Estas mismas conclusiones obtuvieron Guzmán-Dávalos *et al.* (2003), sólo con datos moleculares. Con datos morfológicos exclusivamente, varios grupos externos quedaron anidados en *Gymnopilus*. Rees *et al.* (2002) con datos moleculares encontraron un clado monofilético para *Gymnopilus*, pero que además anidó a *Pyrrhoglossum pyrrium* [*Gymnopilus pyrrium* (Berk. & M. A. Curtis) B. J. Rees] y a *Galerina eucalyptorum* (Cleland) Singer (*Gymnopilus anomalus* B. J. Rees), por lo que estas dos especies fueron transferidas a *Gymnopilus*. En las topologías presentadas por Rees *et al.* (2002), *Gymnopilus picreus*, junto con *G. austropicreus* B. J. Rees, una especie australiana, muy semejante a *G. picreus*, forman un clado basal al resto de las especies de *Gymnopilus*.

Como se mencionó en la introducción, el único análisis cladístico con datos morfológicos que se ha realizado en el género fue el de Høiland (1990). Este análisis fue además uno de los primeros en *Agaricales*, por lo que todavía presenta tendencias evolucionistas, al asumir transformaciones de los caracteres y por lo tanto establecer los estados ancestrales *a priori*, creando un razonamiento circular (Kitching *et al.*, 1998). Sin embargo, Høiland (1990) tuvo buena intuición al establecer a *G. picreus* como especie basal (o grupo externo) del género.

En la figura 7 se observa que las sinapomorfias homoplásicas (tanto por paralelismos como reversiones) que definen el clado *Gymnopilus* son: pleurocistidios gimnopiloides (40, 1), caulocistidios (49, 1) y pigmento incrustado en las hifas de la *pileipellis* (60, 1), así como cinco sinapomorfias homoplásicas moleculares. Los números indicados en paréntesis corresponden al número del carácter y al estado de carácter.

A diferencia de lo señalado por Kühner (1980, 1984), los resultados aquí encontrados indicaron que *Gymnopilus* no está relacionado con *Strophariaceae*, y es más cercano a *Cortinariaceae*, como lo hizo ver Singer (1986). Esto muestra que la similitud observada en la ornamentación de las esporas es una homología real y que la presencia de pigmento amarillo (estirilpironas) es un carácter que ha evolucionado varias veces en grupos no relacionados. No obstante, en vista de los bajos valores de soporte que presentan algunos de los clados de esta hipótesis, es necesario realizar más estudios para establecer con claridad las relaciones dentro *Cortinariaceae*. *Galerina* es un género polifilético (Moncalvo *et al.*, 2002), con algunas de sus especies muy afines a *Gymnopilus* y quizá pertenecientes a este último (Rees *et al.*, 2002). Otro

género de *Cortinariaceae* muy relacionado con *Gymnopilus* y con ubicación todavía incierta es *Pyrhoglossum*.

El tipo de subhimenio es un carácter que anteriormente no había sido considerado dentro de la taxonomía tradicional del género. Sin embargo, fue interesante encontrar una variación discreta, la cual fue informativa a nivel del clado "nevadensis-penetrans", a pesar de que resultó un carácter muy homoplásico (fig. 7), con 17 pasos en el árbol (de un mínimo de 3 y máximo de 22, $ci = 0.176$). Es necesario seguirlo evaluando en futuros estudios para dilucidar la relación entre los diferentes tipos de subhimenio encontrados.

La clasificación tradicional del género, en dos grupos (*Annulati*, *Gymnopilus*, ya sea como secciones o subgéneros) con base en la presencia de un anillo membranoso o de un velo aracnoide (Romagnesi, 1942; Hesler, 1969; Singer, 1986), no fue apoyada por los análisis cladísticos realizados. Las especies pertenecientes a estos dos grupos quedaron dispersas en las topologías obtenidas. Tampoco la clasificación del subgénero *Gymnopilus* en las tres secciones (*Microspori*, *Gymnopilus*, *Macrospori*) de acuerdo con el tamaño de las esporas (Hesler, 1969; Guzmán-Dávalos, 1995), fue sostenida por nuestros resultados. Ni las características del velo parcial, ni el tamaño de las esporas pudieron ser codificados y usados en la matriz (ver comentarios en resultados, carácter 17 y en caracteres excluidos 9 y 11); a pesar de ello, los resultados nos indican que ambos caracteres no son sinapomorfias, al menos en estos dos niveles de la clasificación.

A partir de los resultados obtenidos en este trabajo proponemos la siguiente hipótesis de clasificación infragenérica parcial:

Sección *Purpureolepis* nom. provis.

Sección *Imperialis* nom. provis.

Sección *Sapinei* (Fr.) Singer, Lilloa 22: 561, 1951.

La clasificación que se propone es parcial debido a que es probable que algunas especies australianas [e.g. *G. allantopus* (Berk.) Pegler, *G. crociophyllus* (Cooke & Masee) Pegler, *G. eucalyptorum*, *G. patriae* B. J. Rees, *G. tyallus* Grgur.] y algunas especies europeas (e.g. *G. decipiens*, *G. odini*, *G. turficola*) se adscriban a otras secciones, de acuerdo con las filogenias obtenidas con datos moleculares por Moser *et al.* (2001) y Rees *et al.* (2002). Por otro lado, queda por definir la posición de *G. picreus*, así como la de *G. liquiritiae* (Pers.) P. Karst. (ver bajo sección *Sapinei*).

Por el hábitat muy particular [*G. decipiens* y *G. odini* son terrícolas en lugares quemados (Bon y Roux, 2002) y *G. turficola* se desarrolla sobre turba (Moser *et al.*, 2001)], se podría sospechar que estas especies pudieran ser ubicadas en otro género. Moser *et al.* (2001) encontraron dentro de *Gymnopilus* un clado con 100% de "bootstrap" que incluyó a estas especies (*G. decipiens*, *G. odini* y *G. turficola*), así como un material determinado como *G. penetrans* (GenBank AF325663). Llama la atención la presencia de *G. penetrans* dentro de este clado, ya que esta especie tiene un hábitat lignícola, típico de la mayoría de las especies del género. La secuencia de este material (AF325663) fue incluida en análisis preliminares del trabajo de Guzmán-Dávalos *et al.* (2003), encontrando que la secuencia era muy diferente al resto de las secuencias de especímenes de *G. penetrans* que se usaron en ese estudio (AY28099, AY281000, AY281001, AY281002) y quedaba en otro clado, por lo que se decidió eliminar esa secuencia. Estas observaciones nos muestran que el clado encontrado por Moser *et al.* (2001) pertenece a *Gymnopilus* y es diferente al resto encontrado aquí, con especies con un hábitat muy particular, por lo que se sugiere que corresponde a una sección diferente.

Sección *Purpureolepis* nom. provis.

Especie tipo: *Gymnopilus luteofolius* (Peck) Singer
Píleo con pequeñas escamas rojizas o púrpuras.

En esta sección incluimos al clado "aeruginosus-luteofolius" y al clado "lepidotus-subearlei" (fig. 6). Ambos clados no presentan apoyo en los resultados obtenidos aquí con caracteres morfológicos y moleculares; sin embargo, mostraron un valor alto de "bootstrap" (82% y 89%, respectivamente) en Guzmán-Dávalos *et al.* (2003) con datos moleculares. Las sinapomorfias que definen el clado son: escamas en el píleo presentes (3, 1), color de las escamas púrpura (10, 1), pleurocistidios ausentes (39, 0) (con reversiones en algunas especies) y trama del píleo entrelazada presente (57, 1) (número del carácter, estado de carácter). En la figura 6 estos dos clados anidados al clado "underwoodii-validipes", formando los tres un clado sin apoyo de "bootstrap" y con un índice de decaimiento igual a cero. La decisión de no incluir "underwoodii-validipes" dentro de la sección *Purpureolepis* fue tomada con base en los resultados de Guzmán-Dávalos *et al.* (2003), en donde este clado es basal al resto de las especies, y no relacionado con los otros dos clados; además, desde el punto de vista morfológico, las especies agrupadas en él (*G. cf. flavidellus*, *G. underwoodii*, *G. validipes*) no están relacionadas con el resto, ya que no presentan basidiomas con escamas o éstas no son púrpuras o rojizas. Otras especies con escamas púrpuras sobre el píleo, y que pueden estar dentro de esta sección de acuerdo con los análisis morfológicos previos (ver figs. 1 y 2), son *G. abramsii*, *G. palmicola*, *G. rufosquamulosus* Hesler y *G. terricola* K. A. Thomas, Guzm.-Dáv. & P. Manim.

Sección *Imperialis* nom. provis.

Especie tipo: *Gymnopilus imperialis* (Speg.) Singer
Basidioma robusto, basidiosporas 8 – 10 µm de largo, con papila apical.

Esta sección abarca el clado "spectabilis-imperialis" con un "bootstrap" de 85% y un índice de decaimiento de 3 (fig. 6), y con un "bootstrap" de 100% según Guzmán-Dávalos *et al.* (2003). Además incluye a *Gymnopilus armillatus*, especie muy relacionada con *G. spectabilis* (Guzmán-Dávalos, 2003), a *G. rugulosus* y probablemente a *G. robustus* (ver figs. 1-3). La sinapomorfia del clado, incluyendo *G. robustus*, es el ápice de las esporas con papila (31, 1) (carácter, estado de carácter); para el clado "spectabilis-imperialis" sólo hay sinapomorfias moleculares (fig. 7). Es interesante observar que en los árboles que resultaron exclusivamente a partir de los datos morfológicos (figs. 1-3) se presentaron uno o dos clados que agrupaban a las especies en cuestión. En la figura 1 hay un clado formado por *G. armillatus*, *G. junonius*, *G. pampeanus*, *G. spectabilis* y *G. cf. rugulosus* [con una sinapomorfia homoplásica, el ápice con papila (31, 1)] y otro clado con *G. imperialis*, *G. robustus* y *G. rugulosus* [sinapomorfias homoplásicas, el píleo velutino (4, 1) y el ápice con papila (31, 1)]. En la figura 2 se observan los mismos dos clados, con la diferencia de que *G. cf. rugulosus* está ahora en el segundo clado indicado arriba, como grupo hermano [sinapomorfia homoplásica, el ápice con papila (31, 1)]. El otro clado de este grupo de la figura 2 tiene como sinapomorfias el color café de las escamas (10, 1), el ápice con papila (31, 1) y la placa presente (33, 1). En la figura 3 el único clado dentro del grupo interno es el formado por *G. junonius*, *G. pampeanus* y *G. spectabilis*, con un "bootstrap" de 66% y con las sinapomorfias píleo escamoso presente (3, 1), pleurocistidios ausentes (39, 0) y pigmento incrustado en hifas del *píleo* ausente (60, 0). Todas las especies de la sección *Imperialis* se caracterizan por un basidioma robusto y grande, con las basidiosporas también grandes, iguales o mayores de 8 µm de longitud, con una papila apical. *Gymnopilus robustus* es morfológicamente muy afín (figs. 1-3); sin embargo, los resultados con datos moleculares exclusivamente, indican una relación con la sección *Sapinei*

(Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003, fig. 1), o no relacionada con ningún clado y basal a todos, excepto con "spectabilis-imperialis" (Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003, fig. 2).

Sección *Sapinei* (Fr.) Singer, Lilloa 22: 561, 1951.

Especie tipo: *Gymnopilus sapineus* (Fr.) Maire

La sección *Sapinei* es sinónima del subgénero *Gymnopilus* según Hesler (1969). Aquí se considera en un sentido más restringido, incluyendo el clado "nevadensis-penetrans", con la sinapomorfia subhimenio ramoso-inflado presente (54, 1) (carácter, estado de carácter). La especie tipo del género y del subgénero *Gymnopilus* es *G. liquiritiae* (Pers.) P. Karst. Esta especie no fue incluida en nuestro trabajo, por lo que no podemos ubicar su posición. Una especie muy relacionada a *G. liquiritiae* es *G. picreus*, que fue una de las tres especies que consideró Karsten (1879) cuando describió el género. Hoiland (1990) designó a *G. picreus* como lectotipo del género, designación no aceptada por Rees *et al.* (1999), ni por Bon y Roux (2002). La posición de esta especie es incierta de acuerdo con nuestros resultados, ya que queda basal al clado de *Gymnopilus* (Guzmán-Dávalos *et al.*, 2003) o fuera de él y más relacionada con otros géneros de *Cortinariaceae* (fig. 6, de este trabajo).

LITERATURA CITADA

- Bandala, V. M., L. Montoya, G. Guzmán & E. Horak, 1996. Four new species of *Phaeocollybia*. Mycol. Res. 100: 239-243.
- Baker, R. H., G. S. Wilkinson & R. DeSalle, 2001. Phylogenetic utility of different types of molecular data used to infer evolutionary relationships among stalk-eyed flies (Diopsidae). Syst. Biol. 50: 87-105.
- Bas, C., 1969. Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*. Persoonia 5: 285-579.
- Bon, M. & P. Roux, 2002. Le genre *Gymnopilus* P. Karst. en Europe. Fungi Non Delineati 17. Edizioni Candusso, Alassio.
- Brasier, C. M., 1997. Fungal species in practice: identifying units in fungi. In: Claridge, M. F., H. A. Dawah & M. R. Wilson (eds.). Species. The units of biodiversity. Chapman & Hall, Londres.
- Bremer, K., 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. Evolution 42: 795-803.
- Bremer, K., 1994. Branch support and tree stability. Cladistics 10: 295-304.
- Cléménçon, C., 1997. Anatomie der Hymenomyceten. Flück-Wirth, Teufen.
- Dangy-Caye, M.-P. & N. Arpin, 1974. Présence de styryl-6-pyrones, notamment de bis-noryangonine et d'hispidine, chez *Gymnopilus penetrans* (Fr. ex Fr.) Murr. Trav. Mycol. dédiés à R. Kühner, Bull. Soc. Linnéenne de Lyon 1974: 109-118.
- De Luna, E., 1995. The circumscription and phylogenetic relationships of the Hedwigiaceae (Musci). Syst. Bot. 20: 347-373.
- De Luna, E. & B. D. Mishler, 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. Bol. Soc. Bot. México 59: 131-146.
- De Luna, E., W. R. Buck, H. Akiyama, T. Arikawa, H. Tsubota, D. González, A. E. Newton & A. J. Shaw, 2000. Ordinal phylogeny within the hypnobryalean pleurocarpous mosses inferred from cladistic analyses of three chloroplast DNA sequence data sets: *trnL-F*, *rps4*, and *rbcL*. The Bryologist 103: 242-256.

- de Pinna, M. C. C., 1991. Concepts and tests of homology on the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Engström, K., S. Brishammar, C. Svensson, M. Bengtsson & R. Andersson, 1993. Anthraquinones from some *Drechslera* species and *Bipolaris sorokiniana*. *Mycol. Res.* 97: 381-384.
- Farris, J. S., 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Syst. Zool.* 18: 374-385.
- Farris, J. S., 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Font Quer, P., 1982. *Diccionario de botánica*. Labor, Barcelona.
- Gartz, J., 1984. Occurrence of psilocybin, psilocin and baecocystin in *Gymnopilus purpuratus*. *Persoonia* 14: 19-22.
- Gill, M. & W. Steglich, 1987. Pigments of fungi (Macromycetes). *Progress in the Chemistry of Organic Natural Products* 51. Springer-Verlag, Nueva York.
- Goloboff, P. A., 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Guzmán, G., 1983. The genus *Psilocybe*. *Beih. Nova Hedwigia* 74, Cramer, Vaduz.
- Guzmán-Dávalos, L., 1994. New species of *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) from Mexico. *Mycotaxon* 50: 333-348.
- Guzmán-Dávalos, L., 1995. Further investigations on *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae). A new section and a new species from Mexico. *Mycotaxon* 54: 117-124.
- Guzmán-Dávalos, L., 2003. Type studies of *Gymnopilus* (Agaricales) I. *Mycotaxon*: en prensa.
- Guzmán-Dávalos, L. & G. Guzmán, 1988. Primer registro de *Ripartitella brasiliensis* (Fungi, Agaricales) en México. *Acta Bot. Mex.* 4: 9-13.
- Guzmán-Dávalos, L. & G. Guzmán, 1995. Toward a monograph of the genus *Gymnopilus* (Cortinariaceae) in Mexico. *Doc. Mycol.* 25(98-100): 197-212.
- Guzmán-Dávalos, L. & C. Ovrebø, 2001. Some species of *Gymnopilus* from Costa Rica and Panama. *Mycologia* 93: 398-404.
- Guzmán-Dávalos, L., G. M. Mueller, J. Cifuentes, A. N. Miller & A. Santerre, 2003. Traditional infrageneric classification of *Gymnopilus* is not supported by ribosomal DNA sequence data. *Mycologia* 95(6): en prensa.
- Harmaja, H., 1974. Observations on the presence of a cyanophilic perispore in the spores of the Pezizales. *Karstenia* 14: 123-125.
- Hatfield, G. M. & L. R. Brady, 1968. Isolation of bis-noryangonin from *Gymnopilus decurrens*. *Lloydia* 31: 225-228.
- Hatfield, G. M. & L. R. Brady, 1969. Occurrence of bis-noryangonin in *Gymnopilus spectabilis*. *J. Pharm. Sci.* 58: 1298.
- Hatfield, G. M. & L. R. Brady, 1971. Occurrence of bis-noryangonin and hispidin in *Gymnopilus* species. *Lloydia* 34: 260-263.
- Hawksworth, D. L., P. M. Kirk, B. C. Sutton & D. N. Pegler, 1995. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*. CAB International, Wallingford. 8^a ed.
- Hesler, L. R., 1969. North American species of *Gymnopilus*. *Mycological Memoirs* 3. Hafner, Nueva York.
- Hesler, L. R. & A. H. Smith, 1979. North American species of *Lactarius*. Univ. Mich. Press, Ann Arbor.
- Høiland, K., 1983. *Cortinarius* subgenus *Dermocybe*. *Opera Bot.* 71: 1-113.
- Høiland, K., 1990. The genus *Gymnopilus* in Norway. *Mycotaxon* 39: 257-279.
- Høiland, K. & A. Holst-Jensen, 2000. *Cortinarius* phylogeny and possible taxonomic implications of ITS rDNA sequences. *Mycologia* 92: 694-710.
- Holec, J., 2001a. Remarks to the taxonomy of *Gymnopilus josserandii* based on records from the Bohemian Forest (Czech Republic). *Czech Mycol.* 53: 133-139 + 1 lám.

- Holec, J., 2001b. The genus *Pholiota* in central and western Europe. *Libri Botanici*, vol. 20. IHW, Verlag.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Barnett, 1990. *Index Herbariorum*. Part I. The herbaria of the world. New York Botanical Garden, Nueva York. 8^a ed.
- Horak, E., 1989. New and additional data concerning *Pyrrhoglossum* and eccentric or laterally stipitate taxa of *Gymnopilus* (Agaricales). *Opera Bot.* 100: 115-129.
- Huelsենbeck, J. P., 1991. Tree-length distribution skewness: an indicator of phylogenetic information. *Syst. Zool.* 40: 257-270.
- Huelsենbeck, J. P., J. J. Bull & C. W. Cunningham, 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends Ecol. Evol.* 11: 152-158.
- Jin, J., K. W. Hughes & R. H. Petersen, 2001. Phylogenetic relationships of *Panellus* (Agaricales) and related species based on morphology and ribosomal large subunit DNA sequences. *Mycotaxon* 79: 7-21.
- Johannesson, H. & M. P. Martín, 1999. Cladistic analysis of European species of *Rhizopogon* (Basidiomycotina) based on morphological and molecular characters. *Mycotaxon* 71: 267-283.
- Johnson, J., 1999. Phylogenetic relationships within *Lepiota* sensu lato based on morphological and molecular data. *Mycologia* 91: 443-458.
- Karsten, P. A., 1879. Rysssländs, Finlands och Den Skandinaviska Halvföns Hattsvampar. Första Delen: Skiftsvampar. *Bidr. Känn. Finl. Nat. Folk* 32(21): 1-571.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, J. C. David & J. A. Stalpers, 2001. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*. CAB International, Wallingford. 9^a ed.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries & D. M. Williams, 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Oxford Univ. Press, Oxford. 2^a ed.
- Kluge, A. G., 1998. Total evidence or taxonomic congruence: cladistics or consensus classification. *Cladistics* 14: 151-158.
- Kreisel, H. & U. Lindequist, 1988. *Gymnopilus purpuratus*, a psilocybin containing mushroom adventitious in the district Rostock (East Germany). *Z. Mykol.* 54(1): 73-76.
- Kühner, R., 1980. Les hyménomycètes agaricoïdes. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 49 (No. Spec.).
- Kühner, R., 1984. Some mainlines of classification in the gill fungi. *Mycologia* 76: 1059-1074.
- Largent, D. L., 1986. How to identify mushrooms to genus I: Macroscopic features. Mad River Press, Eureka.
- Largent, D. L., D. Johnson & R. Watling, 1977. How to identify mushrooms to genus. III. Microscopic features. Mad River Press, Eureka.
- Miadlikowska, J. & F. Lutzoni, 2000. Phylogenetic revision of the genus *Peltigera* (lichen-forming Ascomycota) based on morphological, chemical, and large subunit nuclear ribosomal DNA data. *Int. J. Plant Sci.* 161: 925-958.
- Moncalvo, J.-M., F. M. Lutzoni, S. A. Rehner, J. Johnson & R. Vilgalys, 2000. Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. *Syst. Biol.* 49: 278-305.
- Moncalvo, J.-M., R. Vilgalys, S. Redhead, J. E. Johnson, T. Y. James, M. C. Aime, V. Hofstetter, S. J. W. Verduin, E. Larsson, T. J. Baroni, R. G. Thorn, S. Jacobsson, H. Cléménçon & O. K. Miller Jr., 2002. One hundred and seventeen clades of euagarics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 23: 357-400.
- Moser, M. M., H. Ladurner, U. Peintner & M. Kirchmair, 2001. *Gymnopilus turficola* (Agaricales), a new species from sub-arctic palsa mires and its phylogenetic relationships based on ITS sequences. *Nord. J. Bot.* 21: 321-327.
- Mueller, G. M., 1992. Systematics of *Laccaria* (Agaricales) in the continental United States and Canada, with discussions of extralimital taxa and descriptions of extant types. *Fieldiana, Botany*, new series 30: 1-158.

- Norvell, L., 1998. Observations on development, morphology and biology in *Phaeocollybia*. Mycol. Res. 102: 615-630.
- Orton, P. D., 1993. *Gymnopilus* Karsten. In: Watling, R. & N. M. Gregory (eds.). Cortinariaceae p.p. British Fungus Flora Agarics and Boleti. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh.
- Patterson, C., 1982. Morphological characters and homology. In: Joysey, K. A. & A. E. Friday (eds.). Problems of phylogenetic reconstruction. Academic Press, Londres.
- Pegler, D. N. & T. W. K. Young, 1971. Basidiospore morphology in the Agaricales. Beih. Nova Hedwigia 35. Kramer, Lehre.
- Pegler, D. N. & T. W. K. Young, 1972. Basidiospore form in the British species of *Inocybe*. Kew Bull. 26: 499-537 + 19 láms.
- Peintner, U., N. L. Bougher, M. A. Castellano, J.-M. Moncalvo, M. M. Moser, J. M. Trappe & R. Vilgalys, 2001. Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (Cortinariaceae). Amer. Journ. Bot. 88: 2168-2179.
- Rees, B. J. & J. L. Ye, 1999. *Pyrrhoglossum* and the small-spored species of *Gymnopilus* (Cortinariaceae) in Eastern Australia. Australian Systematic Botany 12: 255-270.
- Rees, B. J., D. A. Orlovich & P. B. D. Marks, 1999. Treading the fine line between small-statured *Gymnopilus* and excentrically stipitate *Galerina* species in Australia. Mycol. Res. 103: 427-442.
- Rees, B. J., G. C. Zuccarello & D. A. Orlovich, 2002. Relationships between Australian and Northern Hemisphere *Gymnopilus* species II. A preliminary phylogeny of species of *Gymnopilus* and related genera based on internal transcribed spacer (ITS) region of ribosomal DNA. Mycotaxon 84: 93-110.
- Reijnders, A. F. M., 1993. On the origin of specialized trama types in the Agaricales. Mycol. Res. 97: 257-268.
- Repke, D. B., D. T. Leslie & N. G. Kish, 1978. GLC-mass spectral analysis of fungal metabolites. J. Pharm. Sci. 67: 485-487.
- Romagnesi, H. 1942. Quelques points de taxonomie. Bull. Soc. Mycol. France 58: 81-89.
- Sánchez-Macias, E., E. Pérez-Silva & C. Pérez-Amador, 1987. Consideraciones quimiotaaxonómicas para el estudio de algunas especies del género *Dermocybe* (Cortinariaceae) en México. Rev. Mex. Mic. 3: 189-202.
- Siddall, M. E., 2003. <http://research.amnh.org/users/siddall/methods/day5.html>.
- Singer, R., 1949 (1951). The Agaricales (mushrooms) in modern taxonomy. Lilloa 22: 5-832.
- Singer, R., 1986. The Agaricales in modern taxonomy. Koeltz, Koenigstein. 4^o ed.
- Smith, A. H., 1966. The hyphal structure of the basidiocarp. In: Ainsworth, G. C. & A. S. Sussman (eds.). The Fungi. An advanced treatise. Vol. II. Academic Press, Nueva York.
- Smith, A. H. & R. Singer, 1964. A monograph of the genus *Galerina* Earle. Hafner, Nueva York.
- Snell, W. H. & E. A. Dick, 1971. A glossary of Mycology. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Stamets, P., 1996. Psilocybin mushrooms of the world. Ten Speed Press, Berkeley.
- Stenroos, S., T. Ahti & J. Hyvönen, 1997. Phylogenetic analysis of the genera *Cladonia* and *Cladina* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycota). Pl. Syst. Evol. 207: 43-58.
- Swofford, D. L., 2000. PAUP*, phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland.
- Thomas, K. A., U. Peintner, M. M. Moser & P. Manimohan, 2002. *Anamika*, a new mycorrhizal genus of Cortinariaceae from India and its phylogenetic position based on ITS and LSU sequences. Mycol. Res. 106: 245-251.
- Thompson, W. & D. M. Rayner, 1982. Structure and development of mycelial cord systems of *Phanerochaete laevis* in soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 78: 193-200.
- Turner, H. & R. Zandee, 1995. The behaviour of Goloboff's tree fitness measure *F*. Cladistics 11: 57-72.
- Ulloa, M., 1991. Diccionario ilustrado de micología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Ulloa, M. & R. T. Hanlin, 2000. Illustrated dictionary of Mycology. APS Press, St. Paul.
- Vellinga, E. C., 1988. Glossary. In: Bas, C., Th. W. Kuyper, M. E. Noordeloos & E. C. Vellinga (eds.). Flora Agaricina Neerlandica. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Villegas, M., E. De Luna, J. Cifuentes & A. Estrada Torres, 1999. Phylogenetic studies in Gomphaceae sensu lato (Basidiomycetes). Mycotaxon 70: 127-147.

Tabla 1. Ubicación de *Gymnopilus* según varios autores.

Familia	Autores
<i>Cortinariaceae</i> esporas verrugosas y de color café	Singer (1986) Kirk <i>et al.</i> (2001)
<i>Strophariaceae</i> pigmento amarillo (estirilpironas) no micorrízico	Kühner (1980) Hoiland (1990)
<i>Crepidotaceae</i> lignícola, no micorrízico	Bon & Roux (2002)

Tabla 2. Caracteres y estados de carácter usados en el análisis morfológico de *Gymnopilus*. Para mayor información ver el texto.

1. Centro del píleo glabro: 0 = ausente, 1 = presente
2. Centro del píleo fibriloso: 0 = ausente, 1 = presente
3. Centro del píleo escamoso: 0 = ausente, 1 = presente
4. Centro del píleo velutino: 0 = ausente, 1 = presente
5. Centro del píleo escamoso-granuloso: 0 = ausente, 1 = presente
6. Centro del píleo con parches: 0 = ausente, 1 = presente
7. Centro del píleo verrugoso-granuloso: 0 = ausente, 1 = presente
8. Centro del píleo con restos de velo: 0 = ausente, 1 = presente
9. Color de las fibrillas del centro del píleo: 0 = café, 1 = púrpura, 2 = anaranjado
10. Color de las escamas del centro del píleo: 0 = café, 1 = púrpura, 2 = anaranjado
11. Forma de las láminas arqueada: 0 = ausente, 1 = presente
12. Base del estípite: 0 = inserta, 1 = con tomento, 2 = estrigosa
13. Color de la ornamentación de la base: 0 = blanquecina, 1 = amarilla
14. Cordones miceliales: 0 = ausentes, 1 = presentes
15. Pseudorriza: 0 = ausente, 1 = presente
16. Estípite que se mancha maltrato: 0 = ausente, 1 = presente
17. Velo parcial: 0 = ausente, 1 = presente
18. Basidioma que se mancha de verde-azul: 0 = ausente, 1 = presente
19. Píleo cambia a rojo oscuro con KOH: 0 = ausente, 1 = presente
20. Libera pigmento amarillo: 0 = ausente, 1 = presente
21. Esporas con verrugas: 0 = ausentes, 1 = presentes
22. Esporas punteadas: 0 = ausentes, 1 = presentes
23. Esporas lisas: 0 = ausentes, 1 = presentes
24. Esporas equinuladas: 0 = ausentes, 1 = presentes
25. Esporas reticuladas: 0 = ausentes, 1 = presentes
26. Esporas nodulosas: 0 = ausentes, 1 = presentes
27. Poro germinal: 0 = ausente, 1 = presente
28. Ápice de las esporas redondeado: 0 = ausente, 1 = presente
29. Ápice de las esporas agudo: 0 = ausente, 1 = presente
30. Ápice de las esporas truncado: 0 = ausente, 1 = presente
31. Ápice de las esporas con papila: 0 = ausente, 1 = presente
32. Perisporio: 0 = ausente, 1 = presente
33. Placa: 0 = ausente, 1 = presente
34. Color de las esporas: 0 = hialinas, 1 = amarillentas, 2 = café
35. Dextrinoides: 0 = ausentes, 1 = presentes
36. Amiloides: 0 = ausentes, 1 = presentes
37. Metacromáticas: 0 = ausentes, 2 = presentes
38. Cianófilas: 0 = ausentes, 1 = presentes
39. Pleurocistidios: 0 = ausentes, 1 = presentes
40. Pleurocistidios gimnopiloides: 0 = ausentes, 1 = presentes
41. Grosor de la pared de los pleurocistidios: 0 = delgada, 1 = gruesa
42. Pseudocistidios: 0 = ausentes, 1 = presentes
43. Crisocistidios: 0 = ausentes, 1 = presentes
44. Macrocistidios: 0 = ausentes, 1 = presentes
45. Queilocistidios: 0 = ausentes, 1 = presentes
46. Ápice de los queilocistidios capitado: 0 = ausente, 1 = presente
47. Pileocistidios: 0 = ausentes, 1 = presentes
48. Ápice de los pileocistidios subcapitado o capitado: 0 = ausente, 1 = presente

49. Caulocistidios: 0 = ausentes, 1 = presentes
50. Ápice de los caulocistidios subcapitado o capitado: 0 = ausente, 1 = presente
51. Caulocistidios en la parte media del estípite: 0 = ausentes, 1 = presentes
52. Caulocistidios en la base del estípite: 0 = ausentes, 1 = presentes
53. Trama himenófora homómera: 0 = ausente, 1 = presente
54. Subhimenio: 0 = ramoso, 1 = ramoso-inflado, 2 = celular
55. Subhimenio gelatinizado: 0 = ausente, 1 = presente
56. Fibulas en el pileo: 0 = ausentes, 1 = presentes
57. Trama del pileo entrelazada: 0 = ausente, 1 = presente
58. Trama del pileo radial: 0 = ausente, 1 = presente
59. Tipo de *pileipellis*: 0 = cutis, 1 = ixocutis, 2 = epitelio, 3 = tricodermio
60. Pigmento incrustado en hifas de la *pileipellis*: 0 = ausente, 1 = presente
61. Hifas de pared gruesa: 0 = ausentes, 1 = presentes
62. *Subpellis*: 0 = ausente, 1 = presente
63. Pigmento incrustado en hifas del velo: 0 = ausente, 1 = presente
64. Esferocistes en velo: 0 = ausentes, 1 = presentes

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 3. Matriz de datos con caracteres morfológicos para *Gymnophilus* y grupos externos.

	10	20	30	40	50	60
<i>Gymnophilus abramsii</i>	01100000100700110111000000110000210010770001107110010011001007?					
<i>G. aeruginosus</i> Bartelli 200	00100000700100011111000000111000210010770001107111100101000000					
	1					
<i>G. aeruginosus</i> DAOM 137158	00100000710770011111000000100000210011100001107110011011000007?					
<i>G. aeruginosus</i> DAOM 210322	0010000071010001111110000001000002100107700011071100120110000000					
<i>G. aeruginosus</i> SAR 88431	00100000710070011111100000010000021001100000110711001010100007?					
<i>G. aeruginosus</i> Malloch 28	001000007100700111111000000100000210010770001107077100111000010					
<i>G. armillatus</i>	0110000000011001101110000001101012100100000011071100120111000000					
	1					
<i>G. bryophilus</i>	01010000070100001011100000010000021001077100110711110010101007?					
	1					
<i>G. capitatus</i>	001000007001000110111000000110007210011100001107111012010101007?					
<i>G. cerasinus</i>	0100000070070011011100000010000021001077000707110010011001107?					
<i>G. dilepis</i>	001000007101000110101000000100000210010770001007100011010101007?					
	1					
<i>G. cf. flavidellus</i>	010000000701000110111000000100000210011000011111110011101007?					
<i>G. fulvosquamulosus</i>	0010000070010001101110000001110012101107700011071100100111010010					
	1					
<i>G. galerinopsis</i>	0100000007010001701110000001000002100111000011111110010101007?					
<i>G. hemipenetrans</i>	11000000070100011011100000011000021001110000110707712010101007?					
<i>G. hispidellus</i>	00100000710770017011100000010000020000077100100707712011101007?					
<i>G. cf. hispidellus</i>	001000007101000110111000000100000200010771001007077100101010010					
<i>G. hispidus</i>	00100000710110070011100000010000021001077000101007712010101107?					
<i>G. imperialis</i>	000100007700700110111000000110100210011100001107111100171010010					
<i>G. junonius</i>	0110000000001001101110000001101012100107700011071100120101000000					
	1					
<i>G. lepidotus</i>	0010000070010001101010000001000002100107710010071000100101010000					
	1					
<i>G. luteocarneus</i>	100000007701000110101000000110000210011100001107110010010101007?					
<i>G. luteofolius</i>	001000007101000110111000000100000210010770001110110011011000007?					
<i>G. cf. punctifolius</i>	00100000710100011111100000010000021001110000110711100100111010000					
<i>G. medius</i>	001000007101000110111000000111000210010770001107110012011001007?					
	1					
<i>G. nevadensis</i>	010000000701010110111000000110000210011100001107110011010101007?					
<i>G. oregonensis</i>	10000000770100010010100000001000210011100001107111010010101007?					
<i>G. palmicola</i>	00100000000000001101110000001110002100107700011070100120110010010					
	1	1 1				
<i>G. cf. palmicola</i>	0010000071010001101110000001000002100107700011071100120110010010					
<i>G. pampeanus</i>	0110000000010001101110000001100002100007700011071100120101000000					
		1 1	1			
<i>G. cf. peliolepis</i>	001000007101000110111000000100000210010770001107110010011101107?					
<i>G. penetrans</i>	11000000070100011011100000011000021001110000110711001101010000					
	1					
<i>G. picreus</i>	01000000070100010011100000011000021001000000111011111010101007?					
		111	1			
<i>G. robustus</i>	000100007701000010111000000110110210010100001110110010010100100					
			1			

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

G. rufosquamulosus 00100000710100011010100000010000021001077000110707771201100100077
G. rugulosus 0001000077011001101110000001001002700111000011071100100110010010
G. cf. rugulosus 010000007010001101110000001101012100011000011071000170111010010
G. sapineus 0110000000010001101110000001100002100011000011771100110101010077
 1 1
G. sordidostipes 010000007007001101010000001110002100111000011101100170101010077
G. spectabilis 0110000000010001101110000001101012100107700011071100100101000000
G. suberis 0110000000077001101110000001000002100111000011071100100111000077
G. subearlei 00100000700100011011100000011000021001077000100771111201101101010
 1 1 1 1
G. cf. subearlei 00100000700100011011100000011000021001100000100771110100111010000
 1 1 1 1
G. subpurpuratus 0010000071000001111110000001000002100107700011071100100110010010
 11
G. terricola 00100000710100011011100000011000021001077000100771110100101010077
G. tuxtlenensis 10000000770210000000100000011100021001100000100771110120101010077
 1 1 1 1
G. underwoodii 001000007001000011111100000010000021001077000100771000120110011077
G. validipes 0100000070010001101110000000100002100111000011070777100101010000
Gymnopilus sp. 0100000007010001701110000001010002100011000011070777120101011077
Pythoglossum pyrthum 1001000077010000000010000001100002100111000011070000120101000077
 1
Dermocybe phoenicea 0110000011011001101010000001100002100107700010070777100101000077
Cortinarius splendens 0000000107101100110101000000010100210010770000707077710111100177
Cortinarius cf. anserinus 1000000077077001100010000000010100200100770001007077100110100100
Phaeocollybia amygdalospora 10000000770070100000010000000101002100107700010070777100011100177
Phaeocollybia singerii 1000000077007011000010000000101002100007700010070777100001100177
Galerina autumnalis 1000000077010001101010000001100112100111000010070777110110100000
Galerina clavata 100000007700700100101000000110110200010770001107111120001010077
Inocybe calamistrata 00100000700100001100001000010000720007077100100771000100101010077
Inocybe longicystis 0110000000010000100000000101000002000110100010077101120101010077
Hebeloma sp. 10000000770100001000010000001101001000107700010077110012010110077
Pholiota decorata 0110000022010001101100100011100072000710100010077100010111010177
Pholiota limonella 0010000070010001101100100011000072000707701010070777101101110010
Pholiota cf. lubrica 010000007010101101100100011000072000710100010070777101101110100
Pholiota hypholomoides 10000000770100011011001000110000721007710100010077100012111110100
Pholiota lenta 10000000770100011000001000110000721007710000010077110010101100110
Hypholoma myosotis 100000007701010010100010001001007210077010100771100110111100177
Hypholoma subviride 10000000770110011011001000100100721007077010100707771201100000100
Psilocybe alpina 100000007701010110000010001010072100707700010070777120110100100
Psilocybe angustipleurocystidiata 1000000077010000110000100010110072000771000001007077712010100177
Psilocybe cubensis 00000100770100011100001000101100720007710000011070777120110100100
Stropharia coronilla 10000000770101001000001000101100721017077010101000120111010000
Agrocybe semiorbicularis 100000007701000010000010001001007200170770001007711101011200177
Ripartitella brasiliensis 0010000070010100100000010001000000000110000007070777110101000000
 2
Laccaria laccata var. pallidifolia 0110000000010100000000010001000000000007700010070777100110010077
Cystoderma amianthinum 00001000700100000101000100001000070010707700007071000100111200011
Amanita rubescens 100000017701000110000010000100007001070770000707077020010100001
Lactarius indigo 1000000077711000000001000100100000001010770011007710000000011100077
 2
Auricularia polytricha 0001000077770070000001000010000700070770000070777701101300177

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Tabla 4. Índices y valores obtenidos de los análisis realizados con datos morfológicos y moleculares de *Gymnopilus* y grupos externos.

Análisis	UTO's	Caracteres	Caracteres	Caracteres informativos	# árboles	Longitud	IC	IH	IR	RE	g ¹	DD	Figura
1	78	64	0	55	1,902	384	0.315	0.685	0.628	0.208	-0.259	0.560	1
2	78	55	9	55	1,897	374	0.316	0.834	0.630	0.199	-0.250	0.562	-
3	47	48	16	48	2,419	260	0.342	0.796	0.533	0.182	-0.273	0.467	-
4	78	46	9+9	46	107,625	234	0.415	0.778	0.691	0.287	-0.341	0.652	-
5	78	51	9+4	51	33,075	298	0.359	0.809	0.662	0.238	-0.293	0.608	-
6	78	54	9+1	54	426	356	0.320	0.829	0.634	0.203	-0.261	0.569	-
7*	78	55	9	55	53,867	389	0.508	0.572	0.830	0.422	-0.618	0.805	2
8**	78	55	9	55	4,883	409	0.289	0.848	0.579	0.167	-1.175	-	-
9	39	40	24	40	3,290	183	0.437	0.776	0.550	0.241	-0.211	0.467	3
10	39	47	17	47	541	113	0.487	0.513	0.726	0.354	-0.858	0.702	4
11	39	87	809	87	926	322	0.419	0.702	0.576	0.241	-0.558	0.518	-
12*	39	87	809	87	1	322	0.619	0.415	0.797	0.493	-1.484	0.779	5
13**	39	87	809	87	3	329	0.410	0.708	0.560	0.230	-2.194	-	6, 7
14	39	86	809+1	86	71	312	0.423	0.696	0.576	0.244	-0.577	0.522	-
15*	39	86	809+1	86	3	312	0.622	0.410	0.799	0.497	-1.496	0.780	-

UTO = unidad taxonómica operativa, IC = índice de consistencia, IH = índice de homoplasia, IR = índice de retención, RE = índice de consistencia reescalado, g¹ = estadístico g¹, DD = valor de "Data Decisiveness", * con pesos sucesivos, ** con pesos implícitos

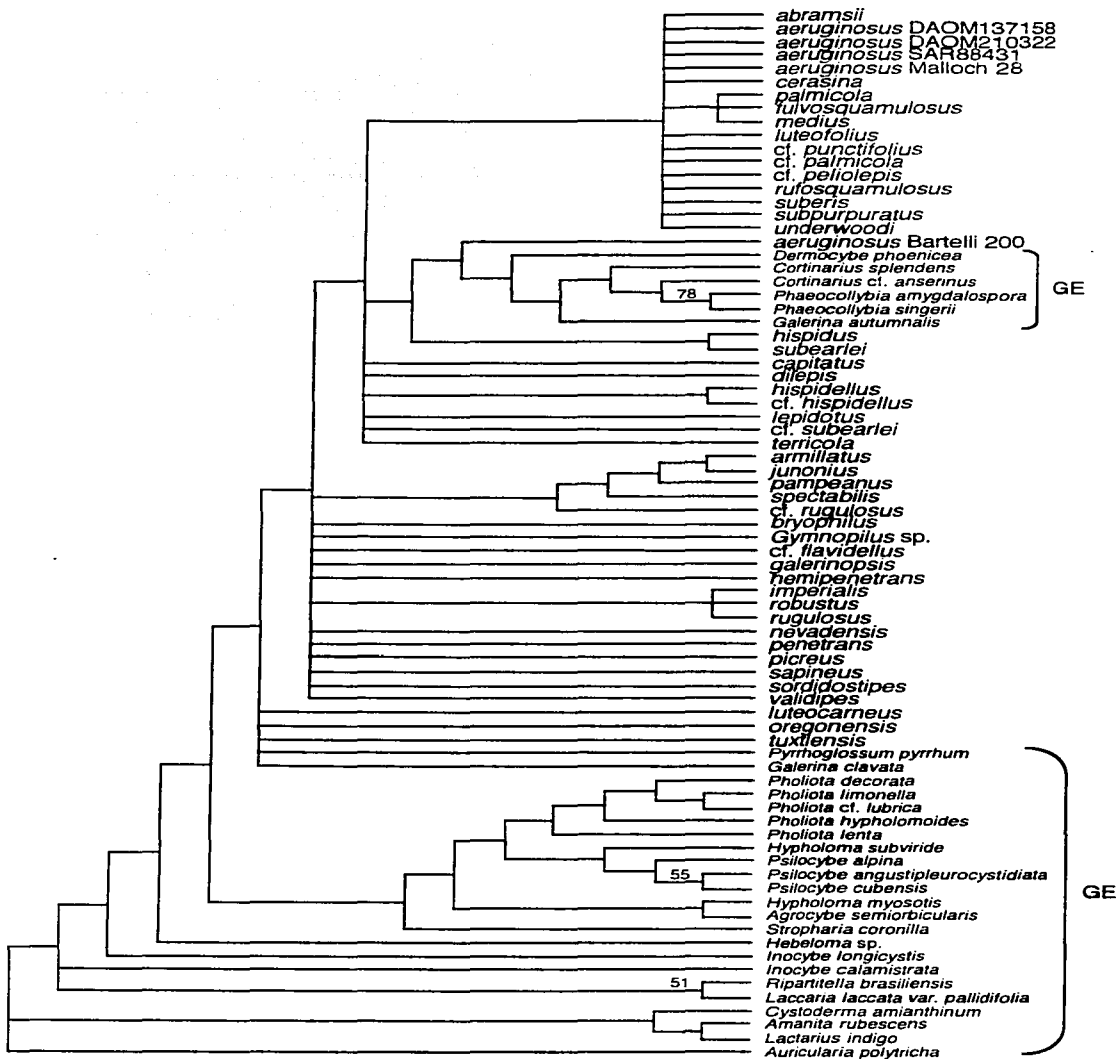


Figura 1. Consenso estricto de los 1,902 árboles más parsimoniosos (384 pasos, IC = 0.315, IR = 0.628, RE = 0.208), encontrados en una búsqueda heurística (análisis 1) con datos morfológicos (64 caracteres, 55 informativos), de 78 taxa de *Gymnopilus* y grupos externos. Los números sobre las ramas indican los valores de bootstrap por arriba del 50%. GE = grupos externos.

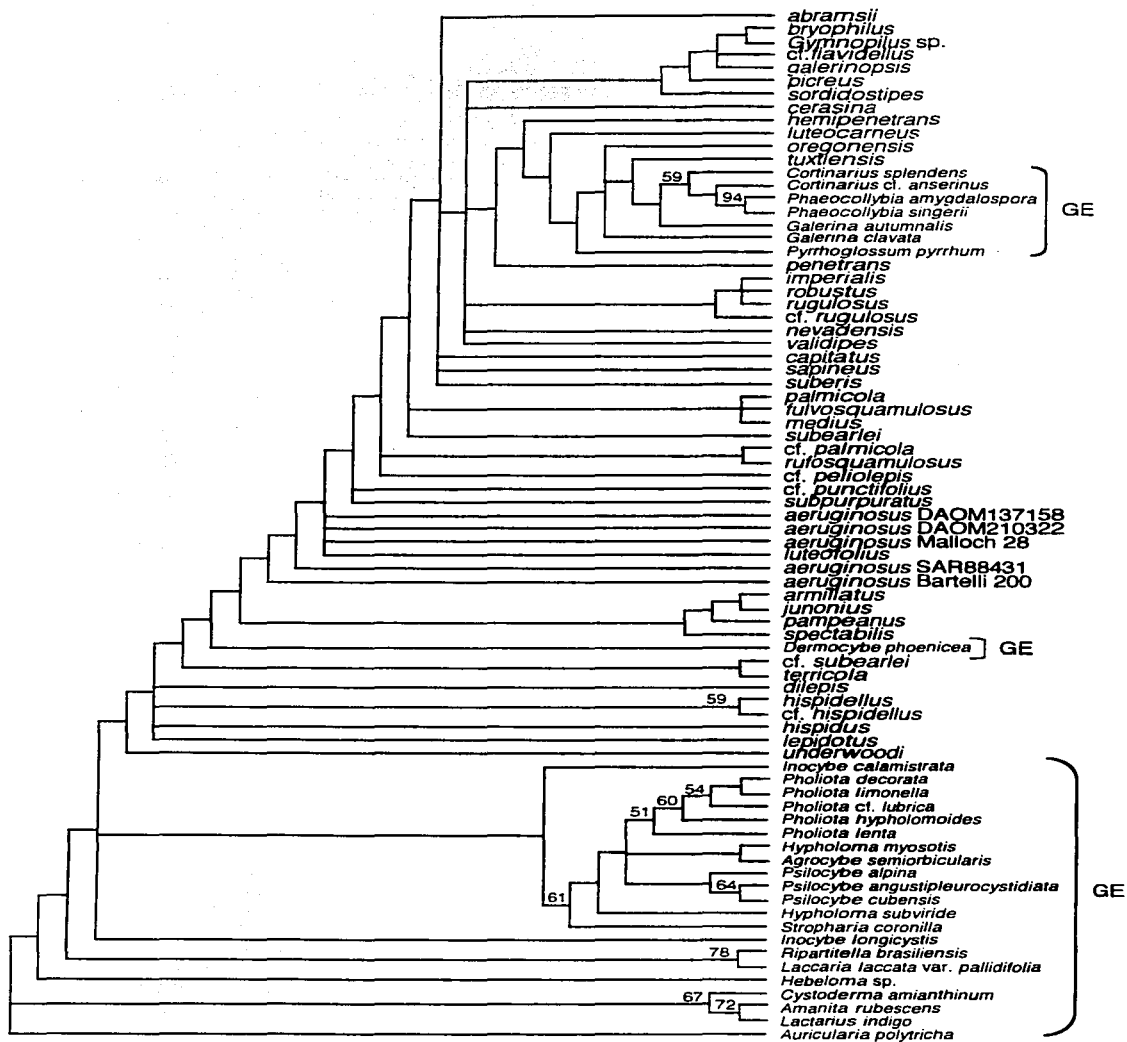


Figura 2. Consenso estricto de los 53,867 árboles más parsimoniosos (389 pasos, IC = 0.508, IR = 0.830, RE = 0.422), encontrados en búsquedas heurísticas (análisis 7) después de 5 iteraciones de pesos sucesivos con el RE, con datos morfológicos (55 caracteres informativos), de 78 taxa de *Gymnophilus* y grupos externos. Los números sobre las ramas indican los valores de bootstrap por arriba del 50%. GE = grupos externos.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

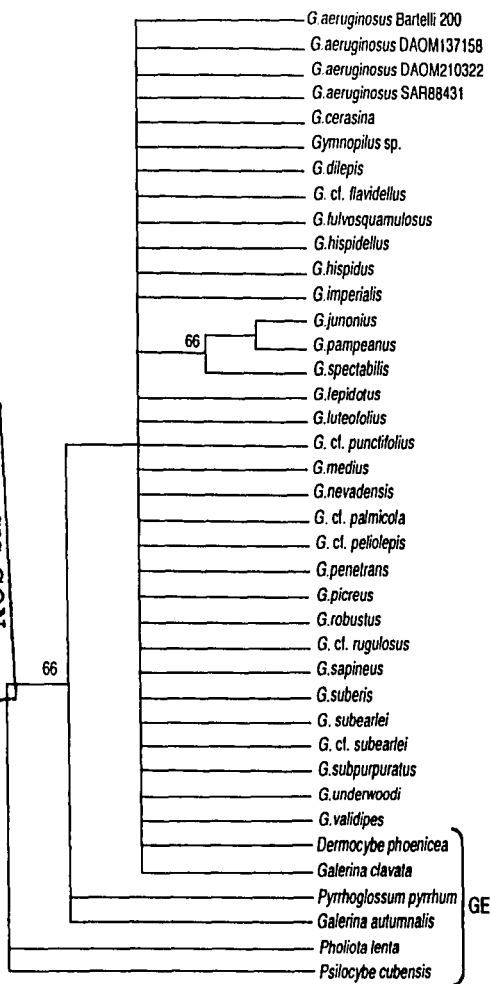


Figura 3. Consenso estricto de los 3,290 árboles más parsimonioso (183 pasos, IC = 0.437, IR = 0.550, RE = 0.241), encontrados en una búsqueda heurística (análisis 9) con datos morfológicos (40 caracteres informativos), de 39 taxa de *Gymnopilus* y grupos externos. Los números sobre las ramas indican los valores de bootstrap por arriba del 50%. GE = grupos externos.

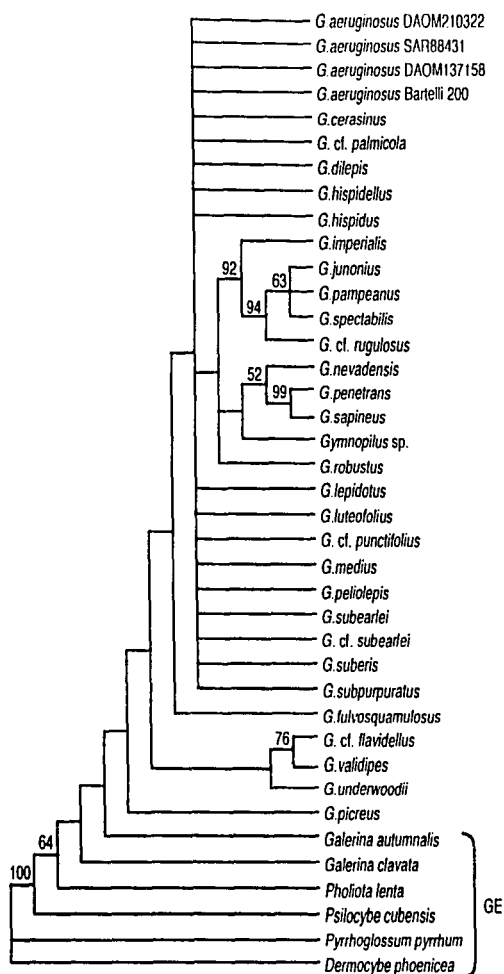


Figura 4. Consenso estricto de los 541 árboles más parsimoniosos (113 pasos, IC = 0.487, IR = 0.726, RE = 0.354), encontrados en búsquedas heurísticas (análisis 10), con datos moleculares (47 caracteres informativos), de 39 taxa de *Gymnopilus* y grupos externos. Los números sobre las ramas indican los valores de bootstrap por arriba del 50%. GE = grupos externos.

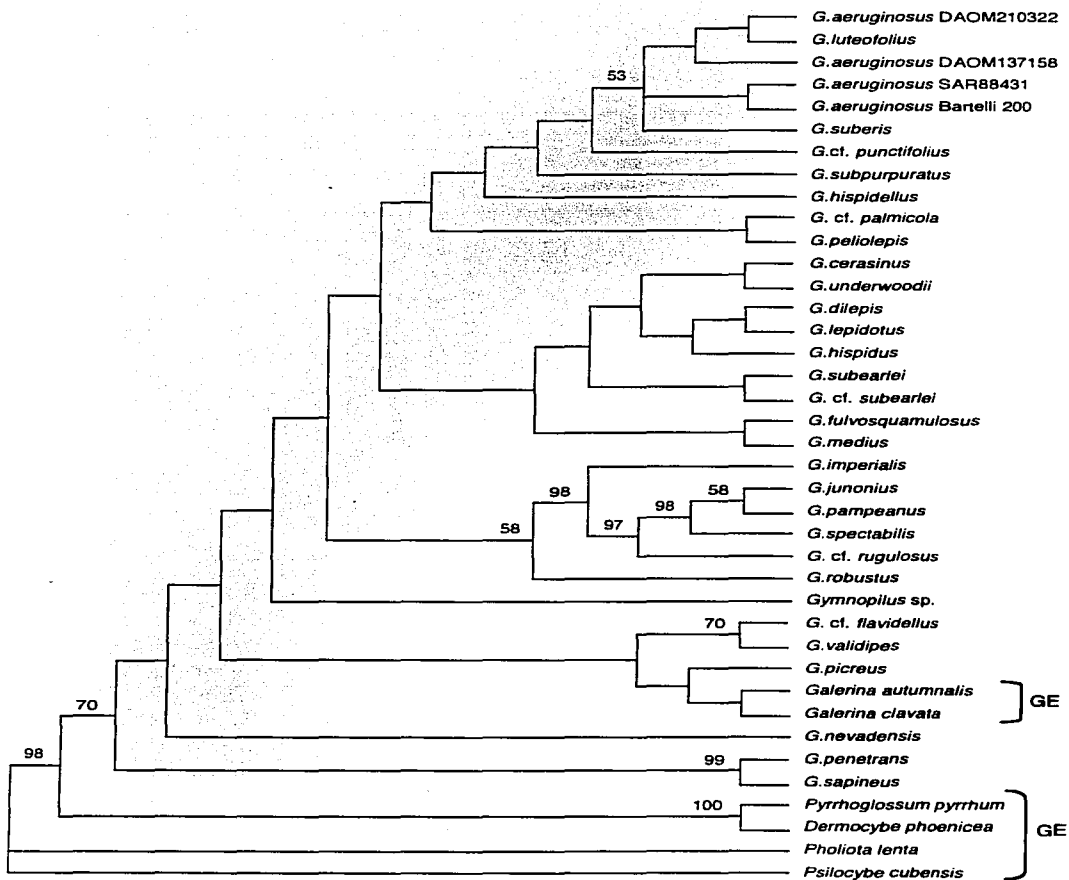


Figura 5. Único árbol más parsimonioso (322 pasos, IC = 0.619, IR = 0.797, RE = 0.493), encontrado en una búsqueda heurística (análisis 12) después de 3 iteraciones de pesos sucesivos con el RE, con datos morfológicos y moleculares (40 + 47 caracteres informativos, respectivamente), de 39 taxa de *Gymnopus* y grupos externos. Los números sobre las ramas indican los valores de bootstrap por arriba del 50%. GE = grupos externos.

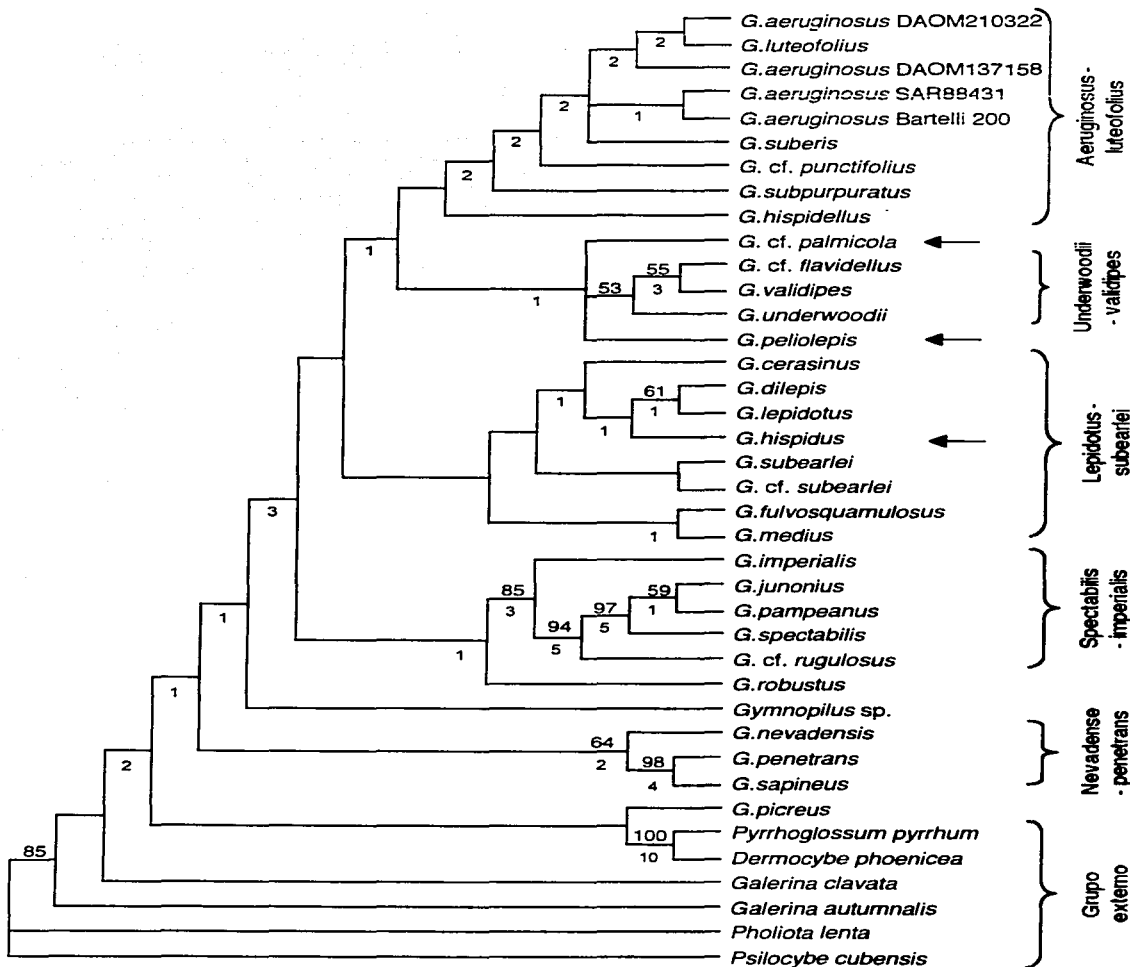
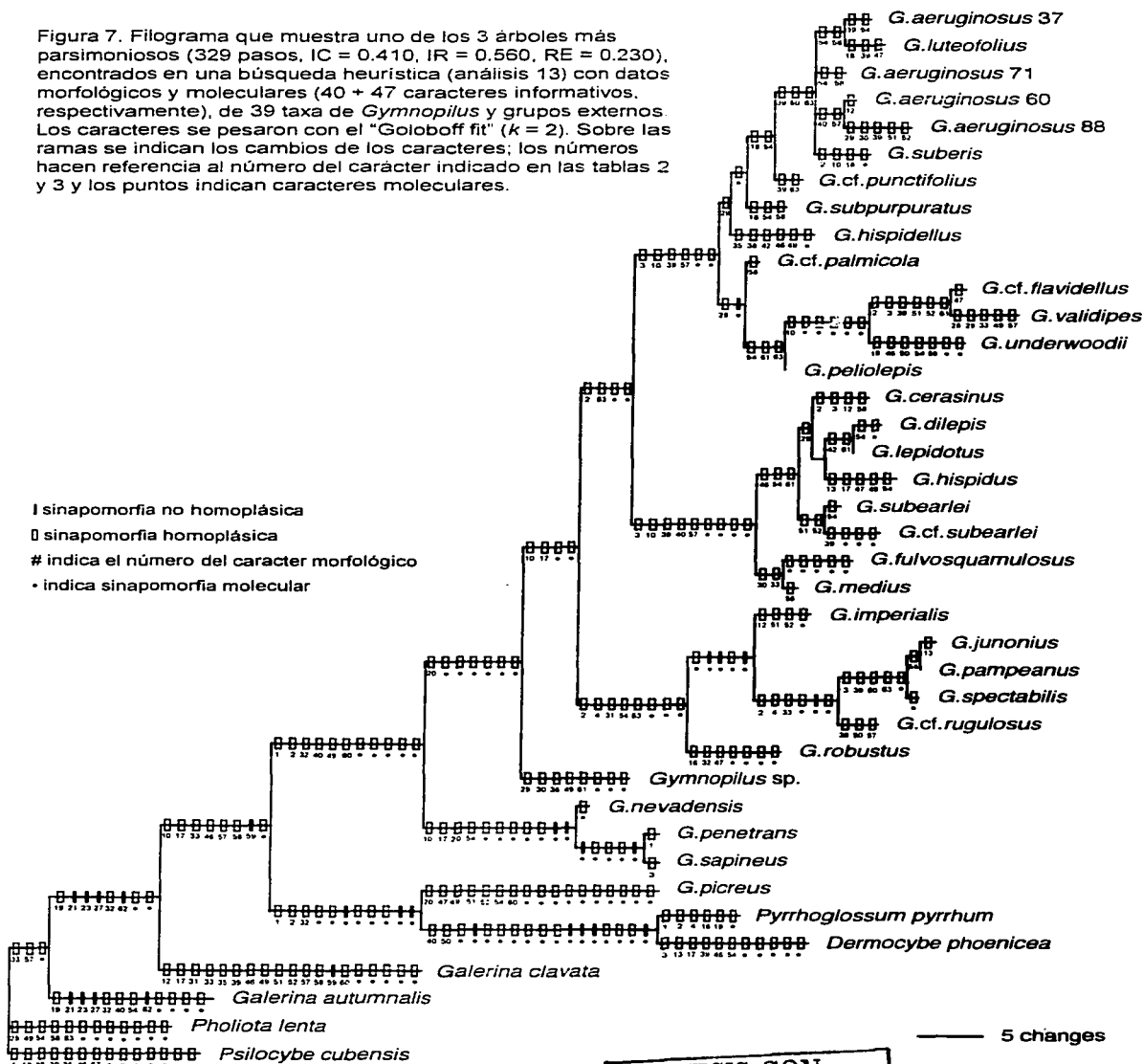


Figura 6. Consenso estricto de los 3 árboles más parsimoniosos (329 pasos IC = 0.410, IR = 0.560, RE = 0.230), encontrados en una búsqueda heurística (análisis 13) con datos morfológicos y moleculares (40 + 47 caracteres informativos, respectivamente), de 39 taxa de *Gymnopus* y grupos externos. Los caracteres se pesaron con el "Goloboff fit" ($k = 2$). Los números sobre las ramas indican los valores de bootstrap por arriba del 50%. Los números por debajo de las ramas son los valores estimados del índice de decaimiento ("branch support index"). Ver texto para explicación de taxa indicados con una flecha. Se indican los principales ciados encontrados.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 7. Filograma que muestra uno de los 3 árboles más parsimoniosos (329 pasos, IC = 0.410, IR = 0.560, RE = 0.230), encontrados en una búsqueda heurística (análisis 13) con datos morfológicos y moleculares (40 + 47 caracteres informativos, respectivamente), de 39 taxa de *Gymnopilus* y grupos externos. Los caracteres se pesaron con el "Goloboff fit" ($k = 2$). Sobre las ramas se indican los cambios de los caracteres; los números hacen referencia al número del carácter indicado en las tablas 2 y 3 y los puntos indican caracteres moleculares.



Capítulo IV
Partes A, B y C

Some species of *Gymnopilus* from Costa Rica and Panama

Laura Guzmán-Dávalos¹

Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara,
Apdo. postal 1-139, Zapopan, Jal., 45110, Mexico

Clark L. Ovrebo

Department of Biology, University of Central
Oklahoma, Edmond, Oklahoma, USA 73034

Abstract: Three species of *Gymnopilus* are recorded for the first time from Central America. *Gymnopilus crassitunicatus*, collected in a *Quercus* forest in Costa Rica, is described as new. It differs from other species of the genus by its strongly verrucose spores with warts embedded in a perisporium, thick-walled pleurocystidia and caulocystidia, and hyphae from hymenophoral trama with pigment-encrusted walls. *Gymnopilus robustus* and *G. rugulosus* were described from Mexico. The former is now reported from Costa Rica and Panama, and the latter from Costa Rica. It is probable that both species are very common in tropical and subtropical Central America.

Key Words: Agaricales, *Annulati*, Central America, Cortinariaceae

The genus *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) has been little studied in Central America (Guzmán-Dávalos 1996). Until now only two species had been recorded: *G. pachycystis* Singer (Singer 1987) and *G. subtropicus* Hesler (Singer and Gómez 1982), both from Costa Rica. In this paper, we report three species for the first time from this region, and describe one as a new species.

Microscopic observations were made in 5% KOH and in Meizer's reagent. Spore measurements include ornamentation, but not hilar appendage. The ratio of length to breadth of the spores (Q) is included. 20 spores were measured for each specimen. Line drawings were made with the aid of a drawing tube. The color notations indicated in some descriptions are from Kornerup and Wanscher (1978) and Anonymous (1992). Herbarium acronyms are cited as from Holmgren et al (1990).

Accepted for publication September 7, 2000.

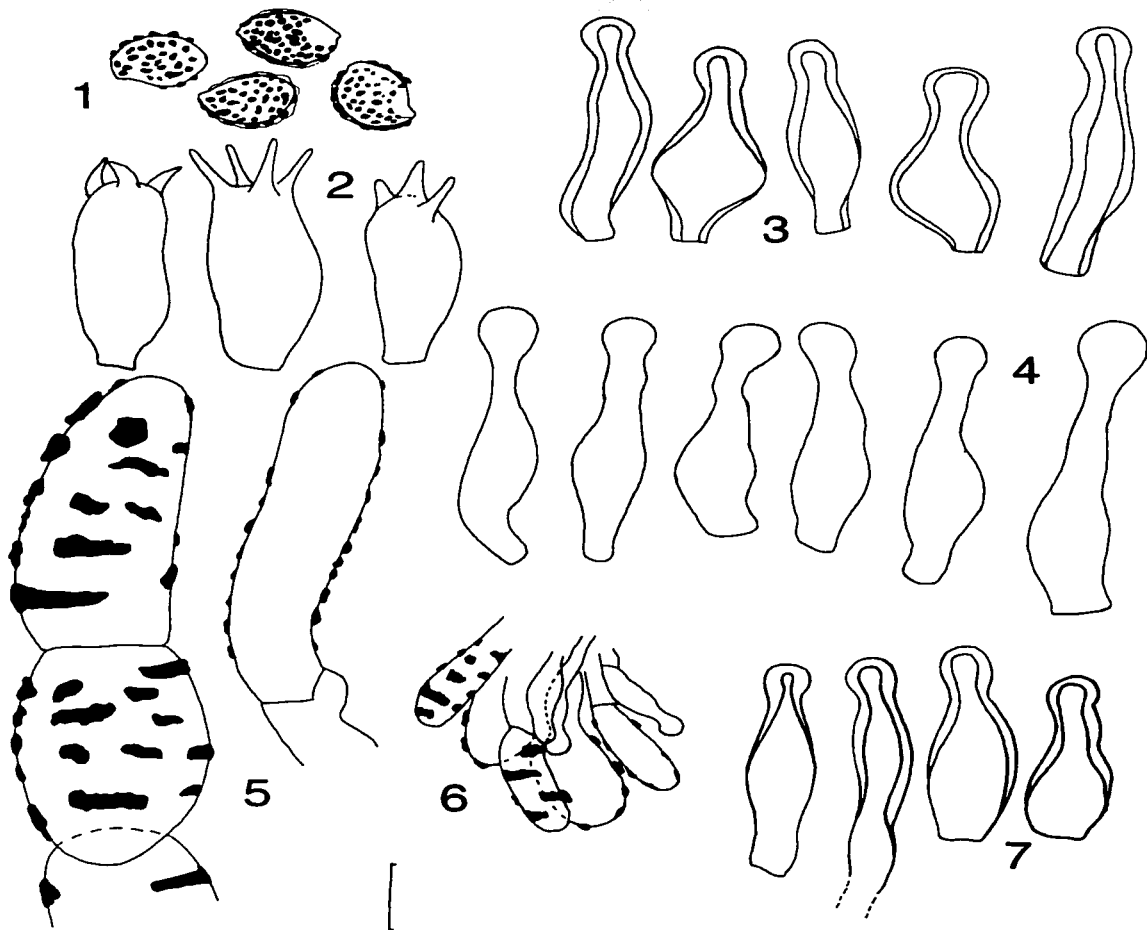
¹ Corresponding author: Email lguzman@maiz.cucba.udg.mx

Gymnopilus crassitunicatus Guzm.-Dáv., sp. nov.

FIGS. 1–7

Pileus 12–50 mm latus, minute squamulosus, aurantiaco-brunneus. Lamellae adnatae, aureae, postremo ferrugineae. Sipes 20–80 × 3–7 mm, centricus vel excentricus, pallide brunneus. Velo deest. Sporae 8–9.6(–10.4) × 6.4–7.2 μm, late ellipsoideae, grosse verrucosae, perisporio, callo et plaga instructae, ferrugineae. Pleurocystidia 22.4–37.8 × 5.2–9.6 μm, ampullacea, capitata, crassitunicata. Cheilocystidia 23–36.8 × 5.6–8 μm, ampullacea, capitata. Trama pilei radiata, hyphae copiose pigmento incrustatae. Pileocystidia 36–58 × 7–24.3 μm, cylindrico-ventricosa. Caulocystidia typis duobus: (i) 3.2–17.6 μm longa, clavata, cylindracea, tenuiter tunicata, vel (ii) caulocystidia 18.4–43.2 × 4.8–9.6 μm, ampullacea, capitata, crassitunicata. Lignicola ad *Quercum pilario* in Costa Rica.

Pileus 12–50 mm broad, campanulate to convex, truncate to depressed or umbilicate, edge irregularly uplifted, punctate-squamulose from the center outward, margin fibrillose-squamulose to fibrillose, viscid, bright orange-brown or brownish-orange (6C7, 6C8, 7C7), sometimes paler toward the margin (grayish-orange, 5B6), squamules rust-brown (6E8), margin decurved, irregular, eroded; context light yellow (4A4) or concolorous with pileus. *Odor* fragrant, pleasant; *taste* slightly bitter. *Lamellae* adnate to sinuate, crowded, narrow (up to 2 mm broad), light yellow (4A5) or paler to orange-brown (5A6), ferruginous in dry material, margin serrate to eroded. *Stipe* 20–80 × 3–7 mm, cylindrical to flat, central to conspicuously eccentric, punctate-squamulose, fibrillose or almost smooth, appearing slightly honeyey, slightly viscid, light brown (6D8) or concolorous with pileus, paler in young basidiocarps, ferruginous in dry material, hollow. *Veil* absent. *Spore print* ferruginous-brown. *Basidiospores* 8–9.6(–10.4) × 6.4–7.2 μm, $Q = (1.11-1.16-1.29(-1.33))$, broadly ellipsoid, some subglobose or ellipsoid, poorly developed apical callus, wall subthick, strongly verrucose, warts embedded in a poorly developed hyaline perisporium, without germ pore, with plage and suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid (content of young spores orange-reddish with Meizer's reagent, mature spores yellowish). *Basidia* 21.6–32.6 × 6.4–8.8 μm, clavate, tetrasporoid, sterigmata 2.4–4.8 μm long, hyaline to yellowish. *Pleurocystidia* 22.4–37.8 × 5.2–9.6 μm, apex 3.2–5.2 μm diam, cylindrical-sinuose to lageniform, subcapitate to capitate, with thick refringent wall (up to 2.4 μm), yellowish or hyaline, occa-



FIGS. 1-7. *Gymnopilus crassitunicatus* (USJ-54163). 1. Spores. 2. Basidia. 3. Pleurocystidia. 4. Cheilocystidia. 5. Hyphae from pileus cuticle. 6. Fascicle with two types of caulocystidia in the stipe apex. 7. Caulocystidia. Scale bar = 8 μ m, except 6 = 20 μ m.

sionally with yellowish-brown apex, very common and conspicuous. *Cheilocystidia* 23–36.8 × 5.6–8 μm, apex 3.2–5.6 μm diam, lageniform to cylindrical-ventricose, capitate, with thin wall, hyaline or with brown-yellow content. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae thin-walled, hyaline or yellowish, with pigment-encrusted walls. *Pileus trama* radial, hyphae thin-walled, hyaline or yellowish, with abundant pigment encrusted walls. *Pileus cuticle* with hyphae 6.8–16 μm diam, orange-brown, with encrusted walls. *Pileocystidia* 36–58 × 7–24.3 μm, cylindrical, clavate to inflated, sometimes forming chains, in tufts, septate with or without clamp connections, orange-brown, coarsely encrusted with orange-brown pigmented bands. *Caulocystidia* only at stipe apex, in tufts, of two types: (i) 3.2–17.6 μm diam, clavate, cylindrical, some sublageniform, similar to pileocystidia, thin-walled, coarsely encrusted with orange-brown pigment, common, (ii) 18.4–43.2 × 4.8–9.6 μm, apex 3.6–4.8 μm, lageniform to cylindrical-sinuous, capitate, thin to thick-walled especially at apex, similar to the pleurocystidia, with yellowish or orange-brown content, common. *Clamp connections* present. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

Habitat. Gregarious, in *Quercus* forest with some other tropical trees, on wood of *Quercus pilarius* Trel.

Etymology. Named after the characteristically thick pleurocystidia wall.

Specimens examined. COSTA RICA. PUNTARENAS PROV.: Finca Las Alturas, NW boundary with buffer zone of Parque La Amistad, 1500–1600 m, 7 Nov 1989, Franco-Molano 309 (USJ-54163); 1600–1800 m, 8 Nov 1989, Mueller 4025 (HOLOTYPE F-1098582, ISOTYPES USJ, IBUC).

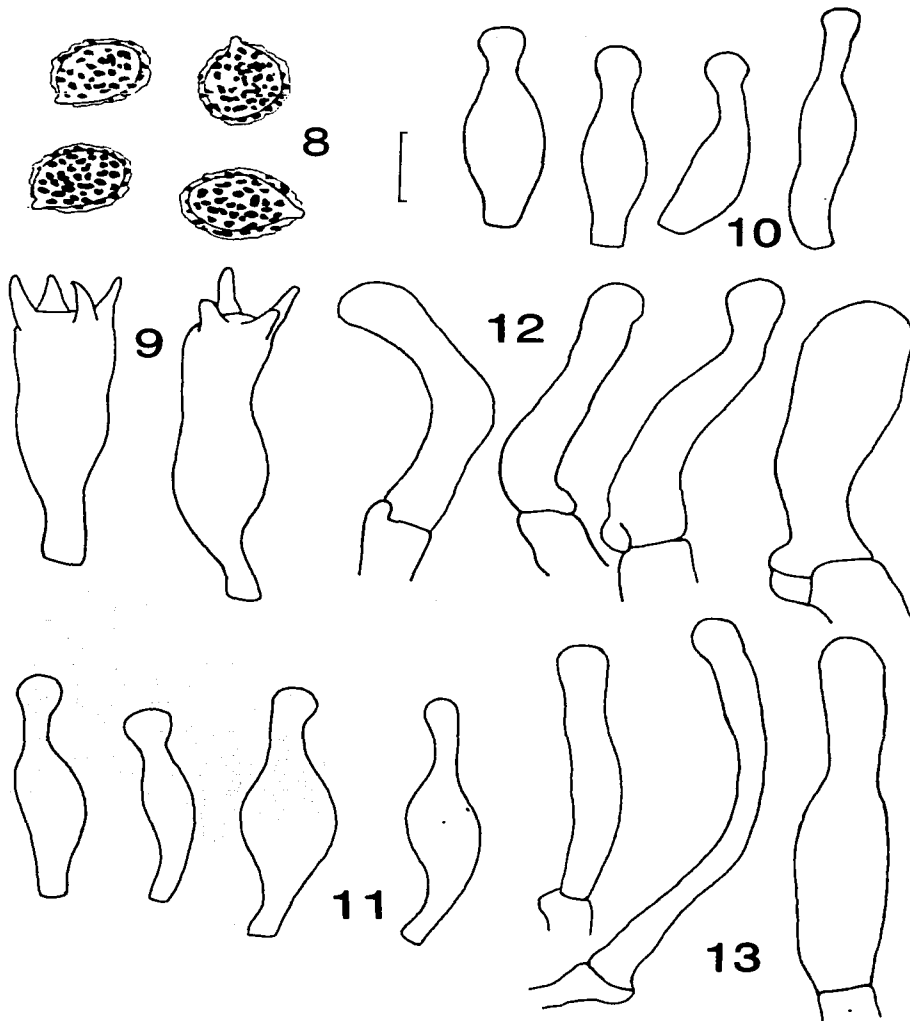
Observations. *Gymnopilus crassitunicatus* is distinguished macroscopically by the punctate-squamulose pileus, which is campanulate to convex, depressed or umbilicate at the center. Furthermore, it has a distinctive combination of microscopic characteristics: large spores with perisporium, plage and apical calus; thick-walled pleurocystidia, hymenophoral trama hyphae with pigment encrusted walls, and it has two types of caulocystidia, ones similar to pleurocystidia, and others like the pileocystidia. Until now, none of the known species of *Gymnopilus* have been reported to have cystidia with conspicuously thickened walls, although occasionally in some species the cystidial apex can have a thick wall. All *Gymnopilus* species mentioned by Hesler (1969) for North America lack a perisporium and plage on the spores. Horak (1989) described two species (*G. pannelloides* Horak & Corner and *G. mesosporus* Horak) with a thick brown perisporium from Australasia and mentioned one [*G. macrosporus* (Singer) Singer], also with a perisporium, described by Singer from Bolivia. The three spe-

cies lack pleurocystidia. A very similar species is *G. russipes* Pegler, known from the Lesser Antilles (Pegler 1983), which also lacks pleurocystidia.

Gymnopilus robustus Guzm.-Dáv., Mycotaxon 50: 343, 1994. FIGS. 8–14

Gymnopilus robustus was described from a Mexican caducifolius tropical forest, growing on a decayed palm stem. Its distribution is now extended into Central America with collections from Costa Rica and Panama. It may have an even wider neotropical distribution occurring on palm stems or adventitious root masses. Guzmán-Dávalos (1995) placed it in sect. *Macrospori* of subg. *Gymnopilus* because of its big spores and fibrillose, evanescent veil. Additional collections now reveal that the stipe has a more permanent submembranous veil, leaving a ring of fibrils on the stipe. The species is better placed in subgenus *Annulati*. An updated description is given below.

Pileus 30–85(–100) mm wide, convex when young, broadly convex when mature, edge incurved when young, slightly so at maturity, surface dry, tomentose at center, elsewhere radially appressed-fibrillose, fibrillose-squamulose, occasionally tomentose, sometimes breaking into areolate patches, light yellowish-brown overall (near 6D5–6D8, 5 YR 5/8–4/6), not discoloring; context 10–15 mm thick, light yellow to ochraceous-buff, not discoloring. *Odor* none, *taste* slowly bitter. *Lamellae* sinuate, adnexed or adnate, close, broad (3–9 mm wide), pale yellow to olive-yellow when young, brownish-olive to yellowish-brown (5C D5, 10 YR 5/4–6) in age, with occasional scattered small brown spots, edge uneven, jagged-way; lamellulae present and in numerous tiers. *Stipe* 43–130(–180) × 7–30 mm, equal, base rounded or abruptly tapered, central, surface glabrous above annulus, below with loosened fibrils, occasionally slightly ridged in places, buff to light yellowish above annulus, light yellowish-brown below, occasionally buff at base, not discoloring or occasionally darkening where handled; context solid, light yellow to ochraceous-buff, not discoloring. *Partial veil* at first leaving a membranous, flaring, somewhat sheathing annulus, soon clinging to stipe, becoming membranous flaps or as ring of fibrils, yellowish-buff. 2.5% KOH darkening on pileus. *Spore print* dark reddish purple-brown. *Basidiospores* 8–9.6 × (6.4–)7.2–8.4 μm, Q = 1.1–1.29(–1.37), broadly ellipsoid to subglobose, sublimoniform to limoniform, wall subthick, verrucose (warts embedded in perisporium), without germ pore, orange-brown, dextrinoid. *Basidia* 29.6–40 × 7.2–9.2 μm, clavate, with central constriction, tetrasporied, sterigmata 3.2–6.4 μm long, hyaline or with yellowish or yellowish-brown, granulose or homoge-



FIGS. 8-13. *Gymnopilus robustus* (Oyrebó 3144). 8. Spores. 9. Basidia. 10. Pleurocystidia. 11. Cheilocystidia. 12. Pileocystidia. 13. Caulocystidia. Scale bar = 8 μ m.

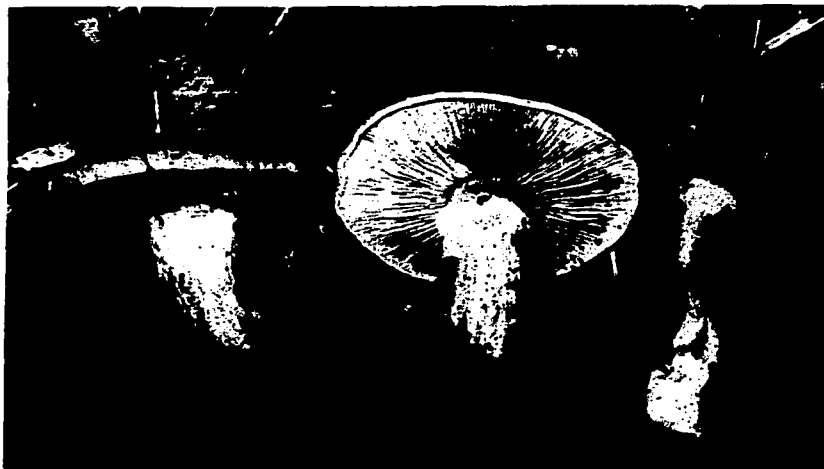


FIG. 14. *Gymnopilus robustus* (Ovrebo 3751). Basidiomes. $\times 0.5$.

neous content. *Pleurocystidia* 20–36 \times 5.2–6.4(–8) μm , apex 3.2–4(–7.2) μm diam, flask-shaped, subcapitate, occasionally with thickened wall at apex, hyaline or with yellowish, homogeneous or granulose content, common. *Cheilocystidia* 20–29.6 \times 4.8–8.8 μm , apex 3.2–4.8 μm diam, flask-shaped, capitate or subcapitate, some with a thickened wall at apex, hyaline or with yellowish content. *Hymenophoral trama* subparallel. *Pileus trama* radial, hyphae 3.2–15.2 μm diam, thin-walled. *Pileus cuticle* with prostrate hyphae 4–12 μm diam, coarsely incrustated wall with yellow, yellowish brown or orange-brown pigment. *Pileocystidia* 26.4–48 \times 4–8.8 μm , cylindric to subclavate, apex subcapitate, rounded or attenuate, thin- to subthick-walled, with yellow- to yellowish-brown content, few with incrustated brown pigment, in tufts. *Caulocystidia* 28.8–46.4 \times 4–8.8 μm , cylindric, few clavate or subventricose, apex rounded or subcapitate, thin- to subthick-walled, yellowish to grayish-yellow, few with incrustated grayish-yellow pigment, forming a palisade at stipe apex. *Clamp connections* present. A yellowish pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

Habitat. Scattered on adventitious root masses of palms, on *Bactris gasipaes* Kunth in Costa Rica and on *Astrocarum standleyanum* L. H. Bailey and *Attalea* in Panama, in lowland rain forests.

Specimens examined. COSTA RICA. HEREDIA PROV.: La

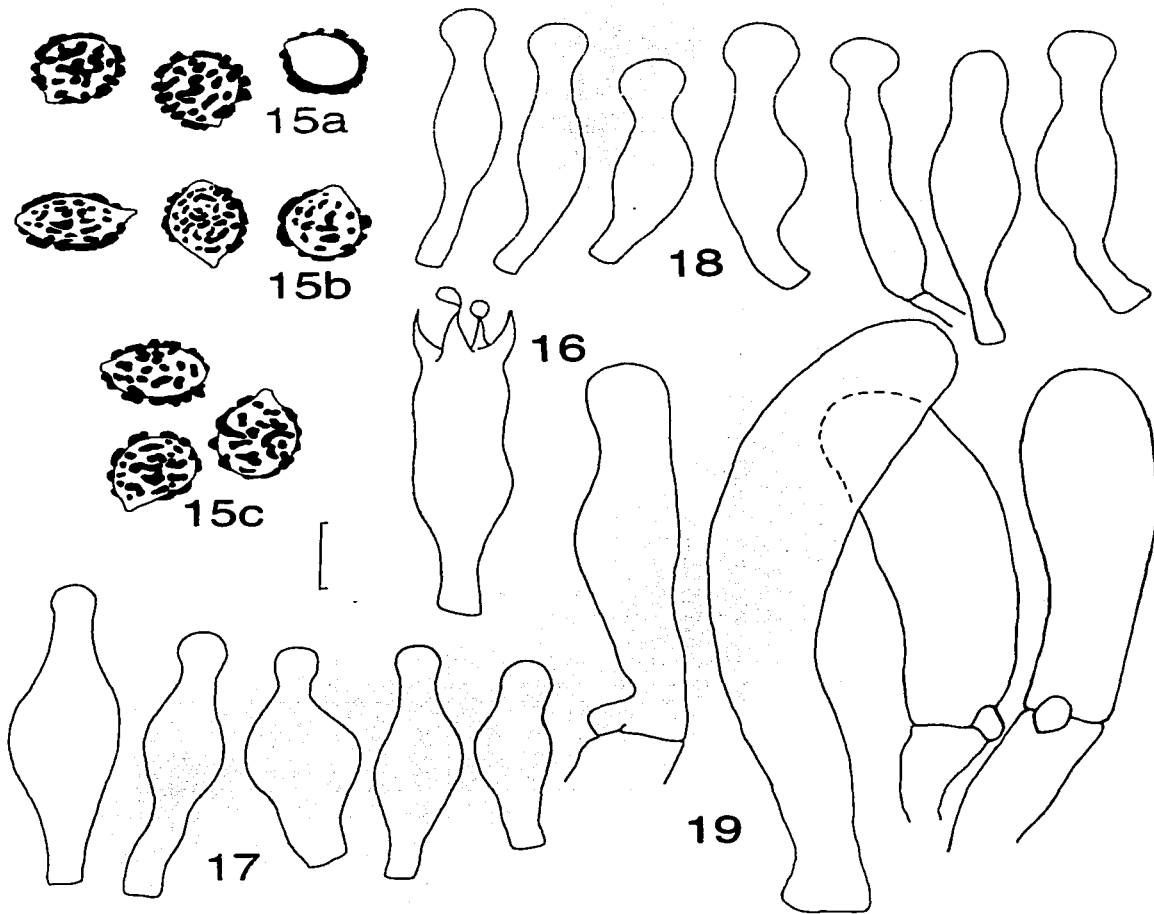
Selva Biological Station and Reserve, station grounds, 20 May 1991, Ovrebo 3125 (USJ); 22 May 1991, Ovrebo 3144 (CSU). PANAMA. PANAMA PROV.: Gatun Lake, Barro Colorado Island, Shannon Trail, 21 May 1997, Ovrebo 3508 (PMA); Donato Trail, 22 May 1997, Ovrebo 3509 (IBUG, PMA); Fausto Trail, 23 May 1997, Ovrebo 3516 (PMA, CSU); Fairchild Trail, 25 May 1997, Ovrebo 3527 (PMA, CSU); Barbour-Lathrop Trail, 25 May 1997, Ovrebo 3528 (IBUG, PMA); 18 Aug 1997, Ovrebo 3625 (PMA); 15 Aug 1999, Ovrebo 3751 (PMA).

Gymnopilus rugulosus R. Valenz., Guzmán & J. Castillo

FIGS. 15–19

This species was previously only known from Mexico, where it is very abundant and probably has a wide distribution in subtropical or mesophytic forests (Guzmán-Dávalos and Guzmán 1995). Now its distribution is extended to Central America, in *Quercus* forests. A description of the microscopic characters based on Mexican and Costa Rica material is given.

Basidiospores (7.6–)8–10.8(–11.6) \times (6.4–)7.2–8.8(–9.6) μm , $Q = 1.08$ –1.27, subglobose to broadly ellipsoid, wall subthick, strongly verrucose to tuberculate, warts 0.5–1(–1.6) μm high, without germ pore, some with a slight apical callus, yellow-brown to orange-brown, dextrinoid (content of young spores orange-reddish with Melzer's reagent, mature spores yellowish). *Basidioles* 24.8–37.6 \times 6.4–8 μm ,



FIGS. 15-19. *Gymnopilus rugulosus* (USJ-21690, except 15b. USJ-55083 and 15c. USJ-55105). 15. Spores. 16. Basidium. 17. Pleurocystidia. 18. Cheilocystidia. 19. Caulocystidia. Scale bar = 8 μ m.

ventricose-clavate, with orange-brown content, rare or abundant. *Basidia* 24.8-42.4 \times (6.4-7.2-8.8 (-9.2) μ m, clavate, many with a central constriction, tetraspored, sterigmata 3.2-8 μ m long, hyaline or contents grayish to grayish-yellow. *Pleurocystidia* 21.6-

38.4(-44.8) \times 4.8-9.6(-10.4) μ m, apex 3.2-5.6 μ m diam, lageniform, some cylindrical-ventricose, apex non-capitate, subcapitate, or rarely capitate, hyaline or contents yellow to orange-yellow. *Cheilocystidia* 20-41.6 \times 4.8-8.8(-9.2) μ m, apex 4.8-8.8 μ m diam, la-

geniform, ventricose-cylindric, cylindric, capitate or subcapitate, few non-capitate, hyaline or with granu-
 lose or homogeneous yellow, grayish-yellow, orange-
 yellow or orange-brown content. *Hymenophoral trama*
 subparallel. *Pileus trama* interwoven. *Pileus cuticle*
 with hyphae (2.4–)4–16(–24.8) μm diam, interwoven,
 prostrate, some suberect or erect, grouped to
 form scales, septate, thin to thick-walled, hyaline, yellowish
 or light orange-brown, with dark brown in-
 crusted pigmented bands. *Pileocystidia* absent. *Caulo-*
locystidia 29.6–72 \times (3.2–)8–10.4(–12.8) μm , some
 very large, apex 4.8–10.4 μm diam, clavate, cylindric-
 clavate, cylindric, lageniform, non-capitate, subcapitate
 or capitate, hyaline or with yellowish to orange-
 brown content, present only at stipe apex. *Clamp connections*
 present. Lactiferous hyphae common. A yellowish pigment
 dissolves when lamellae are mounted in KOH.

Habitat. Gregarious, in *Quercus*-dominated cloud forest.

Specimens examined. COSTA RICA. Parque Nacional Braulio Carrillo, 15 Jun 1984, *Boza s. n.* (USJ-21690, IBUG) (as *G. spectabilis*); SAN JOSÉ PROV.: Cantón Pérez Zeledón, Distrito El Páramo, Albergue de Montaña Savegre, Sendero a Los Robles, 9°33'05" N 83°48'38" W, 2250 m, 21 Jun 1994, *Mata 165* (USJ-55105, IBUG); Cantón León Cortés, Distrito Santa Cruz, Jardín de Dota, approx. 1 km S de Empalme, 2200 m, 13 Jul 1993, *Mueller 4516* (USJ-44135, IBUG); CARTAGO PROV.: Cantón Paraíso, Distrito Orosí, Bosque Experimental del CATIE-COSUCA-DGF, 9°33'0" N 83°41'0" W, 2880 m, 21 Jun 1994, *Mata 175* (USJ-55083, IBUG). MEXICO: Hidalgo, Jalisco, Veracruz (for the list of Mexican specimens see Guzmán-Dávalos and Guzmán 1995).

ACKNOWLEDGMENTS

Thanks are expressed to Teuvo Ahti from Helsinki University for his help with the Latin description, to the curators of USJ and F for loan of material and to Miguel De Santiago from University of Guadalajara, Mexico, for inking the drawings. Financial support to the first author was provided

by CONABIO, Idea Wild and University of Guadalajara. The second author thanks The Organization for Tropical Studies and Smithsonian Tropical Research Institute for permission to collect at La Selva Biological Station and Barro Colorado Island respectively. Fieldwork for the second author in Costa Rica was funded by the Office of Research, University of Central Oklahoma; work in Panama was funded by Mellon comparative Research Grant administered by OTS and STRI and also by the University of Central Oklahoma.

LITERATURE CITED

- Anonymous. 1992. Munsell soil color charts. Rev. ed. New York: Munsell Color. 10 p + 10 plates.
- Guzmán-Dávalos L. 1995. Further investigations on *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae). A new section and a new species from Mexico. Mycotaxon 54:117–124.
- . 1996. Primer registro de *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) de Guatemala y un análisis de las especies Centroamericanas y del Caribe. Rev Mex Mic 12: 89–96.
- , Guzmán G. 1995. Toward a monograph of the genus *Gymnopilus* (Cortinariaceae) in Mexico. Doc Mycol 25(98–100):197–212.
- Hesler LR. 1969. North American species of *Gymnopilus*. Mycol. Mem. 3. New York: Hafner Publ. 117 p.
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC. 1990. Index Herbariorum. Part I: The herbaria of the world. 8th edition. New York: New York Botanical Garden. 663 p.
- Horak E. 1989. New and additional data concerning *Pyrrhoglossum* and eccentric or laterally stipitate taxa of *Gymnopilus* (Agaricales). Opera Bot. 100:115–129.
- Kornerup A, Wanscher JH. 1978. Methuen handbook of colour. London: Eyre Methuen. 252 p.
- Pegler DN. 1983. Agaric flora of the Lesser Antilles. New Bull Add Ser IX. London: Her Majesty's Stationery Office. 668 p.
- Singer R. 1987. New taxa and new combinations of Agaricales (Diagnoses Fungorum Novorum Agaricalium IV). Fieldiana Bot New Ser 21:1–133.
- , Gómez LD. 1982. Basidiomycetes of Costa Rica. I. Brenesia 19/20:31–47.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

MYCOTAXON

Volume LXXX, pp. 297-305

January-March 2003

A NEW SPECIES AND NEW RECORDS OF GYMNOPILUS FROM INDIA

K. AGRETIOS THOMAS
Department of Botany, University of Calicut
Kerala, 673 635, India

LAURA GUZMÁN-DÁVALOS
Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara
Apdo. Postal 1-139, Zapopan, Jal., 45101, Mexico
lguzman@cucba.udg.mx

P. MANIMOHAN
Department of Botany, University of Calicut
Kerala, 673 635, India
pmanimohan@eth.net

ABSTRACT

A new terrestrial species of *Gymnopilus*, *G. terricola*, is proposed. *G. bryophilus*, previously known only from Jamaica, is recorded for first time from India, and *G. dilepis* is recorded from a new locality.

Key words: Basidiomycota, Agaricales, Cortinariaceae, *Gymnopilus bryophilus*, *G. dilepis*, *G. terricola* sp. nov.

INTRODUCTION

The genus *Gymnopilus* has been studied in India by Natarajan & Raman (1983); they considered eight species. Other authors who have recorded species of this genus from India are Saccardo (1887) (as *Flammula*), Natarajan (1977), Dhancholia et al. (1991) and Abraham (1994). In this paper, *G. terricola*, a new species; *G. bryophilus*, a new record for the country; and *G. dilepis*, a new record for tropical India, are described and illustrated.

Microscopical observations were made from material mounted in 3% KOH. Melzer's reagent and cresyl blue. Spore shape was determined based on Q (length-width ratio) of 20 basidiospores. Spore measurements include ornamentation but not the apiculus. For macrochemical reaction KOH 5% was used. The color codes used in the description of species are from Kornerup & Wanscher (1978). The herbarium name abbreviations follow Holmgren et al. (1990).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TAXONOMY

Key to the species

1. Stipe eccentric in adult specimens *Gymnopilus bryophilus*
1. Stipe central ?
2. Basidioma terrestrial; pileus less than 20 mm broad *Gymnopilus terricola*
2. Basidioma lignicolous; pileus more than 20 mm broad *G. dilepis*

Gymnopilus bryophilus Murrill, Mycologia 5: 22 - 23, 1913.

Fig. 1 - 5

Pileus 15-55 mm diam., convex to plano-convex; surface orange (5A7-6A7), fading to light orange (5A6), velutinous or finely floccose especially in the disk when young, then appressed-fibrillose or punctate-squamulose, dry; margin incurved to decurved, entire to lobate. Context up to 5 mm thick at the centre, white with a yellow tint. Lamellae adnate to sinuate, light orange to orange (5A6, 5A7), crowded to subcrowded, ventricose, up to 5 mm wide, with lamellulae of different lengths; edge concolorous with the sides, eroded. Stipe 15-35 x 3-8 mm, central becoming eccentric with age, in some specimens almost lateral, terete, equal or tapering basally, solid; surface whitish to light orange (5A4, 5A5), not staining when bruised, fibrillose; base with scarce whitish mycelium. Veil arachnoid, evanescent. Odour not distinctive. Spore-print orange (5A7). Pileus and stipe surfaces darken to reddish-black with aqueous KOH on dry basidiomata.

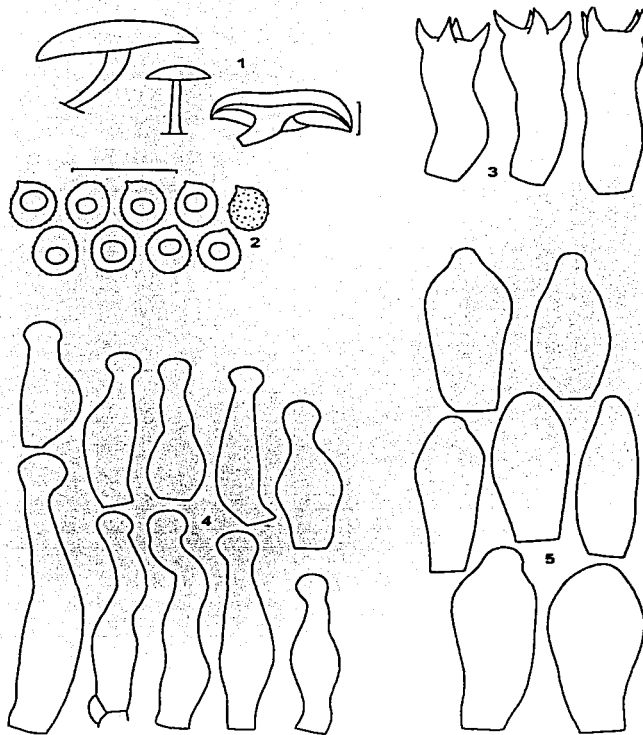
Basidiospores 5.2 - 7.2 (- 7.6) x 4 - 4.8 (- 5.2) μm , Q = 1.18-1.55 (- 1.66), broadly ellipsoid to ellipsoid, occasionally subamygdaliform, with obtuse or subacute apex, subthick-walled, with fine verrucose ornamentation, without plage, without a germ-pore, yellowish-brown or orange-brown, dextrinoid, not metachromatic. Basidia 21.5 - 30.4 x 5 - 6.4 μm , cylindrical-clavate to clavate, with or without central constriction, sometimes with yellowish-brown content, 4-spored; sterigmata up to 6.4 μm long. Pseudocystidia 16.5-31.2 x 5.5-10 μm , uriform, clavate with subacute or widely mucronate apex, thin-walled, with yellowish or orange-brown content, numerous, originating from hymenophoral trama; hyphae below the subhymenium or at the same level as the basidia. Lamella-edge sterile with crowded cheilocystidia. Cheilocystidia 15-37.5 x 3.5-7.6 μm , apex 3.2-4.8 μm wide, tibiform, narrowly uriform or almost lecythiform, thin-walled, hyaline or with yellowish or yellowish-brown content. Hymenophoral trama subregular; hyphae 2-24 μm wide, thin- to subthick-walled, yellowish to light yellowish brown. Subhymenium ramose. Pileal trama radial; hyphae 2-22.5 μm wide, thin- to subthick-walled, hyaline to pale yellow. Pileipellis a cutis, occasionally disrupted by small ascending hyphal clusters; hyphae 2-12.8 μm wide, thin to subthick-walled, encrusted in bands with a yellow or orange-brown pigment. Stipe trama parallel; hyphae 2-21.5 μm wide, thin- to slightly thick-walled, yellow. Stipitipellis a cutis; hyphae 1.5-7.5 μm wide, thin-walled, encrusted with a yellow pigment. Caulocystidia 19.2-82.4 x 2.8-7.2 μm , apex 4-6.8 μm wide, cylindrical, cylindrical-flexuose, or cylindrical-ventricose, with obtuse, subcapitate, capitate or rostrate apex, hyaline, with yellow content, thin- to subthick-walled, in tufts at the stipe apex, less differentiated but present at the middle and base of stipe. Clamp-connections present in all parts of the basidioma. A yellowish pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

On a decaying wood, gregarious, October.

Specimens examined: India, Kerala State, Wayanad District, Ponkuzhy. 1 October 1997, A. Thomas T177 (IBUG); 3 October 1997, A. Thomas T177b (IBUG).

Additional material examined: Jamaica, Port Antonio, on decayed mossy log, November 24, 1902, F. S. Earle 613 (NY, Type).

TESIS CON -
FALLA DE ORIGEN



Figs. 1-5. *Gymnopilus bryophilus*. 1: basidiomata, 2: basidiospores, 3: basidia, 4: cheilocystidia, 5: pseudocystidia. Scale bar = 10 mm for basidiomata and 10 μ m for microstructures.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

The Indian collections agree well with the species described by Murrill (1913) from Jamaica (Guzmán-Dávalos, unpublished data). *G. bryophilus* is characterized by its eccentric, almost lateral stipe, fibrillose pileus and small basidiospores covered with small warts (Hesler, 1969; Horak, 1989). Previously it was only known from Jamaica, but it is very probable that it is widely distributed in the tropics but confused with other species, mainly because the eccentric stipe is not taken into consideration.

Gymnopilus dilepis (Berk. & Broome) Singer, Lilloa 22: 560, 1951.
Fig. 6 - 10

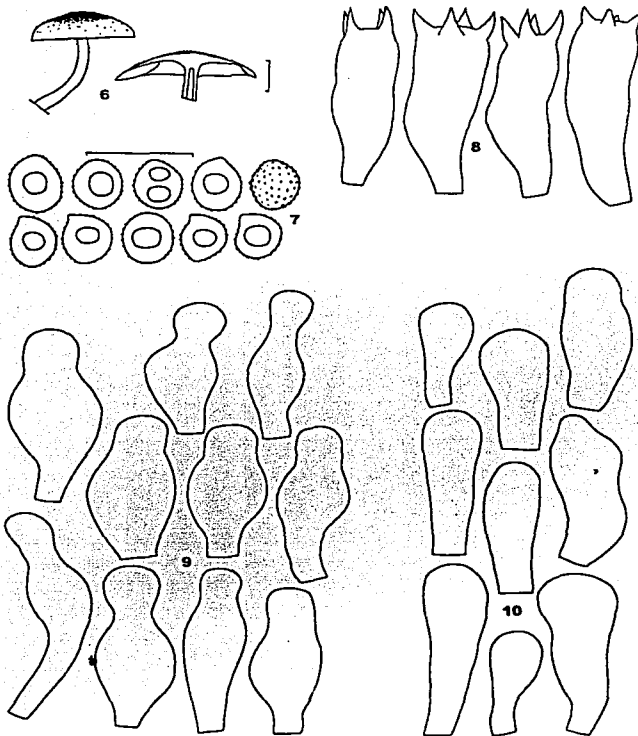
Pileus 10 - 40 mm diam., convex to plano-convex, at times slightly umbonate; surface light orange (5A5, 6A5) towards centre, pale orange (5A3) or light orange (5A4, 6A4) towards margin, tomentose when young, then squamulose; squamules purplish to blackish-brown, erect and comparatively denser at the centre, sparse and appressed in the middle, sparse or almost absent towards margin; margin decurved to plane, almost entire. Context concolorous with the pileus surface. Lamellae adnate, sometimes somewhat subdecurrent, light orange (5A5, 6A5) or orange (5A6), subdistant to close, ventricose, up to 6 mm wide, with lamellulae of 3 - 4 lengths; edge almost concolorous with the sides, entire to somewhat wavy. Stipe 20 - 40 x 2 - 6 mm, central, terete, almost equal or slightly tapering basally, hollow; surface pale or light orange (5A3 or 5A4), becoming brown or dark brown (6F6) towards base, sometimes with indistinct longitudinal striations. Veil not observed. Odour not distinctive. Pileus and stipe surface darken to orange-brown or purple (in the scales) with aqueous KOH on dry basidiomata. Spore-print light brown (GD8).

Basidiospores 6.4 - 8 (-9.2) x 4.8 - 5.6 μm , Q = (1.21 -) 1.31 - 1.54 (-1.64), ellipsoid, some broadly ellipsoid or ovoid, yellowish-brown, subthick-walled, verrucose, without plage, without germ-pore, orange-brown, dextrinoid, not metachromatic. Basidia 20.5-30.4 x 6-8.8 μm , clavate to cylindrical-clavate, with or without central constriction, hyaline or with yellowish-brown content, 4-spored; sterigmata up to 5.6 μm long. Basidioles 20 - 28.8 x 6.4 - 8.8 μm , clavate, thin-walled, with granulose to homogeneous brown contents, scattered on lamella-edge and sides. Pleurocystidia absent or extremely rare, sublageniform, with subcapitate or capitate apex. Pseudocystidia 23.2 - 29.6 x 7.2 - 8.4 μm , clavate-rostrate or subfusiform, thin-walled, with granulose to homogeneous brown contents, present only in one material. Lamella-edge sterile with crowded cheilocystidia. Cheilocystidia 12.8 - 23.2(-31.5) x 4.5 - 10.4 μm , apex 2.8 - 6 μm wide, utriform, clavate with a wide rostrum to lageniform with a short neck and a non-capitate or subcapitate apex, thin-walled, hyaline or yellowish. Hymenophoral trama subregular; hyphae 2 - 22.5 μm wide, thin- to subthick-walled, pale yellow to hyaline, sometimes with yellowish-brown content. Subhymenium inflated-ramose. Pileal trama radial. Hyphae 2 - 20 μm wide, thin- to subthick-walled, yellowish. Pileipellis a cutis, at times disrupted by ascending hyphal bundles; hyphae 2 - 15 μm wide, thin-walled, encrusted with yellow to yellowish-brown pigment. Stipe trama composed of hyphae 2 - 29 μm wide, parallel, thin- to subthick-walled, yellowish. Stipitipellis a cutis; hyphae 2 - 11.5 μm wide, thin- to subthick-walled with yellow to brown wall pigment. Caulocystidia 18.4 - 68 (to very long) x 5.6 - 14.4 μm , cylindrical, clavate, narrowly utriform, with obtuse or subcapitate apex, hyaline, some with granulose, yellow or orange-brown content, thin-walled, in tufts at the stipe apex, less differentiated but present at the middle and base of stipe. Clamp-connections present on all hyphae. In one material (Thomas T13), a yellowish pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

On dead coconut trunk, scattered, June.

Specimens examined: India, Kerala State, Malappuram District, Calicut University Campus, 12 June 1996, A. Thomas T13 (IBUG); 14 June 1996, A. Thomas T13b (IBUG).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 6–10. *Gymnopilus dilepis*, 6: basidiomata, 7: basidiospores, 8: basidia, 9: cheilocystidia, 10: basidioles. Scale bar = 10 mm for basidioma and 10 μ m for microstructures.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Additional materials examined: Sri Lanka, Central Prov., Kandy Distr., Peraldeniya, on dead wood, January 1959, Thwaites 878 (K 75157, Type of *G. dilepis*). USA, Florida, Natural Bridge, on gum log, July 31, 1954, T. H. Campbell 21453 (TENN, Type of *G. lepidonus*).

Gymnopilus lepidonus Hesler described from Florida (Hesler, 1969) is very similar, and it could be a later synonym of *G. dilepis*. Both species have subfusoid basidiospores or cystidia with coloured contents that could be interpreted as pseudocystidia, because usually they are born under the subhymenium and have oily contents. The pseudocystidia can be very abundant or completely absent, depending on the specimen observed. Examination of the type materials of the two species (Guzmán-Dávalos, unpublished data), reveals that the cheilocystidia tend to be more lageniform and with a longer neck in *G. lepidonus*. The geographical distributions of the two species are also different, neotropical in *G. lepidonus*, and paleotropical in *G. dilepis*. Another difference observed in the Indian materials, is the reaction of the dry pileus with aqueous KOH, being orange-brown, instead of the dark blood-red color seen in *G. lepidonus*. This reaction could not be observed in the type of *G. dilepis*, and hence we do not know if the reaction observed in the Indian materials is typical of the species.

Gymnopilus dilepis has already been recorded from Kashmir, India by Abraham (1994), on a decayed coniferous stump. It is also known from Sri Lanka, Java, Malaysia, Papua New Guinea and Sumatra (Pegler, 1986; Treu, 1998).

Gymnopilus terricola K. A. Thomas, Guzm.-Dáv. & Manim., sp. nov.

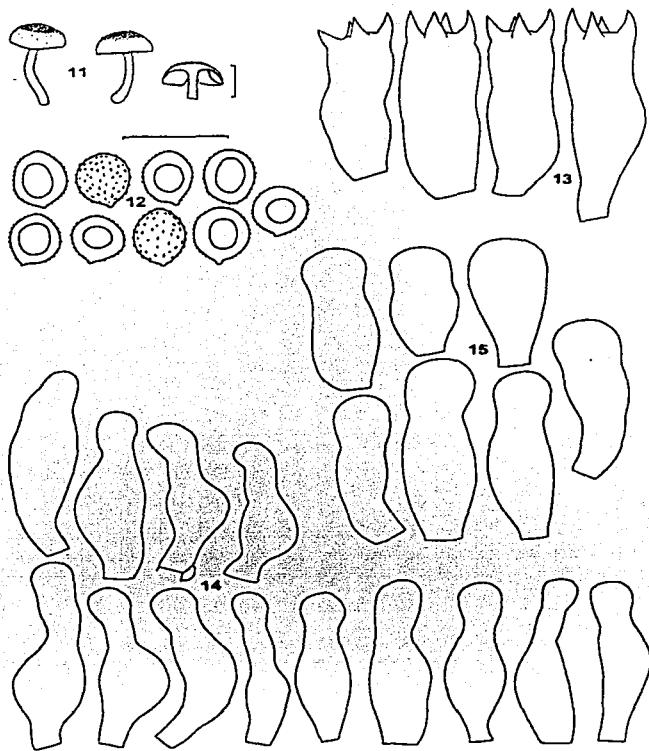
Fig. 11 – 15

Etymology: *terricola* (Latin), dwelling on the ground.

Basidiocarpus terricolus. Pileus 6-18 mm latus, hemisphaericus vel convexus, ad discum pallide brunneus vel rubro-brunneus, ad marginem pallide aurantiacus vel griseo-aurantiacus, siccus, primo tomentosus, postea squamulosus. Lamellae sinuatae vel adnexae, primo pallide aurantiacae, postea aurantiacae vel brunneo-aurantiacae, substantes, usque 3 mm latae, lamellulis intermixtae. Stipes 10-25 x 1-2.5 mm, centralis, cylindricus, convexus, ad apicem pallide aurantiacus, ad basin griseo-aurantiacus vel cyano-griseus, raro zonam anelliformem formans. Odor nullus. Sporae 6.5-8.4 x (4.5-) 5.2-6 µm, late ellipsoideae, ellipsoideae vel subcylindriciformae, verrucosae, aurantiaco-brunneae, destrinoideae. Basidia 20.8-31.2 x 6.4-8.4 µm, 4-sporigera. Cheilocystidia 18.4-29 x 4.9-7.5 µm, fusioidea, utriformia vel lageniformia. Pleurocystidia nulla. Epicutis pilei disrupta, ex hyphis 3-16 µm latis composita. Camlocystidia 17.2-48.4 x 3.6-10.8 µm, versiformia. Hyphae omnes fibulatae.

Holotypus: India, Kerala State, Malappuram District, Calicut University Campus, 10 June 1998, K. A. Thomas T261 (IBUG).

Pileus 6 – 18 mm diam., hemispherical to convex; surface light brown (6D7, 7D6) or reddish-brown (8D6, 8E6) at the disc, light orange (5A4) or greyish-orange (5B4, 6B4) towards margin, dry, tomentose when young, then fibrils joining to form erect to suberect squamules, especially in the disk; fibrils reddish-brown to purplish, margin decurved, entire, sometimes fissile, occasionally appendiculate. Context pale orange (5A3), less than 1 mm at the disc. Lamellae sinuate to adnexed, light orange (5A4, 6A4) when young, becoming orange (6B7, 6B8) or brownish-orange (6C7) when mature, substant, ventricose, up to 5 mm wide, with lamellulae of 2-3 lengths; edge concolorous with the sides, entire to slightly wavy, lamellae exceeding pileus margin. Stipe 10-25 x 1-2.5 mm, central, terete, almost equal, hollow; surface pale orange (5A3) towards apex, greyish-orange (5B3, 5B4) or faintly bluish-grey towards base, fibrillose apically. Veil fibrillose, evanescent, in some cases forming a superior annular zone



Figs. 11-15. *Gymnopilus terricola*, 11: basidiomata, 12: basidiospores, 13: basidia, 14: cheilocystidia, 15: basidioles. Scale bar = 10 mm for basidiomata and 10 μ m for microstructures.

with flaps or fibrils. Odour none. Pileus surface darkens to reddish-black with aqueous KOH on dry basidiomata. Spore-print brownish-orange (GC7) to brown (GD7).

Basidiospores: 6.5 – 8.4 x (4.5 –) 5.2 – 6 µm, Q = (1.21 –) 1.27 – 1.38(– 1.5), broadly ellipsoid to ellipsoid, occasionally subamygdaliform, with obtuse or subacute apex, subthick-walled, verrucose, without pluge or with a very poorly developed one, without germ-pore, orange-brown, dextrinoid, not metachromatic. Basidia 20.8 – 31.2 x 6.4 – 8.4 µm, clavate to cylindric-clavate, sometimes with a median constriction, hyaline, with or without orange-brown contents, 4-spored; sterigmata up to 4.5 µm long. Basidioles 12.5 – 30.4 x 5.5 – 9 µm, clavate to narrowly clavate, hyaline, or with yellowish-brown or orange-brown granulose content, scattered on the edge and sides of lamellae. Lamella-edge heteromorphous with scattered or occasionally crowded cheilocystidia. Pleurocystidia absent. Cheilocystidia 18.4 – 29 x 4.4 – 7.5 µm, apex 3.2 – 4 µm wide, fusoid, narrowly uniform, cylindric-subventricose to lageniform, with obtuse or subcapitate apex, thin-walled, hyaline or with yellowish content. Hymenophoral trama subregular; hyphae 2 – 16.5 µm wide, thin-walled, with yellow to orange-yellow content. Subhymenium ramose. Pileal trama radial, hyphae similar to those of hymenophoral trama. Pileipellis a disrupted cutis; hyphae 3 – 16 µm wide, with a thin, orange-brown wall, encrusted in bands with an orange-brown pigment, often aggregating into erect fascicles with clavate, clavate-mucronate, or fusoid end-cells. Stipe trama composed of 1.5 – 16.5 µm wide hyphae, thin-walled, with a light yellow pigment. Stiptipellis a cutis, hyphae 2.5–13 µm wide, thin-walled, light yellowish brown, at times faintly encrusted. Caulocystidia 17.2 – 48.4 x 3.6 – 10.8 µm, apex 2.8 – 8.4 µm wide, cylindric, clavate or lageniform, with obtuse, subcapitate or rostrate apex, hyaline, with or without yellow or orange-brown granulose content, thin-walled, in tufts at the apex and middle of the stipe. Clamp-connexions present in all parts of the basidioma. A yellowish pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

On the ground, scattered, not attached to any decaying ligno-cellulosic material, May-June.

Specimens examined: India, Kerala State, Malappuram District, Calicut University Campus: 10 June 1998, A. Thomas T261 (IBUG, Holotype); 11 June 1998, A. Thomas T261b (IBUG); 12 June 1998, A. Thomas T261c (IBUG); 12 May 1999, A. Thomas T261d (IBUG); 16 May 1999, A. Thomas T261e (IBUG).

This species is very similar to the Sri Lankan species, *Gymnopilus crociac* (Berkeley & Broome) Singer but the Sri Lankan species is lignicolous whereas the Kerala collections were always growing on soil. The spore morphology is also different (Pegler, 1986). There are several terrestrial species of *Gymnopilus* but none of them agrees fully with the Kerala collections. In *G. terrestris* Hesler, the pileus is glabrous, both pleurocystidia and cheilocystidia are absent and there is no yellow pigment in the lamellae when mounted in KOH. *Gymnopilus abramisii* Murrill has bigger basidiomata with grey-brown pileus, white context and interwoven pileal trama. In *G. arenicola* Hesler, the pileus is not squamulose, and the basidiospores are subfusoid to pip-shaped. In *G. rufobrunneus* Hesler, the pileus is glabrous and hygrophaneous, the basidiospores are bigger, and both pleurocystidia and cheilocystidia are absent. In *G. humicola* P. R. Harding ex Singer, the basidiomata are bigger, with aromatic odour and different type of ornamentation on the pileus. *Gymnopilus fulgens* (Favre & Maire) Singer that grows on peaty or burnt soil has glabrous pileus and the basidiospores are bigger with very prominent warts. *Gymnopilus angustifolius* Hesler has fragrant odour, narrow lamellae and pileocystidia in mounds. *Gymnopilus decipiens* (W. G. Smith) Orton occurs on burnt soil and has lageniform-capitate to lecythiform cystidia. *Gymnopilus odini* (Fr.) Kühner & Romagnesi has glabrous to fibrillose cap and occurs either on peaty humus soil or on burnt soil (Kühner & Romagnesi, 1953; Singer, 1961; Orton, 1960, 1993; Moser, 1983; Höiland, 1990).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was partially supported by Idea Wild and University of Guadaluajara. Biol. María de Jesús Herrera Fonseca is thanked for her help with the micromorphological observations. Dr. Klaus Heiland is gratefully thanked for serving as pre-submission reviewer.

LITERATURE CITED

- Abraham, S. P., 1994. Larger fungi from Kashmir, India, VII. A detailed check-list. *Micol. Neotrop. Apl.* 7: 35-42.
- Dhancholia, S., J. C. Bhatt & S. K. Pant, 1991. Studies on some Himalayan agarics. *Acta Botanica Indica* 19: 104-109.
- Hesler, L. R., 1969. *North American species of Gymnopilus. Mycological Memoirs* 3. Hafner, New York, USA, 117 pp.
- Holland, K., 1990. The genus *Gymnopilus* in Norway. *Mycotaxon* 39: 257-279.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Barnett, 1990. *Index Herbariorum. Part I. The herbaria of the world*. 8th edition. New York Botanical Garden, New York, 663 pp.
- Honak, E., 1989. New and additional data concerning *Pyrrhoglossum* and eccentric or laterally stipitate taxa of *Gymnopilus* (Agaricales). *Opera Botanica* 100: 115-129.
- Komerup, A. & J. H. Wanscher, 1978. *Methuen handbook of colour*. 3rd ed. Methuen & Co, Ltd, London.
- Kühner, R. & H. Romagnesi, 1953. *Flore analytique des champignons supérieurs (Agarics, Bolets, Charterelles)*. Masson et Cie, Paris.
- Moser, M., 1983. *Keys to agarics and boleti (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales)*. Phillips, Tonbridge.
- Murrill, W. A., 1913. The Agaricaceae of tropical North America - VI. *Mycologia* 5: 18-36.
- Natarajan, K., 1977. South Indian Agaricales II. *Mycologia* 69: 185-189.
- Natarajan, K. and N. Ramani, 1983. South Indian Agaricales. A preliminary study on some dark spored species. *Biblioth. Mycol.* 89. Cramer, Vaduz.
- Orton, P. D., 1960. New checklist of British agarics and boleti. Part III. Notes on genera and species in the list. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 43: 159-439.
- Orton, P. D., 1993. *Gymnopilus* Karsten. In: Watling, R. & N. M. Gregory (eds.), *Cortinariaceae* p.p. British Fungus Flora Agarics and Boleti. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh.
- Pegler, D. N., 1986. Agaric flora of Sri Lanka. *Kew Bull. Add. Ser. XII, Her. Maj. Stat. Off.*, London. 519 pp.
- Saccardo, P. A., 1887. *Sylloge Fungorum. Vol. 5* (Reprint, J. W. Edwards, Ann Arbor, 1994).
- Singer, R., 1961. Diagnoses Fungorum Novorum Agaricalium II. *Sydowia* 15: 45-83.
- Treu, R., 1998. Macrofungi in oil palm plantations on South East Asia. *The Mycologist* 12: 10-14.

TYPE STUDIES OF GYMNOPILUS (AGARICALES) I.

Laura GUZMÁN-DÁVALOS
Departamento de Botánica y Zoología
Universidad de Guadalajara
Apartado postal 1-139, Zapopan, Jal., 45101, Mexico
lguzman@cucba.udg.mx

ABSTRACT

As part of monographic and phylogenetic studies of the genus by the author, a complete revision of the nomenclatural type specimens of the basionyms of *Gymnopilus* was initiated. New characters not previously considered in the descriptions, as subhymenium type and metachromicity of the spores are included. Here 22 type specimens are reviewed, from ENCB, FLAS, IBUG, K, MICH, MP, NY, SFSC, TENN and XAL. Original descriptions are emended in many cases and two species names are placed in synonymy.

Keywords: taxonomy, subhymenium, metachromicity

INTRODUCTION

The author began studying the genus *Gymnopilus* (Agaricales) from Mexico in 1986 (Guzmán-Dávalos & Guzmán, 1986). Now as part of a broader study that includes the monographic treatment and the phylogenetic analysis of the genus, the revision of nomenclatural types of the basionyms is presented, with 30 specimens studied from 10 herbaria that included 22 types. Specimens from these and other herbaria will be included in following contributions. The studied material presented here was selected after a phylogenetic study of the genus in progress (Guzmán-Dávalos et al., 2003). The original descriptions are emended in many cases and two species names are placed in synonymy. Some descriptions are given with a detailed micromorphological study, but in many only the characters not previously included in the original descriptions are mentioned. In few species some remarks on the macromorphology are mentioned, especially if they were not mentioned before and there are some data from fresh material descriptions or the characteristics can be noticed on dry specimens; but as a general rule only the micromorphology is considered.

The monograph of North American species of Hesler (1969) was and still is the most complete work on the genus. There he included 73 species, from which he describes 26 as new. Hesler considered the typical characters for Agaricales for his descriptions, giving special attention to the dextrinoid character of the spores, the type of pileus trama and the presence and type of caulocystidia. Also he made a clear distinction between the cheilocystidia and pleurocystidia. On the other hand, he indicated "hyphal characters of the subhymenium are not sufficiently distinctive to serve in the separation of taxa". However, I found the subhymenium useful, because there are three different types, following Bas (1969): hyphae not differentiated (ramose), hyphae and inflated cells (inflated-ramose) and modified hyphae forming isodiametric to subglobose elements grouped in chains (cellular) (Bas, 1969).

MATERIAL AND METHODS

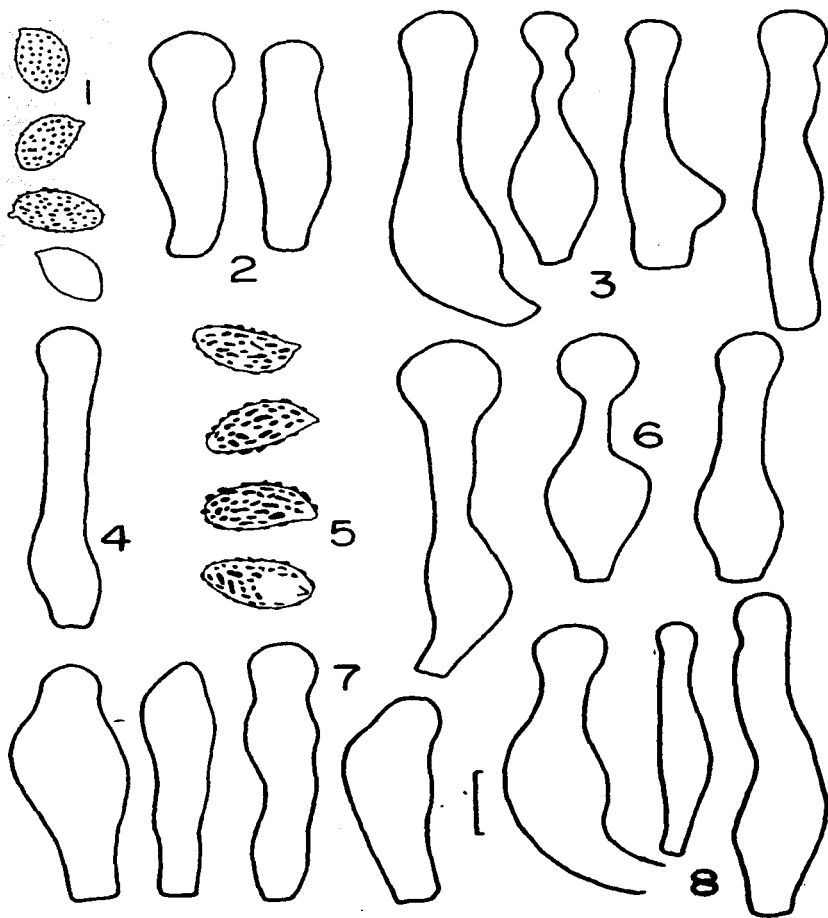
The terms for microscopic structures mainly follow Vellinga (1988). The subhymenium descriptions follow Bas (1969). The types studied are from ten herbaria: ENCB, FLAS, IBUG, K, MICH, MP, NY, SFSC, TENN and XAL, and additional materials from FH and MP. Herbarium abbreviations follow Holmgren et al. (1990). Micromorphology observations were made from material mounted in 3% KOH, Melzer's reagent, cotton blue and cresyl blue. Spore shape was determined according to Q (length-width ratio, Bas, 1969) of 20 randomly selected spores. Measurements include ornamentation but not the apiculus and made in KOH at 1000X magnification with a calibrated optical micrometer. All spores tested were cyanophilic in cotton blue (using the reagent as indicated by Hesler, 1969); for this reason this feature was not included in the descriptions. The length in basidia measurements includes sterigmata. For macrochemical reactions 5% KOH was used. Taxa are presented alphabetically by basionym; proposed synonyms are indicated in bold at the beginning and in the discussion of the particular species.

TAXONOMY

Gymnopilus abramsii Murrill, North Amer. Flora 10: 207, 1917.

Figs. 1 - 4

Basidiospores 7.2 - 8.8 x 4.4 - 5.6 μm , Q = 1.46 - 1.69 (- 1.75), ellipsoid to oblong, with acute to obtuse apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small to medium, without germ pore, without plage, without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* 21 - 30 x 6 - 6.4 μm , clavate, tetraspored, hyaline or yellowish, some with orange-brown content, sterigmata 2 - 7.2 (- 11.2) μm long. *Pleurocystidia* 24 - 27 x 6 μm , apex 4.1 - 7.5 μm diam., narrowly utriform, with obtuse or capitate apex, hyaline or with yellowish-brown or orange-brown content, rare. *Cheilocystidia* 30 - 39 x 6 - 9 μm , apex 4.5 - 6 μm diam., tibiiform, narrowly lageniform, utriform, with subcapitate and rarely capitate apex, hyaline, yellowish, or with orange-brown content, some with dark apex and with thicker walls. *Subhymenium* ramose. *Hymenophoral trama* subparallel. *Pileus trama*



Figs. 1 - 8. 1 - 4: *Gymnopilus abramsii*. 1: spores, 2: pleurocystidia, 3: cheilocystidia, 4: caulocystidium. 5 - 8: *G. armillatus*. 5: spores, 6: cheilocystidia, 7: pleurocystidia, 8: caulocystidia. Scale bar: 1 - 5 = 8 μm , 6 - 8 = 6 μm .

interwoven, hyphae 6 - 9.6 μm diam., thin to slightly thickened walls, yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae (2.3 -) 4.5 - 6 μm diam., prostrate to suberect, thin-walled, yellowish or yellowish-orange, with encrusted pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 19.5 - 46.5 \times 3 - 6 μm , apex 3.4 - 5.2 μm diam., subcylindric, flexuose, with subcapitate apex, hyaline or yellowish, in tufts only at the stipe apex. *Clamp connections* present, in the pileipellis, pileus trama and subhymenium hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: brownish-red.

Type: USA, California, Santa Clara County, Stanford University, scattered on soil among oak leaves, November 27, 1902, *J. McMurphy s. n.* (*L. R. Abrams & J. McMurphy 65*) (NY).

Murrill (1917) described the spores oblong-fusiform, smooth and melleous. The spore warts are small, but present. Hesler (1969), among other characters, indicated the absence of pleurocystidia as a diagnostic feature; however, the pleurocystidia are present in the type material, rare but conspicuous. Also present are very abundant caulocystidia, not mentioned in Hesler's description.

Gymnopilus armillatus Murrill, Bull. Torrey Bot. Club 67: 280, 1940.

Figs. 5 - 8

Basidiospores (8.4 -) 8.8 - 11 (- 12) \times (5.2 -) 5.6 - 6.4 μm , Q = (1.53 -) 1.6 - 1.85, oblong, rarely ellipsoid, amygdaliform in side view, with obtuse to acute apex, some with apical papilla, slightly thickened walls, verrucose, warts medium to large, without germ pore, with plage, with or without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* 24 - 35.2 \times (4.4 -) 5.6 - 8 μm , clavate or ventricose, bi (rare) or tetraspored, hyaline or yellowish, some with orange-brown content, sterigmata 2 - 7.2 (- 11.2) μm long. *Pleurocystidia* 20 - 30 \times 4.8 - 6.4 μm , ventricose, utriform or subfusiform, some subcapitate, hyaline to yellowish, rare. *Cheilocystidia* 21 - 32 \times 4.8 - 7.2 μm , apex 4.4 - 7.2 μm diam., lecythiform, tibiiform, subcapitate or capitate, hyaline or with yellowish or yellowish-brown content. *Subhymenium* cellular. *Hymenophoral trama* subparallel. *Pileus trama* radial, but with interwoven zones, hyphae 5.2 - 7.6 μm diam., thin to slightly thickened walls, yellowish. *Pileipellis* a cutis with prostrate to suberect hyphae, thin-walled, yellowish. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 22.4 - 44 \times 3.2 - 7.2 μm , apex 2.4 - 5.6 μm diam., subcylindric, flexuose, lecythiform, with obtuse to subcapitate apex, rarely capitate, hyaline, yellowish or yellowish-brown, in tufts present only in the stipe base. *Veil* formed by intermixed or parallel hyphae (depending on veil position), hyaline to yellow, or with orange-yellow content, without encrusted pigment. *Clamp connections* present, in the pileipellis, pileus trama, subhymenium and veil hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: reddish-black.

Type: USA, Florida, Orange Co., Bithlo, on the root of a living sweet-gum tree (*Liquidambar styraciflua*), December 21, 1932, A. S. Rhoads s.n. (F 15731, holotype, FLAS). Also the isotypes (MICH, NY) were reviewed.

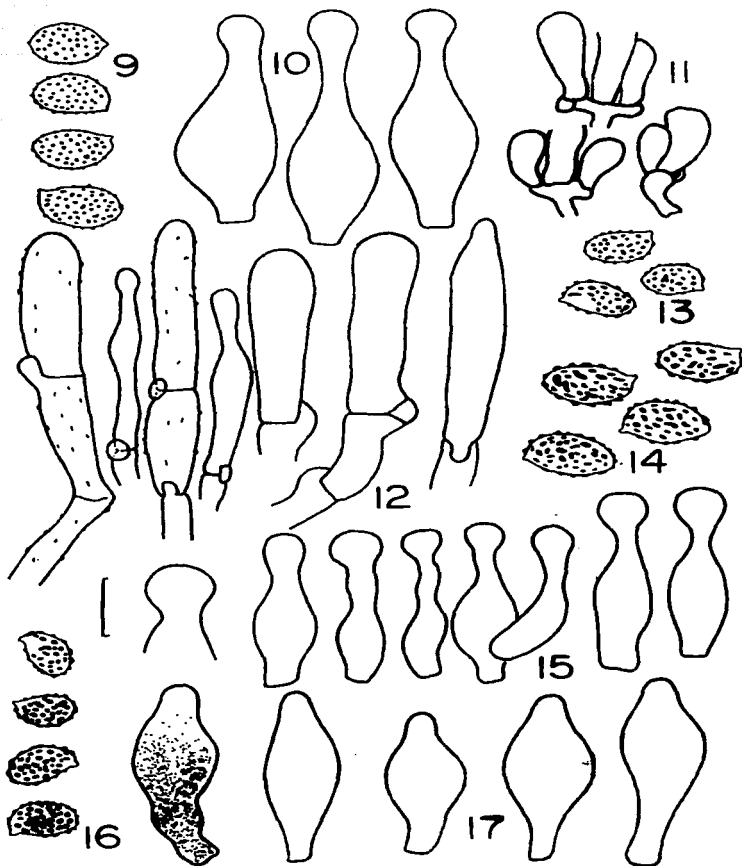
The type specimen was found causing a whitish rot according to the collector; this was also mentioned by Murrill (1940). *G. armillatus* is morphologically closely related to *G. spectabilis* (Fr.) A. H. Sm.; a specimen annotation, P. R. Harding indicated that this material was *G. spectabilis*. Hesler (1969) distinguished both species by the non-dextrinoid spores and the pileus trama radial in *G. armillatus*; nevertheless the spores are dextrinoid in the type of *G. armillatus* and the pileus trama in European materials of *G. spectabilis* is radial and not interwoven as Hesler mentioned. Fries described also *G. junonius* (Fr.) Orton, considered by some authors as a synonym and the valid name of *G. spectabilis*. Bon & Roux (2002) accepted both of Fries' taxa and distinguished them mainly by spore size: (7-) 8 - 9.5 (- 10) x 5 - 5.5 (- 6) μ m in *G. spectabilis*, and (9 -) 10 - 11 (- 12) x 5 - 6 (- 6.5) μ m in *G. junonius*. The latter also has a more slender stature. The specimens that I have reviewed in this complex with small spores (*G. spectabilis* sensu Bon & Roux) have a ramose subhymenium. However, in the specimens with big spores (*G. junonius* sensu Bon & Roux), I found two groups of subhymenia: one group with cellular subhymenium and the other with ramose subhymenium. Basidiomata stature showed no pattern. Until now, I have not seen another difference among the specimens with ramose or cellular subhymenium, so that a clear distinction cannot be drawn between the two. Further studies are needed to clarify the differences among these taxa and the status of the species in this complex. In the meantime, I consider *G. junonius* with a ramose subhymenium and *G. armillatus* with a cellular subhymenium.

Gymnopilus bryophilus Murrill, Mycologia 5: 22-23, 1913.

Figs. 9 - 12

Compilation of data included in two labels from the type collection taken when fresh are "Pileus 2 - 5 cm, convex, obtuse, dry, velvety, densely appressed-fibrillose, rich uniform ferruginous or ferruginous-brown from the first, (margin) even, not striate. Lamellae sinuate-decurrent or sinuate with decurrent tooth, crowded, broad, plane, ferruginous. Spores ochraceous-ferruginous or light ferruginous, subglobose, smooth, 6 x 5 μ . Veil not clearly seen. Stipe often eccentric, 2 - 4 cm x 3 - 4 mm, cylindrical, fibrillate, brownish or pale fuscous, solid, fleshy, yellow within."

Basidiospores 5.2 - 6.4 x (3.6 -) 4 - 4.8 μ m. Q = 1.16 - 1.6, broadly ellipsoid to ellipsoid, with obtuse or subacute apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small to medium, without germ pore, without plage and suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* (17.6 -) 20 - 28.8 x 5.6 - 6.4 (- 7.2) μ m, clavate or cylindric-clavate, with or without central constriction, tetraspored, hyaline or yellowish, rarely with yellowish-brown content, sterigmata 1.6 - 4.8 μ m long. *Pleurocystidia* absent. *Pseudocystidia* absent or rare, 18.4 - 20.8 x 6.8 - 9.6 μ m, claviform, widely rostrate, hyaline or yellowish. *Cheilocystidia* (16 -) 20.8 - 25.6 x 5.6 - 7.6 μ m, apex 2.4 - 4 μ m diam., lecythiform, capitate or subcapitate apex, rarely obtuse, hyaline or with yellowish or orange-



Figs. 9 - 17. 9 - 12: *Gymnopilus bryophilus*. 9: spores. 10: cheilocystidia. 11: subhymenium. 12: caulocystidia. 13: *G. capitatus*, spores. 14 - 15: *G. chrysotrichoides*. 14: spores. 15: cheilocystidia. 16 - 17: *G. dilepis*. 16: spores. 17: pseudocystidia. Scale bar: 9 - 10 = 6 μ m. 11 - 12 = 12 μ m. 13 - 17 = 8 μ m.

yellow content. *Subhymenium* ramose. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae 4 – 9.6 μm diam., slightly thickened walls, yellowish. *Pileus trama* radial, hyphae slightly thickened walls, yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae 2.4 – 16 μm diam., prostrate to suberect, sometimes in tufts, septate, with clamp connections, thin-walled, orange-brown, with encrusted pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 31.2 – 48.8 \times 3.5 – 9.6 μm , clavate, cylindrical, cylindrical-flexuose, cylindrical-ventricose, with obtuse, subcapitate or occasionally apex rostrate, hyaline to yellowish, some with scarce encrusted pigment, in tufts at stipe apex, less abundant but present at middle and base of stipe. *Clamp connections* present, in the pileipellis, subhymenium and stipe hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: blackish-red.

Type: Jamaica, Port Antonio, on decayed mossy log, November 24, 1902. *F. S. Earle* 613 (NY).

As first noted by Horak (1989), who also studied the type specimen of *G. bryophilus*, it is characterized by a strongly eccentric stipe, sometimes almost lateral and never central in adult material. The type comprises approximately 19 well preserved specimens. The description from fresh material indicated "veil not clearly seen" (see above); however, veil rests could be observed in some specimens. Hesler (1969) described ventricose-capitate, buried pleurocystidia, and mentioned the cheilocystidia as inconspicuous. I did not find pleurocystidia; pseudocystidia were present in some basidiomata and cheilocystidia were very common and conspicuous. Horak (1989) also did not observe pleurocystidia and described cheilocystidia as fusoid with a subcapitate or conical apex. I found the majority of cheilocystidia with capitate apices.

The cystidia present on the sides of the lamellae in this species are considered pseudocystidia, because they are not constantly present, and can be absent, rare or very abundant depending on the specimen observed. In many cases they are filled with an oily or granulose yellowish to orange-brown content, and originate below the basidia. I have not observed a connection between lactiferous hyphae and cystidia. The pseudocystidia have also been observed in the following species: *G. dilepis*, *G. lepidotus* and *G. subearlei*.

Gymnopilus capitatus Guzm.-Dáv. & Guzmán. *Rev. Mex. Mic.* 2: 180, 1986.

Fig. 13

Basidiospores 6.8 – 8 \times 4.4 – 5.2 (–5.6) μm , $Q = 1.38 - 1.58 (-1.67)$, ellipsoid, with obtuse to subacute apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small to medium, without germ pore, with plage, without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* 24 – 47.2 \times 4.8 – 8 μm , clavate, with central constriction, tetraspored, hyaline or with yellowish or yellowish-brown content, sterigmata 2.4 – 6 μm long. *Pleurocystidia* 15.2 – 26.4 \times 6.4 – 10.4 μm , apex 3.6 – 6.4 μm diam., narrowly utriform, lecythiform, with short neck, subcapitate or capitate, hyaline, with yellowish content; irregularly distributed, some with a

yellowish drop in the apex. *Cheilocystidia* 21.6 – 36.8 x 4.4 – 10 µm, apex 3.6 – 7.6 µm diam., lecythiform, tibiiform, cylindrical, rarely narrowly utriform, with short or long neck, subcapitate or capitate, hyaline or with yellowish or yellowish-brown content. *Subhymenium* cellular. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae 10.4 – 16.4 µm, thin to slightly thickened walls, yellowish to yellowish-brown in mass. *Pileus trama* radial, hyphae thin to slightly thickened walls, yellowish to yellowish-brown, with lactiferous hyphae. *Pileipellis* a cutis, hyphae 4.8 – 13.6 µm diam., prostrate, thin-walled, yellowish or orange-brown, with encrusted pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 14.8 – 59.2 x 3.2 – 14.4 µm, apex 2 – 7.6 µm diam., cylindrical, clavate, lecythiform, tibiiform, with obtuse, subcapitate, capitate or mucronate apex, hyaline or with yellowish, yellowish-brown, orange-brown or dark brown content, some with encrusted pigment in bands, in tufts at the apex and middle of the stipe. *Clamp connections* present, in the pileipellis, hymenophoral trama and stipe hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

Type: Mexico, Veracruz, road Orizaba to Tehuacán, S of Nogales, Huilupan, on wood probably of *Quercus*, July 30, 1992, G. Guzmán 30552 (XAL).

Gymnopilus chrysotrichoides Murrill, Mycologia 5: 21, 1913.
= *Gymnopilus palmicola* Murrill, Mycologia 5: 23, 1913.

Figs. 14 – 15

Basidiospores 8.4 – 10.4 x 5.6– 6.8 µm. Q = 1.38 – 1.57, ellipsoid, with obtuse, acute or truncate apex, slightly thickened walls, verrucose, warts large, without germ pore, without plage or only slightly evident, with or without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* 17.6 – 27.2 x 6.4 – 12 µm, clavate, tetraspored, hyaline or with granulose orange-brown content. *Pleurocystidia* absent. *Cheilocystidia* 20 – 24.8 x 4 – 6.4 µm, apex 4 – 6.8 µm diam., tibiiform, lageniform, rarely narrowly utriform, with capitate, occasionally subcapitate apex, hyaline or with granulose yellowish content. *Subhymenium* not observed. *Hymenophoral trama* subparallel, interwoven towards the join with the pileus, hyphae 4 – 17.6 µm diam., thin to slightly thickened walls, hyaline or yellowish, lactiferous hyphae present. *Pileus trama* interwoven, hyphae 2.4 – 15.2 µm diam., thin to slightly thickened walls, yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae 4 – 14.4 µm diam., encrusted with pigment in bands, yellowish to orange-yellow. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* not observed. *Veil* formed by hyphae 1.6 – 7.2 µm diam., intermixed, thin to slightly thickened walls, septate, with clamps, the majority without encrusted pigment, but tufts of hyphae with abundant yellowish encrusted pigment. *Clamp connections* present, only in the veil hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH in dry pileus: dark blood red.

Type: Cuba, Managua, on dead coconut log (*Cocos*), October 2, 1904, Earle 270 (NY).

The type material, which comprises more than 18 basidiomata, some of them fragmented in pieces, is not in very good condition. Murrill (1913) described this species with a glabrous pileus; however, some basidiomata in the type specimen have many little, purplish to reddish-brown scales, probably erect when fresh, and others have a fibrillose pileus. Hesler (1969) also did not take into consideration the ornamentation of the pileus and described it as in the original paper. Hesler did not observe clamp connections; I only observed clamps in the veil hyphae, mainly because of the specimen condition. Furthermore, it was not possible to observe the subhymenium and the caulocystidia.

This species has affinities with other tropical species with reddish scales on the surface of the pileus, but separate from them because of its larger spores, except from *G. palmicola* Murrill, described in the same paper by Murrill (1913) also from Cuba (see under this species). *Gymnopilus chrysotrichoides* and *G. palmicola* are very similar in all respects; the only differences between them are the radial pileus trama near the hymenium and the presence of caulocystidia in the last species. I propose these species as synonyms. Since both names are legitimate, and are of equal priority, and since no earlier synonymy of these two names has been proposed, I hereby designate *G. palmicola* as the correct name to use when these names are considered synonyms.

Gymnopilus dilepis (Berk. & Broome) Singer, Lilloa 22: 560, 1951.
= *Agaricus dilepis* Berk. & Broome, J. Linn. Soc., Bot. 11: 542, 1871.

Figs. 16 - 18

Basidiospores 6 - 7.6 x 4.8 - 6 μm . Q = 1.23 - 1.5, broadly ellipsoid to ellipsoid, with obtuse apex, slightly thickened walls, verrucose, warts medium to large, without germ pore, with plage, with or without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid (almost immediately). *Basidia* clavate, with or without central constriction, tetraspored, some bispored, hyaline or with yellowish or orange-brown content. *Pseudocystidia* 20 - 27.2 x 7.2 - 8.8 μm , apex 3.2 - 4.4 μm diam., utriform or clavate with a wide rostrum, to widely subfusiform with a wide apex, hyaline or with yellowish content, rarely with an oily-granulose orange-brown content, originated in the same level as the basidia or below from the tramal hyphae, abundant or rare depending on the position in the hymenophore. *Cheilocystidia* 20.8 - 30.4 x 8 - 11.2 μm , apex 2.4 - 4.8 μm diam., utriform or clavate with a wide rostrum, hyaline or yellowish, occasionally with granulose yellowish-brown content, some with incrustations in the apex, not abundant, disperse or in tufts in the lamellae edge formed by a palisade of compact cells. *Subhymenium* probably inflated-ramose. *Pileus trama* probably radial (caramelized), hyphae thin-walled, hyaline to yellowish, septate with clamp connections. *Pileipellis* a cutis, hyphae 3.2 - 8.8 μm diam., coarsely encrusted with brown pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* not observed. *Clamp connections* present, in the pileus trama and subhymenium hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

Type: Sri Lanka, Central Prov., Kandy Distr., Peradeniya, on dead wood, January 1859, Thwaites 878 (K 75157).

The type consists of two small slices of the basidioma glued to a paper, almost without lamellae, plus a small slice of the pileus with broken lamellae. All the material was completely contaminated with molds, thus making observations extremely difficult; however, some structures were recovered. There was not enough stipe material present, thus caulocystidia were not observed. Pegler (1986) described the type and other materials from Sri Lanka, but he did not mention the pileus trama and caulocystidia. It was not possible to observe the metachromicity in the spores; the tissue became compress with cresyl blue and the spores were not visible. Because the shortage of material, further attempts were not tried. This species is very closely related to *G. lepidotus* Hesler (see below).

Gymnopilus fulvosquamulosus Hesler, North Amer. Sp. *Gymnopilus*: 24, 1969.

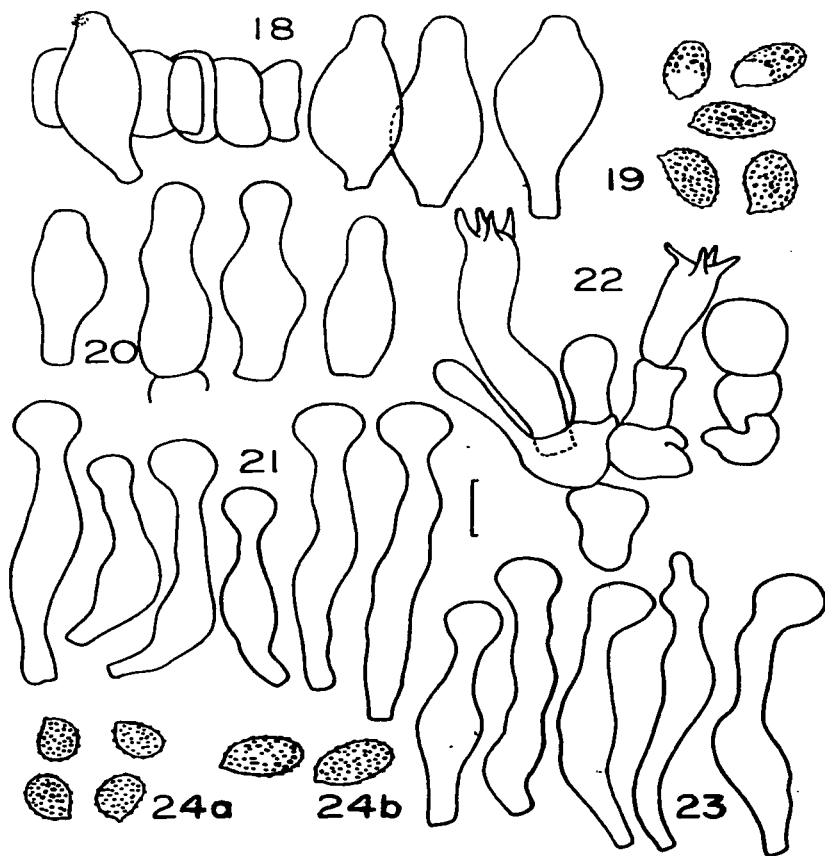
Figs. 19 - 23, 59, 65

Basidiospores (7.5 -) 8 - 11 (- 12) x 5 - 6.5 μm . Q = (1.54 -) 1.57 - 1.71 (- 1.75), ellipsoid to oblong, with obtuse apex, subacute or truncate, slightly thickened walls, verrucose, warts small to medium, without germ pore, with plage sometimes very large, without suprahilar depression or very slight, orange-brown in KOH, dextrinoid (almost immediately), metachromatic (endosporium reddish with Cresyl blue mounted in water). *Basidia* 25 - 33 (- 40.8) x 5.5 - 7 (- 8) μm , clavate, bi or tetraspored, with yellowish granulose content, sterigmata 1 - 4 μm long. *Pleurocystidia* 19 - 26 x 6 - 7 μm , apex 3 - 6 μm diam., utriform to ventricose, with obtuse to subcapitate apex, yellowish, rare. *Cheilocystidia* 28.8 - 47.2 x 4.4 - 7.2 μm , cylindric-lecythiform or cylindric-ventricose to flexuose with capitate apex, hyaline or yellowish. *Subhymenium* cellular. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae slightly thickened walls, yellowish. *Pileus trama* interwoven and loose to the pileipellis, radial and compact to the hymenium, hyphae thin to slightly thickened walls, hyaline to yellowish. *Pileipellis* a cutis with prostrate to suberect hyphae, orange-brown, coarsely encrusted with brown pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 32 - 48 x 4 - 7.2 μm , apex 4.8 - 8 μm diam., cylindric-ventricose to flexuose, with capitate apex, some with the capitulum mucronate, hyaline, with or without oily yellowish content, in tufts at the stipe apex, very abundant. *Clamp connections* present, in the hymenophoral trama and subhymenium hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: blackish-red in the scales and reddish-orange in the surface.

Type: USA, Michigan, Wayne Co. on hardwood, September 13, 1965. *S. Mazzer s.n.* (*A. H. Smith 72586*)(MICH).

Hesler (1969) described smaller spores [7 - 9 (- 10) μm] and cheilocystidia (24 - 33 μm long). The truncate apex of the spores is evident in many of them and could be a key micromorphological character. It seems that it is a common species in the USA (Smith-Weber & Smith, 1985).



Figs. 18 - 24. 18: *Gymnopilus dilepis*, cheilocystidia. 19 - 23: *G. fulvosquamulosus*, 19: spores, 20: pleurocystidia, 21: cheilocystidia, 22: subhymenium. 23: caulocystidia. 24: *G. galerinopsis*, a: spores type a, b: spores type b. Scale bar = 8 μ m.

Gymnopilus gaterinopsis Guzm.-Dáv., Mycotaxon 50: 335, 1994.

Fig. 24a - b

Basidiospores of two types: a) $6 - 7.2 \times 4.4 - 5.2 \mu\text{m}$, $Q = 1.23 - 1.5 (- 1.64)$, widely ellipsoid to ellipsoid, more abundant, b) $7.6 - 8.8 \times 4.8 - 5.6 \mu\text{m}$, $Q = 1.5 - 1.62$, ellipsoid to oblong, less common than type a; both types: with obtuse apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small to medium, without germ pore, without plage, without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, non metachromatic. *Subhymenium* ramose. *Clamp connections* present, in the pileipellis, pileus trama and subhymenium hyphae.

KOH on dry pileus: reddish-black.

Type: Mexico, Veracruz, Municipio de Xico, 1.5 km S Ingenio El Rosario, Los Gallos, *Pinus-Abies* forest, October 9, 1986. *L. Villarreal 2684* (XAL).

This species was described with spores ($6 - 6.4 - 9.6 \times 4.4 - 4.8 (- 5.6) \mu\text{m}$, a wide range including the two types of spores that even can be appreciated in the original drawings (Guzmán-Dávalos, 1994).

Gymnopilus hemipenetrans Guzm.-Dáv., Mycotaxon 50: 338, 1994.

Fig. 25

Basidiospores $6.4 - 7.6 (- 8.4) \times 4.4 - 5.2 (- 5.6) \mu\text{m}$, $Q = 1.38 - 1.58 (- 1.64)$, ellipsoid, rarely oblong, with obtuse or subacute apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small, without germ pore, without plage, without suprahilar depression or very slight, yellowish-brown in KOH, dextrinoid, non metachromatic. *Subhymenium* cellular, with clamp connections.

KOH on dry pileus: dark orange-brown to red.

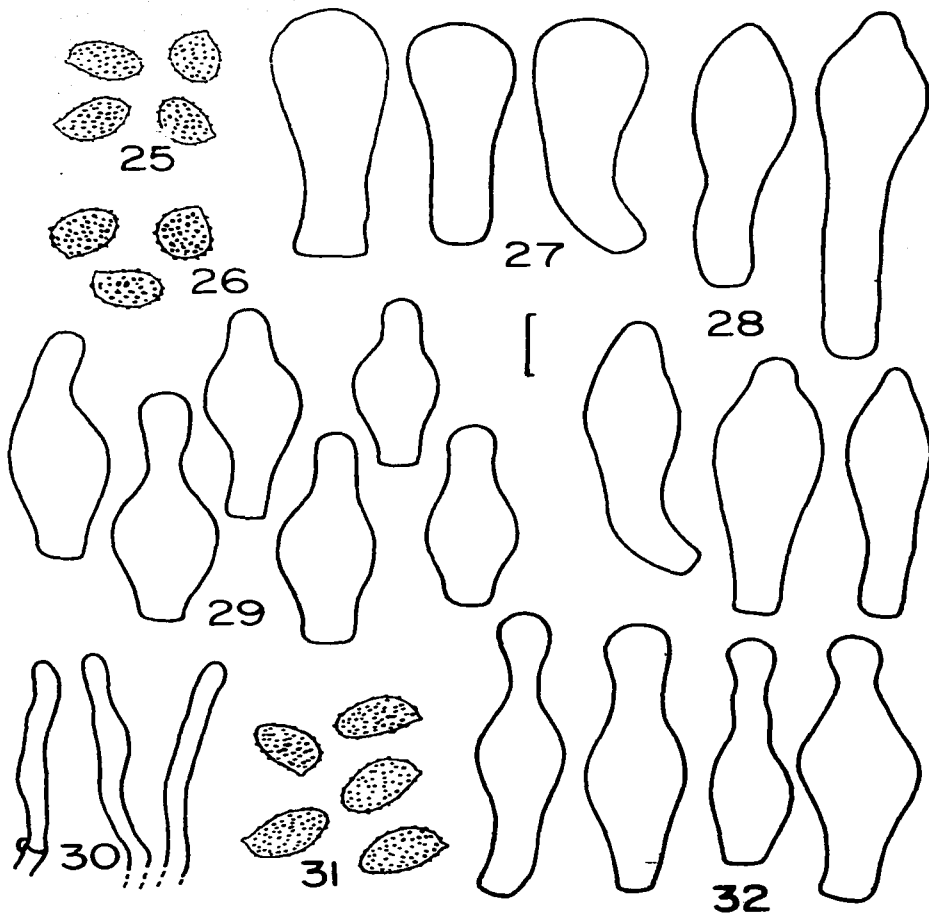
Type: Mexico, Chiapas, km 18 road Ocozocuatla - Apic-pac, Laguna Bélgica, perennifolius tropical forest, September 18, 1992. *G. Guzmán 30519* (XAL).

This species was described with spores slightly larger, $6 - 8.8 \mu\text{m}$ long., when I re-studied the type I found they are smaller.

Gymnopilus lepidotus Hesler, North Amer. Sp. *Gymnopilus*: 40, 1969.

Figs. 26 - 30, 60

Basidiospores $6.4 - 7.2 \times 4.8 - 5.6 \mu\text{m}$, $Q = 1.23 - 1.38$, broadly ellipsoid or ellipsoid, with obtuse apex, slightly thickened walls, verrucose, warts medium to large, without germ pore, without plage, with or without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* $23.2 - 25.6 \times 6.4 - 7.2$



Figs. 25 - 32. 25: *Gynnopilus hemipenetrans*, spores. 26 - 30: *G. lepidotus*. 26: spores, 27: basidiolae, 28: pseudocystidia, 29: cheilocystidia. 31 - 32: *G. luteocarneus*. 31: spores, 32: pleurocystidia. Scale bar: 25 - 26 & 31 - 32 = 8 μ m, 27 - 29 = 6 μ m, 30 = 12 μ m.

μm , clavate, tetraspored, hyaline or with yellowish or orange-brown content, sterigmata 2.4 – 4 μm long. *Basidioles* 18.4 – 24 x 6.8 – 8 μm , clavate, with orange to orange-brown content. *Pseudocystidia* originated in the same level as the basidia or below from the tramal hyphae, 24 – 35.2 x 5.6 – 8 (– 12.5) μm , subfusiform, subutriform or clavate with a wide rostrum, hyaline (rare) or with yellowish content, many with an oily-granulose orange-brown content, very abundant. *Cheilocystidia* 16 – 22.4 x 5.6 – 7.2 μm , apex 2.4 – 3.6 μm diam., narrowly lageniform to utriform, with obtuse or rarely subcapitate apex, neck long or short, hyaline or with yellowish to orange-brown content; edge heteromorphous, fertile. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae thin to slightly thickened walls, hyaline to yellowish, lactiferous hyphae abundant. *Subhymenium* ramose. *Pileus trama* radial, hyphae thin to slightly thickened walls, hyaline to yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae 4.8 – 14.4 μm diam., prostrate, some in tufts and suberect to erect forming the scales, yellowish, scarcely encrusted with brown pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 30.4 – 40 x 4.8 – 6.4 μm , cylindrical, clavate, flexuose, hyaline, in tufts at the stipe apex, also in the stipe base but rare. *Veil* formed by hyphae septate, with clamps, hyaline to yellowish, with yellowish encrusted pigment in bands, lactiferous hyphae also present but rare. *Clamp connections* present, in the pileipellis, hymenophoral trama, subhymenium, veil and stipe hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: dark blood-red.

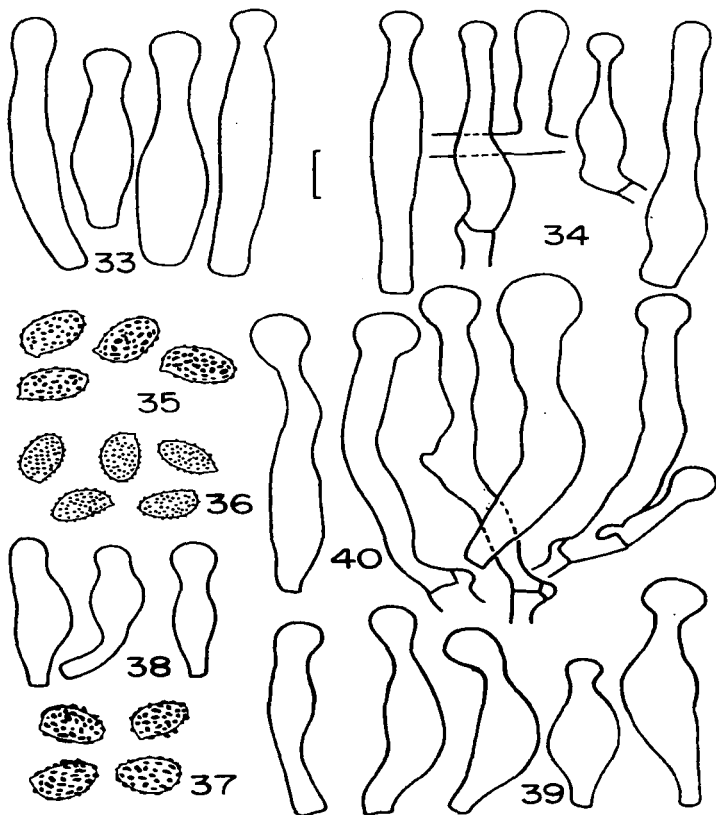
Type: USA, Florida, Natural Bridge, on gum log, July 31, 1954, T. H. Campbell 21453 (TENN).

The type material has about 14 basidiomata, the majority in good shape. Hesler (1969) described the pileus as 4 – 8 mm, surely a mistake, because even in dry specimens they are bigger. In the type there is a typewritten description by Hesler which gave measures "9 (?) – 22 mm" as the size of the pileus in fresh specimens; these numbers are crossed out, maybe by Hesler himself. This species is very similar to *G. dilepis* and probably a synonym. The differences are the form of the cheilocystidia, widely rostrate and without a neck in *G. dilepis*, the distribution, Paletropical for *G. dilepis* and Neotropical for *G. lepidotus* and probably the subhymenium. In the type of *G. dilepis* it was not possible to clarify with exactitude the subhymenium type; however, in specimens of this species from India, the subhymenium was ramose-inflated (Thomas et al., 2003).

Gymnopilus luteocarneus Hesler, North Amer. Sp. *Gymnopilus*: 62, 1969.

Figs. 31 – 34

Basidiospores 7.2 – 8.8 x 4.4 – 5.6 μm , Q = 1.5 – 1.73, ellipsoid to oblong, with obtuse or acute apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small, without germ pore, without plage, without suprahilar depression or very slight, orange-brown with reddish tinges in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* 24.8 – 35.6 x 5.6 – 8.4 μm , clavate, with or without central constriction, tetraspored, hyaline, sterigmata 3.2



Figs. 33 - 40. 33 - 34: *Gymnopilus luteocarneus*. 33: cheilocystidia. 34: caulocystidia. 35: *G. medius*, spores. 36: *G. nevadensis*, spores. 37 - 40: *G. oregonensis*. 37: spores. 38: pleurocystidia. 39: cheilocystidia. 40: caulocystidia. Scale bar = 8 μ m.

- 4.8 μm long. *Pleurocystidia* 28.8 - 36 x 7.2 - 11.2 μm , apex 4.4 - 5.6 μm diam., utriform, narrowly lageniform to lecythiform, with obtuse or subcapitate apex, neck long or short, hyaline, rarely with yellowish content mainly to the apex, rare but conspicuous. *Cheilocystidia* 29.6 - 44 x 5.2 - 8.8 μm , apex 5.2 - 6.4 μm diam., cylindrical to narrowly lageniform, with subcapitate or capitate apex, hyaline, many with yellowish content. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae thin-walled, hyaline to yellowish, some with yellowish encrusted pigment. *Subhymenium* ramose. *Pileus trama* radial, hyphae thin to slightly thickened walls, hyaline. *Pileipellis* a cutis, hyphae 2.4 - 9.6 μm diam., prostrate with endings suberect, orange-brown, with encrusted pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* (20 -) 25.6 - 46.4 x 3.6 - 7.2 μm , apex 4 - 6 μm diam., cylindrical, cylindrical-ventricose or narrowly lageniform, with an obtuse, subcapitate or capitate apex, occasionally clavate, hyaline, or with yellowish content, very abundant at the stipe apex, forming a palisade. *Clamp connections* present, in the hymenophoral trama, subhymenium and stipe hyphae. No pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: dark red.

Type: USA, California, Marin Co., Alpine Lake, solitary to scattered on dead conifer logs, November 30, 1964, H. D. Thiers 11815 (SFSC).

Hesler (1969) described the pleurocystidia longer, 34 - 44 μm long, 1 found shorter.

Gymnopilus medius Guzm.-Dáv., Mycotaxon 50: 339, 1994.

Fig. 35

Basidiospores 8 - 10 (- 10.8) x 5.2 - 6 (- 6.4) μm , Q = 1.4 - 1.6 (- 1.67) (- 1.8), ellipsoid, rarely oblong, with obtuse, subacute or shortly truncate apex, slightly thickened walls, verrucose, warts medium to large, without germ pore, with indistinct plage, but in some spores conspicuous, with suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, no metachromatic. *Subhymenium* cellular. *Clamp connections* present, in the pileipellis, hymenophoral trama and subhymenium hyphae.

KOH on dry pileus: dark red.

Type: Mexico, Veracruz, Municipio de Actopan, Estación Biológica El Morro de la Mancha, deciduous tropical forest, April 19, 1990, J. García-Franco s.n. (XAL).

Gymnopilus nevadensis Guzm.-Dáv. & Guzmán, Mycotaxon 41: 49, 1991

Fig. 36

Basidiospores (6.8 -) 7.2 - 8.8 (- 9.6) x 4 - 5.2 μm , Q = (1.42 -) 1.5 - 1.73, ellipsoid to oblong, with obtuse or subacute apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small, without germ pore, without plage, with or without suprahilar depression.

yellowish-brown to orange-brown in KOH, dextrinoid, non metachromatic. *Subhymenium* probably cellular. *Clamp connections* present, in the pileipellis and hymenophoral trama hyphae. KOH on dry pileus: dark brownish-red.

Type: Mexico, Jalisco, Municipio de Zapotlán el Grande, Nevado de Colima foothills, El Floripondio, L. Guzmán-Dávalos 3469 (IBUG).

The type is not in very good condition. The subhymenium apparently was cellular before dispersing the material; however, it is impossible to see individual elements because they became degraded.

Gymnopilus oregonensis Murrill, North Amer. Flora 10: 207, 1917.

Figs. 37 - 40

Basidiospores 7.2 - 8.8 x 5.6 - 6.8 μm , Q = 1.25 - 1.47, ellipsoid, some widely ellipsoid, with truncate apex, slightly thickened walls, verrucose to almost tuberculate, warts large to very large, without germ pore (but see discussion below), without plage or not very evident, without suprahilar depression, light ferruginous-brown in KOH, dextrinoid, non metachromatic. *Basidia* 25.6 - 38.8 x 6.4 - 7.6 μm , clavate, with or without central constriction, tetraspored, hyaline or with yellowish content, sterigmata 3.6 - 7.2 μm long. *Pleurocystidia* 20.8 - 25.6 x 3.2 - 5.6 μm , apex 4 - 4.8 μm diam., utriform or cylindric-ventricose, subcapitate, hyaline or yellowish. *Cheilocystidia* 24 - 36 x 5.6 - 9.6 μm , apex 4 - 6.4 μm diam., lecythiform or cylindric-ventricose, subcapitate or capitate, hyaline or yellowish. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae 10 - 17.2 μm diam., thin, slightly thickened to thick walls, hyaline to yellowish. *Subhymenium* ramose. *Pileus trama* radial, hyphae 2.4 - 8 μm diam., thin to sub-thick walled, hyaline to yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae 2.4 - 17.6 μm diam., prostrate, strongly encrusted with orange pigment. *Pileocystidia* absent. *Cautocystidia* (14.4 -) 24 - 60 x 4 - 8 μm , apex 4.8 - 9.2 μm diam., cylindrical, flexuose or narrowly lecythiform, with capitate apex, occasionally subcapitate, hyaline or with yellowish or orange content, in a palisade at the stipe apex. *Clamp connections* present, in the pileipellis, hymenophoral trama, subhymenium and stipe hyphae. A yellow pigment does not dissolve when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: blackish-red.

Type: USA, Oregon, Glen Brook, on fir log, November 7, 1911, W. A. Murrill 739 (NY).

This species is distinct from others in the genus by its tuberculate spores, with a truncate apex, and the absence of yellow pigment when lamellae are mounted in KOH. Because the spores have a truncate apex, they can mistakenly be thought to have a germ pore; no species of *Gymnopilus* is known with a germ pore. Murrill (1917) described the spores as "finely echinulate", and then Hesler (1969) as

"minutely verruculose", surely a mistake because in Hesler's notes, kept with the type material, he wrote down "wartily-tuberculate". Also Hesler (1969) did not mention the presence of caulocystidia, and specifically stated the absence of clamp connections, both present in the type.

Gymnopilus patmicola Murrill, Mycologia 5: 23, 1913.

= *Gymnopilus chrysotrichoides* Murrill, Mycologia 5: 21, 1913.

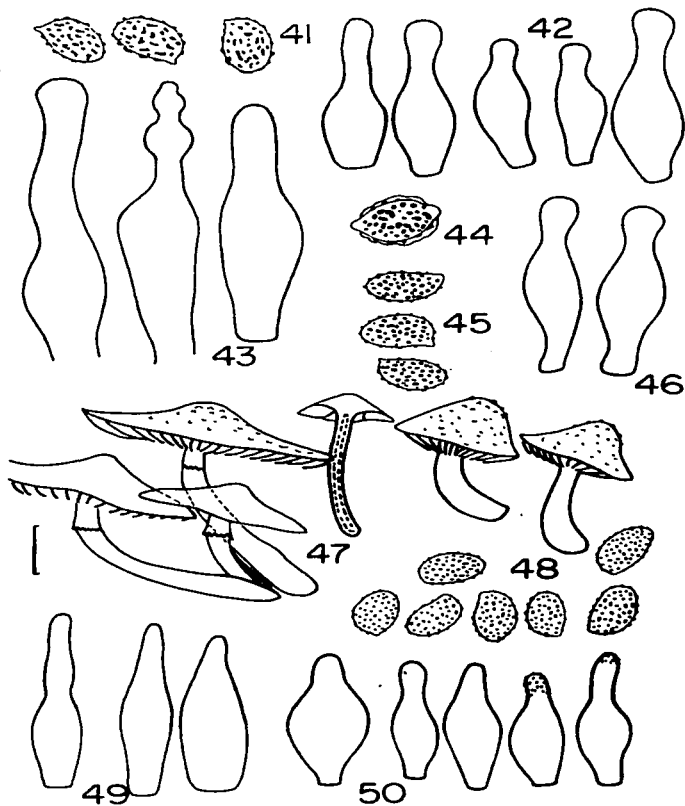
Figs. 41 - 43, 61

Data included in the type material: "Pileus 2 - 5 cm, convex to expanded or at length depressed, pale ferruginous to ochraceous, dry, floccose-squamose, (margin) even, not striate. Lamellae adnate, subcrowded, broad, at length ventricose, dull amber, stained ferruginous by spores. Spores ferruginous, echinulate-punctate, $10 \times 6 \mu$. Veil strongly developed, pale yellowish, subannulate. Stipe 3 - 5 cm \times 3 - 5 mm, cylindrical, slightly fibrillate, subconcolorous but paler, solid, fleshy, pale yellow within. Observed from dried specimens, no note in the fresh plant". In the dry material squamules present on the pileus are darker than the surface or background, dark orange-brown to reddish-brown on a yellowish surface.

Basidiospores 8 - 11.2 (- 12) \times (5.2 -) 5.6 - 7.2 (- 8) μ m, Q = 1.33 - 1.75, ellipsoid, with obtuse or truncate apex, slightly thickened walls, verrucose to almost tuberculate, warts large to very large, without germ pore, without plage, with suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* 28 - 32 \times 7.2 - 10.4 μ m, clavate, without central constriction, tetraspered, hyaline or with yellowish or yellowish-brown content, sterigmata 1.6 - 4 μ m long. *Pleurocystidia* absent. *Cheilocystidia* 20.8 - 28.8 \times 5.6 - 8.4 μ m, apex 3.2 - 4.8 μ m diam., narrowly lageniform, utriform, with obtuse or subcapitate apex, neck short or long, hyaline or with yellowish content. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae 10 - 15.6 μ m diam., thin, slightly thickened walls, hyaline to yellowish, some with encrusted walls. *Subhymenium* cellular, yellowish. *Pileus trama* interwoven but radial near the hymenium, hyphae 10.8 - 20.4 μ m diam., thin, slightly thickened walls, hyaline to yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae 4.4 - 12.8 μ m diam., prostrate, yellowish, with encrusted yellowish-brown pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 44 to very large (continuous with stipe hyphae) \times 5.2 - 6 μ m, narrowly sublageniform, ventricose, with obtuse apex, subcapitate or moniliform, very rare, in tufts at the stipe apex. *Clamp connections* present, in the pileus trama and subhymenium hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: reddish-orange.

Type: Cuba, near Baracoa, at the base of El Yunque, Cooper's ranch, caespitose on dead logs of royal palm (*Oreodoxa*), March 1903. L. M. Underwood & F. S. Earle 1134 (NY).



Figs. 41 - 50. 41 - 43: *Gymnopilus palmicola*. 41: spores. 42: cheilocystidia. 43: caulocystidia. 44: *G. robustus*. spore. 45 - 46: *G. rufosquamulosus*. 45: spores. 46: cheilocystidia. 47 - 50: *G. subearlei*. 47: basidiomata. 48: spores. 49: pseudocystidia. 50: cheilocystidia. Scale bar = 8 μ m, except 47 = 105 mm.

Additional specimens: Mexico, Oaxaca (developed in a greenhouse in Cambridge, Massachusetts, USA), on living orchid, October 25, 1946, *R. Singer s.n.* (FH), USA, Florida, near Sebring, Highlands Hammock, State Park, on fallen trunks of Sabal palmetto, September 4, 1942, *R. Singer s.n.* (F-545, FH).

The type comprises four basidiomata, only one complete, all of them with the veil missing. Hesler (1969) described pleurocystidia "26 – 35 x 6 – 8 μ , colorless, clavate, at times mucronate", and Pegler (1987) indicated pleurocystidia as abundant, "cylindric-fusoid, occasionally mucronate, either hyaline or with dark ferruginous contents". I did not find pleurocystidia, and maybe the cystidia observed by Hesler and Pegler were basidioles or pseudocystidia, which presence is quite variable according to the specimen observed. Hesler did not observe caulocystidia, but R. E. Halling did, present at the stipe apex, scattered, and sometimes collapsed, according to an annotation from September 30, 1985. It seems that caulocystidia are not very consistent in this species.

As mentioned under *G. chrysotrichoides*, I propose these species as synonyms and have designated *G. palmicola* as the correct name for the species. The major reason for this choice is that the type specimen of the latter is in better condition. The pileus with reddish squamules, and the large spores with a truncate apex and large warts are all characteristic of this species. The habitat is mainly on palms.

The specimens collected by Singer were determined by him as *G. aculeatus* (Bres. & Roumg.) Singer (Singer, 1951); however, this species has spores 7 – 6 x 4 – 4.5 μ m according to the original description of *Pholiotia aculeata* Bres. & Roumg. (Bresadola and Roumeguère, 1890). So these specimens correspond to *G. palmicola* (Hesler, 1969; Guzmán-Dávalos, 1996).

Gymnopilus robustus Guzm.-Dáv., Mycotaxon 50: 343, 1994.

Fig. 44

For a complete macro- and micromorphological description see Guzmán-Dávalos & Ovrebo (2001). Here I mention only new data.

Basidiospores non metachromatic. *Subhymenium* ramoso. *Clamp connections* present, in the pileipellis, pileus trama, subhymenium and stipe hyphae.

Type: Mexico, Nayarit, Municipio de Las Varas, road Chacala – Chacalilla, gregarious on a rotten palm stipe, November 21, 1986, *O. Vargas 19* (IBUG).

Gymnopilus rufosquamulosus Hesler, North Amer. Sp. *Gymnopilus*: 28, 1969.

Figs. 45 – 46, 66

Basidiospores 8 – 10 X 5.2 – 6 μ m, Q = 1.43 – 1.71, ellipsoid to oblong, with obtuse apex, slightly thickened walls, verrucose, warts medium, without germ pore, without plage or almost not evident, with very slight or without suprahilar depression, orange-

brown in KOH, dextrinoid, not metachromatic. *Basidia* 21–25 × 6–8 μm, clavate, bi or tetraspored, hyaline, sterigmata 2–4 μm long. *Pleurocystidia* absent. *Cheilocystidia* 21.6–28.8 × 6–8 μm, apex 4–5 μm, lecythiform, utriform, with obtuse to capitate apex, hyaline or yellowish. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae hyaline to yellowish. *Subhymenium* cellular. *Pileus trama* interwoven, hyphae thin to slightly thickened walls, hyaline to yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae prostrate, hyaline or yellowish-brown, occasionally with encrusted pigment. *Pileocystidia* absent. Terminal elements of cutis 44–57 × 7–13 μm, clavate, cylindrical, yellowish-brown, some with encrusted pigment. *Caulocystidia* absent. *Clamp connections* present, in the pileipellis and hymenophoral trama hyphae. No pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: dark red.

Type: USA, Texas, Arkansas Co., Rockport, on oak trees, August 25, 1966, J. Dean 70 (MICH).

The type specimen has two well-preserved basidiomata. In dry condition some areas of green pigment can be observed on the pileus surface. Hesler (1969) described pileocystidia 30–60 × 7–11 μm. True pileocystidia are not present in the type material, there are only terminal hyphae not really differentiated from the hyphae.

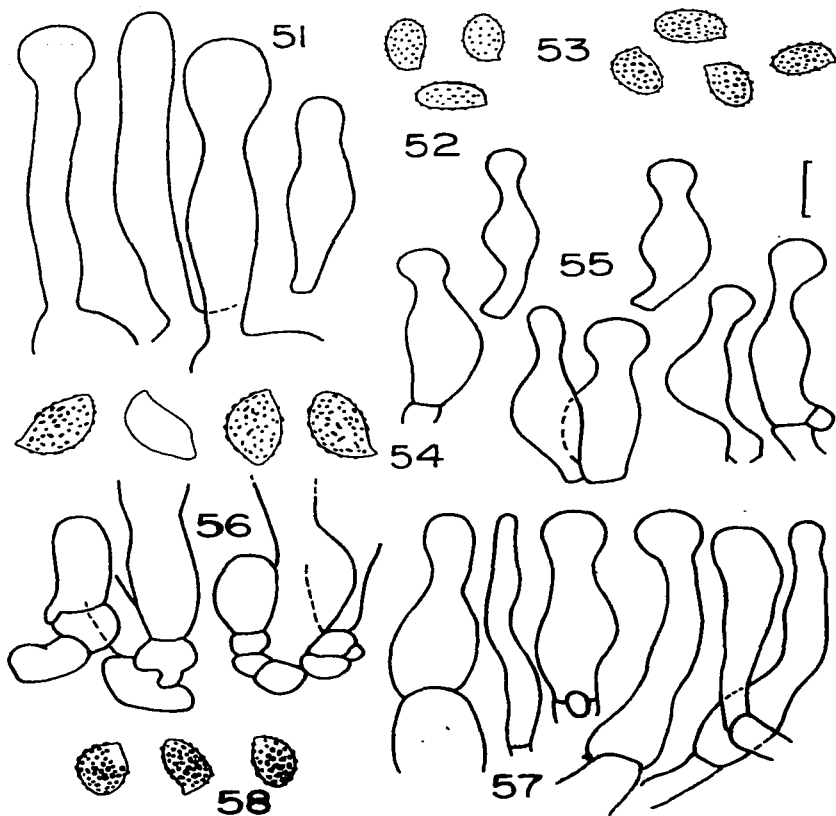
Gymnopilus subearlei Valenzuela, Guzmán & Castillo, Bol. Soc. Mex. Mic. 15: 91, 1981.

Figs. 47–51, 67–68

Compilation of the macroscopic description from the original diagnosis (Valenzuela et al., 1981), from Guzmán (1977), from field notes and observations on dry material:

Pileus 1–5 (–12) cm diam., conic to convex, fibrillose to squarrose to scaly on the disk, sometimes areolate, yellow, orange-yellow, ferruginous, fibrils and scales orange-brown, reddish-brown or purplish, dry. Lamellae adnate to narrowly adnate, sometimes with a decurrent tooth, ventricose, orange-brown to ferruginous. Stipe 2–5.5 (–8) × 0.3–1.4 (–4) cm, equal or enlarged downward, some with a subbulbous base, fibrillose, hollow, surface whitish to yellowish, brownish-red when bruised, base staining green, base with scant white mycelia. Veil well developed, forming a thick lacerate annulus in young materials, evanescent leaving fibrils in mature specimens. Context thin to thick in the disk, whitish, yellowish or pale orange; odor strong, fungoid or as fruits: taste insipid or slightly pungent after few minutes.

Basidiospores 6.4–8.8 (–9.6) × 4.4–5.6 (–6.4) μm, Q = 1.26–1.75, ellipsoid, some widely ellipsoid or oblong, with obtuse or subacute apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small to medium, without germ pore, without plage or very indistinct, with or without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, non metachromatic. *Basidia* 21.6–32.8 × 5.6–8 μm, clavate to cylindrical-clavate, without central constriction, tetraspored, hyaline or with yellowish.



Figs. 51 - 58. 51: *Gymnopilus subearlei*, caulocystidia. 52: *G. suberis*, spores. 53: *G. subpurpuratus*, spores. 54 - 57: *G. subspectabilis*, 54: spores, 55: cheilocystidia, 56: subhymenium, 57: caulocystidia. 58: *G. tuxtensis*, spores. Scale bar = 8 μm , except 57 = 11.5 μm .

yellowish-brown or orange-brown content, sterigmata 1.6 – 4.8 μm long. *Basidioles* 24 – 32.8 x 6.4 – 7.6 μm , clavate with central constriction or utriform, hyaline, with yellowish-brown to orange-brown content. *Pseudocystidia* 25.6 – 28.8 x 5.6 – 8 μm , subfusiform, or narrowly lageniform, hyaline or with yellowish content, rare, more frequent in basidiomata with deformed basidia with abundant orange-brown oily content. *Cheilocystidia* 18.4 – 32.8 x 5.6 – 9.2 μm , apex 2.8 – 4.8 μm diam., narrowly lageniform to utriform, with obtuse or occasionally subcapitate apex, neck long or short, hyaline or with yellowish to orange-brown content, occasionally with encrusted apex. *Hymenophoral trama* subparallel, hyphae 10.4 – 33.6 μm diam., thickened or slightly thickened walls, hyaline to yellowish. *Subhymenium* cellular, elements thin-walled, with yellowish or yellowish-orange content. *Pileus trama* with interwoven hyphae, intermixed with zones of hyphae disposed radially, especially to the lamellae, thickened or slightly thickened walls, hyaline to yellowish or yellowish-orange. *Pileipellis* a cutis, hyphae prostrate, thin-walled, hyaline or yellowish, hyphae from the scales with yellowish to yellowish-brown granulose content, rarely with encrusted pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 21.6 – 57.6 x 3.6 – 9.2 μm , apex 4 – 8.8 μm diam., cylindrical, clavate, occasionally narrowly utriform, with obtuse, subcapitate, capitate or rostrate apex, hyaline or with yellowish-brown or orange-brown content, in tufts at the stipe apex, rare and clavate at the middle part of the stipe. *Clamp connections* present, few and poor developed in the pileus and hymenophoral trama hyphae; abundant and well developed in the stipe and veil hyphae. *Lactiferous hyphae* with yellowish or orange-brown oily content, very abundant in some basidiomata. An intense yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: dark blood-red.

Type: Mexico, Jalisco, road Manzanillo to Puerto Vallarta, W of Bahía de Tenacatita, Bahía de La Manzanilla, gregarious on dead or burnt wood, July 11, 1974, G. Guzmán 11648-A (ENCB).

This species is very distinctive by its thick-walled hyphae of the pileus and hymenophoral trama and also for its cellular subhymenium. It is close to *G. dilepis* and *G. lepidotus*, due to the form of cheilocystidia and the presence of pseudocystidia, as well as the reddish-brown squamules on the pileus, but these species have hyphae with thin to slightly thickened walls and the subhymenium ramose. Another important macromorphological difference with these species is that *G. subearlei* stains green when bruised, probably being a hallucinogenic species. However, this character is not always present. It seems that the greenish bruising depends on the humidity conditions of the specimens. The type description did not indicate some change when bruised, but the description of fresh material mentioned a green stipe base as well as the description of Guzmán (1977) as *G. varlei*. I have found the green stains in other specimens of this species but inconsistently.

The basidiomata sketches (fig. 47) were directly taken from the field notes made by Guzmán. Modifications of those were published by Guzmán (1977).

- Gymnopilus suberis* (Maire) Singer, Lilloa 22: 561, 1951.
 ■ *Pholiota suberis* Maire, Bull. Soc. Mycol. France 44: 45, 1928.
 ■ *Fulvidula suberis* (Maire) Singer, Rev. Mycol. 2: 239, 1937.

Fig. 52

Basidiospores 6.2 – 7.8 (– 8.4) × 3.9 – 5 μm. Q = 1.4 – 1.87, ellipsoid, occasionally oblong, with obtuse apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small, without germ pore, without plage, without suprahilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, *Cystidia* not observed, *Pileipellis* a cutis, hyphae prostrate, thin-walled, hyaline or with granulose yellowish content. *Caulocystidia* not observed; stipe with abundant lactiferous hyphae, 5.6 – 11.2 μm diam., flexuose, yellowish. *Clamp connections* not observed.

Type: North Africa, Algeria, La Réghaia, on *Quercus suber*, October 19, 1915, *R. Maire* 3817 (MP).

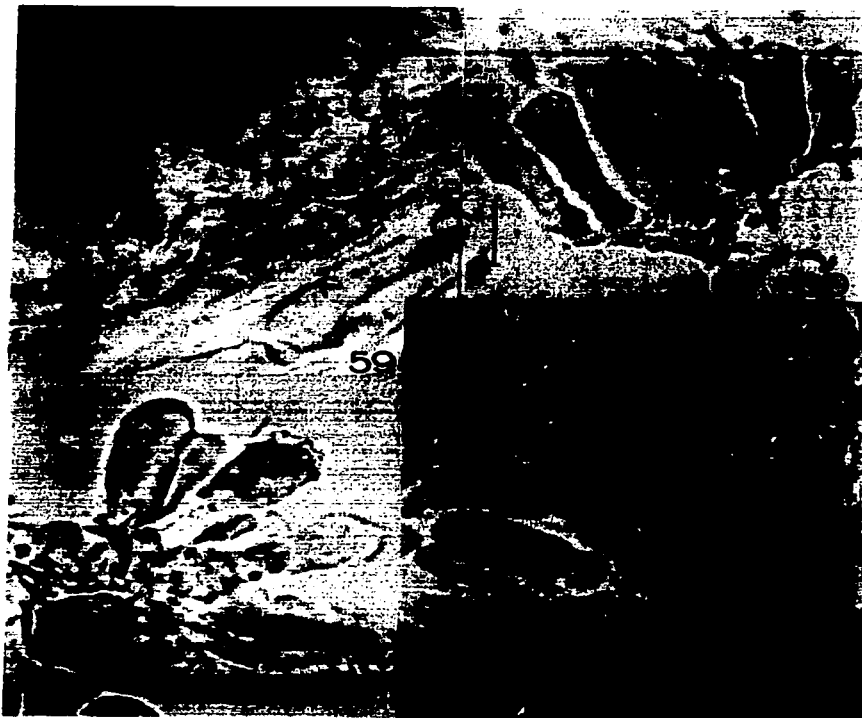
Additional specimens: North Africa, Algeria, La Réghaia, on dead trunks of *Quercus suber*, November 12, 1911, *R. Maire* 46 (MP). North Africa, Guerrouch, Mirbeckii Dur., on *Quercus suber*, December 31, 1911, *R. Maire* 366 (MP). North Africa, Algeria, Baïnem forest, on *Quercus suber*, November 7, 1920, *R. Maire* 7269 (MP). Catalonia, Olzinelles, on trunks of *Quercus suber*, October 26, 1939 (or 1936?), *R. Maire s.n.* (MP). The range of spores' size in these specimens is 6.2 – 8.4 (– 8.9) × 3.9 – 5 (– 6.2) μm.

The type specimens are 6 basidiomata apparently in good shape, but moldy under the microscope. Unfortunately MP has not external loans, so specimens have to be studied there and the microscopic facilities were not very good. This factor, joined with the bad condition of all the materials, included the type, prevented the observation of almost all the structures. The basidiomata are small to medium and the pileus glabrous to fibrillose, dark orange-brown or reddish-brown. The drawing of the type shows a mature basidioma with glabrous pileus, but a younger basidioma with erect squamules is pictured; the squamules are not observed in dry specimens. Because of the size and color of the basidiomata, as well as the size and form of the spores, it seems to be an independent species, not related to *G. spectabilis*, as it was suggested by Singer (1986).

Gymnopilus subpurpuratus Guzm.-Dáv. & Guzmán, Mycotaxon 41: 50-51, 1991.

Fig. 53, 69

Basidiospores 6.4 – 7.6 (– 8.4) × 4.4 – 5.2 μm. Q = 1.36 – 1.55 (– 1.64), ellipsoid, rarely oblong, with obtuse or subacute apex, slightly thickened walls, verrucose, warts small to medium, without germ pore, without plage or almost not evident, with or without suprahilar depression, yellowish-brown in KOH, dextrinoid, non-metachromatic. *Subhymenium* ramose. *Clamp connections* present, in the pileipellis, pileus trama, subhymenium, stipe and veil hyphae. *Veil* formed by intermixed hyphae or groups of subparallel hyphae, thin-walled, septate, yellowish, with encrusted pigment in their walls.



Figs. 59 - 65. 59 and 65: *G. fulvosquamulosus*, cellular subhymenium. 60: *G. lepidotus*, ramose subhymenium. 61: *G. palmicola*, cellular subhymenium. 62 - 63: *Gymnopilus subseptabilis*, cellular subhymenium. 64: *G. tuxtlensis*, cellular subhymenium. Scale bar = 10 μ m.

KOH on dry pileus: brownish-red.

Type: Mexico, Jalisco, Municipio de Zapopan, Nextipac, Guadalajara University, Instituto de Botánica, L. Guzmán-Dávalos 4773 (IBUG).

Gymnopilus subspectabilis Hesler, North Amer. Sp. *Gymnopilus*: 21, 1969.
= *Gymnopilus armillatus* Murrill, Bull. Torrey Bot. Club 67: 280, 1940.

Figs. 54 - 57, 62 - 63, 70

Basidiospores 8.8 - 11.6 x (5.6 -) 6 - 6.8 (- 7.2) μm , Q = 1.5 - 1.81, oblong to ellipsoid, amygdaliform in side view, with obtuse to acute apex, some with apical papilla which could be devoid of ornamentation, slightly thickened walls, verrucose, warts medium to large, without germ pore, with plage not very evident, with suprilar depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, non-metachromatic. *Basidia* 30 - 37 x 6 - 8 μm , clavate, rarely with slight central constriction, tetraspored, hyaline or yellowish, sterigmata 2 - 5 μm long. *Pleurocystidia* not observed. *Cheilocystidia* 20.8 - 31 x 5.6 - 8 μm , apex 3.6 - 7 μm diam., lageniform, lecythiform, tibiiform, with subcapitate or capitate, rarely with obtuse apex, hyaline or yellowish. *Subhymenium* cellular. *Hymenophoral trama* subparallel. *Pileus trama* radial, hyphae 4 - 15.2 μm diam., thin-walled, hyaline or yellowish. *Pileipellis* a cutis, hyphae 3.2 - 16 μm diam., prostrate, thin-walled, hyaline or yellowish, without encrusted pigment. *Pileocystidia* absent. *Caulocystidia* 24 - 52 x 4.8 - 23.2 μm , lageniform, cylindrical, flexuose, narrowly clavate, with obtuse, or subcapitate to capitate (4.4 - 12 μm diam.) apex, hyaline or yellowish, in tufts or palisade, only at the stipe apex. *Clamp connections* present, in the pileus trama, subhymenium and stipe hyphae. A yellow pigment dissolves when lamellae are mounted in KOH.

KOH on dry pileus: orange-red.

Type: USA, Michigan, Washtenaw Co., Ann Arbor, on hardwood, October 25, 1961, A. H. Smith 64755 (MICH).

I was not able to observe pleurocystidia, described by Hesler (1969) as ventricose; maybe the structures observed by him were basidioles. Hesler (1969) distinguished this species from *G. spectabilis* by its whitish stipe and bigger spores, (8.5 -) 9 - 13 x (5 -) 6 - 7.5 μm ; however, the stipe in dry condition is yellowish and the spores of the type are smaller. Hesler recorded the trama "of loosely interwoven broad hyphae". It seems that in specimens with very thick context, sometimes it is difficult to observe the true disposition of the hyphae. The type of *G. subspectabilis* is closely related to *G. junonius* and *G. spectabilis*, and is identical to *G. armillatus*, except for the pleurocystidia that are rare in *G. armillatus*. I propose *G. subspectabilis* as a synonym of *G. armillatus* (but see discussion under this species).



Figs. 66 – 70. 66: *Gymnopilus rufosquamulosus*, cellular subhymenium. 67 – 68: *G. subearlei*, 67: cellular subhymenium. 68: thick-walled hyphae from hymenophoral trama. 69: *G. subpurpuratus*, ranose subhymenium. 70: *G. subspectabilis*, radial pileus trama. Scale bar = 10 μ m.

Gymnopilus tuxtensis Guzm.-Dáv., Mycotaxon 50: 345, 1994 (as "*tuxtense*").

Fig. 58, 64

Basidiospores 7.2 – 8.4 (– 9.6) x 4.8 – 5.6 μm . Q = 1.38 – 1.58 (– 1.61)(– 1.71), ellipsoid, rarely oblong, with short truncate, subacute or obtuse apex, slightly thickened walls, verrucose, warts medium to large, without germ pore, with plage, with a slight suprahilum depression, orange-brown in KOH, dextrinoid, non metachromatic. *Subhymenium* cellular. *Clamp connections* present, in the pileipellis and subhymenium hyphae.

Type: Mexico, Veracruz, road Catemaco to Montepío, Estación Biológica de Los Tuxtlas de la UNAM, July 26, 1981, G. Guzmán 19671 (XAL).

KOH on dry pileus: dark orange-red.

This species is very easy to distinguish from others because of the yellowish and small basidiomata, the tropical habitat and the large and distinctive pleurocystidia.

ACKNOWLEDGMENTS

María de Jesús Herrera Fonseca and María de la Luz Fierros López helped with the micromorphological observations. Joana Acosta Velázquez collaborated capturing *Gymnopilus* specimens and bibliography in databases. The curators of ENCB, FH, FLAS, K, MICH, NY, SFSC, TENN and XAL kindly sent specimens. A valuable help was received from the curators of MICH, MP and NY for giving me the facilities to make the microscopic study of some materials in their installations. María del Refugio Vázquez is thanked for her valuable help inking the drawings. Miguel De Santiago helped assembling and labeling the photographs. This research was supported by University of Guadalajara and Idea Wild. Dr. Michelle Seidl and Dr. Gastón Guzmán are gratefully thanked for serving as pre-submission reviewers. Dr. Richard P. Korf kindly made suggestions to improve the manuscript.

LITERATURE CITED

- Bas. C., 1969. Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella*. *Persoonia* 5: 285 – 579.
- Bon. M. & P. Roux, 2002. Le genre *Gymnopilus* P. Kars. en Europe. *Fungi Non Delimitati* 17. Edizioni Candusso, Alassio.
- Bresadola, G. & C. Roumeguère, 1890. Nouvelles contributions à la flore mycologique des Iles Saint-Thomé et des Princes. *Rev. Mycol.* 12(45): 1 – 15. *In*: *Omnia Bresadoliana Extracta in Uncum Collecta*. Gruppo Micologico Bresadola, Trento (reimpr. 1979).

- Guzmán, G., 1977. Identificación de los hongos. Comestibles, venenosos y alucinantes. Limusa, Mexico, D.F.
- Guzmán-Dávalos, L., 1994. New species of *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) from Mexico. *Mycotaxon* 50: 333-348.
- Guzmán-Dávalos, L., 1996. New records of the genus *Gymnopilus* (Agaricales, Cortinariaceae) from Mexico. *Mycotaxon* 59: 61 - 78.
- Guzmán-Dávalos, L. & G. Guzmán, 1986. Hongos del Estado de Jalisco. VII. El género *Gymnopilus* (Cortinariaceae). *Rev. Mex. Mic.* 2: 157 - 185.
- Guzmán-Dávalos, L. & C. L. Ovrebo, 2001. Some species of *Gymnopilus* from Costa Rica and Panama. *Mycologia* 93: 398 - 404.
- Guzmán-Dávalos, L., G. M. Mueller, J. Cifuentes, A. N. Miller & A. Santerre, 2003. Traditional infrageneric classifications of *Gymnopilus* (Agaricales) are not supported by ribosomal DNA sequence data. In preparation.
- Hesler, L. R., 1969. North American species of *Gymnopilus*. *Mycological Memoirs* 3. Hafner, New York.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Barnett, 1990. Index Herbariorum. Part I. The herbaria of the world, 8th edition. New York Botanical Garden, New York.
- Horak, E., 1989. New and additional data concerning *Pyrrhoglossum* and eccentric or laterally stipitate taxa of *Gymnopilus* (Agaricales). *Opera Botanica* 100: 115 - 129.
- Murrill, W. A., 1913. The Agaricaceae of tropical North America - VI. *Mycologia* 5: 18 - 36.
- Murrill, W. A., 1917. Agaricaceae. *In: North American Flora* 10(3): 145 - 226.
- Murrill, W. A., 1940. Additions to Florida fungi - V. *Bull. Torrey Bot. Club.* 67: 275 - 281.
- Pegler, D. N., 1986. Agaric flora of Sri Lanka. *Kew Bull. Add. Ser. XII, Her Maj. Stat. Off., London.*
- Pegler, D. N., 1987. A revision of the Agaricales of Cuba 2. Species described by Earle and Murrill. *Kew Bull.* 42: 855-888.
- Singer, R., 1951. Type studies on agarics III. *Lilloa* 25: 463 - 514.
- Singer, R., 1986. The Agaricales in modern taxonomy. Koeltz, Koenigstein.
- Smith-Weber, N. & A. H. Smith, 1985. A field guide to Southern mushrooms. The Univ. Michigan Press, Ann Arbor.
- Thomas, K. A., L. Guzmán-Dávalos & P. Manimohan, 2003. A new species and new records of *Gymnopilus* from India. *Mycotaxon* 85: 297-306.
- Valenzuela, R., G. Guzmán & J. Castillo, 1981. Descripciones de especies de macromicetos poco conocidas en México, con discusiones sobre su ecología y distribución. *Bol. Soc. Mex. Mic.* 15: 67 - 120.
- Vellinga, E. C., 1988. Glossary. *In: Bas. C., Th. W. Kuyper, M. E. Noordeloos & E. C. Vellinga (eds.). Flora Agaricina Neerlandica.* A. A. Balkema, Rotterdam.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Capítulo V

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MYCOTAXON

Volume LXXXIV, pp. 429-444

October-December 2002

CULTURAL STUDIES OF GYMNOPIIUS SPECIES (CORTINARIACEAE, AGARICALES)

SERGIO FAUSTO-GUERRA, LAURA GUZMÁN-DÁVALOS &
JUAN CARLOS VELÁZQUEZ-HUESO

Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara
Apdo. postal 1-139, Zapopan, Jal., 45101, Mexico
lguzman@cucba.udg.mx

ABSTRACT

In the search for taxonomic characters, cultural characteristics of six strains belonging to five species of *Gymnopilus* were studied. Strains of *Neolentinus suffrutescens* (brown-rot) and *Trametes versicolor* (white-rot) were included for comparison. The presence of phenol oxidases and the ability to grow in cellulose and lignin media were also assayed. We found that some micromorphological characteristics of the strains, such as size and form of arthrospores and other specialized elements have the potential to be useful as taxonomic characters. *Gymnopilus* has been recorded as a brown-rot or white-rot genus according to the particular species studied; all the species studied here are mainly cellulose decomposers, but also have the ability to decay lignin to a certain extent.

Keywords: brown-rot, white-rot, *Neolentinus*, *Trametes*

INTRODUCTION

Cultural features of fungi have been used to identify strains of economical importance, e.g. lignocellulolytic and ectomycorrhizal fungi (e.g. Nobles, 1965; Pantidou, 1961). Cultural studies can also be used as a source of characters for taxonomic studies (e.g. Mueller, 1984). The metabolites produced by fungi, such as pigments, alkaloids, enzymes, also may be used for these purposes. Among the enzymes, the phenol oxidases related with the type of rot (white-rot or brown-rot) have been widely used.

Few works have described cultural characters or the type of rot caused by *Gymnopilus*. Murrill (1940) mentioned that the type specimen of *G. armillatus* Murrill was found causing a whitish decay in a living red gum tree (*Liquidambar styraciflua* L.). Gilbertson (1974) described cultural features of *Gymnopilus sapineus* (Fr.) Maire and recorded it as a brown-rot fungus. Jacobsson (1989) studied a culture of *G. junonius* (Fr.) Orton, isolated from *Betula* sp. in Sweden, and Sede & López (1999) described a strain of *G. spectabilis* var. *pampeanus* (Speg.) Singer [as *G.*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

pampeanus (Speg.) Singer], obtained from a standing *Eucalyptus* in Argentine. Hintikka (1982) studied the effect of carbon dioxide concentration on the germination of the basidiospores of 13 lignicolous basidiomycetes, including *G. penetrans* (Fr. : Fr.) Murrill. Tanesaka et al. (1993) measured the wood degrading ability of 68 basidiomycetes in culture, among them the white-rot *G. aeruginosus* (Peck) Singer.

In this paper we present data on cultural characteristics of five species of *Gymnopilus*. For each strain we described macro- and micromorphological features, the presence of extracellular phenol oxidases and the ability to grow in media prepared with lignin or cellulose.

MATERIAL AND METHODS

Six *Gymnopilus* strains were used, three of Mexican origin (42 = *G. subpurpuratus* Guzm.-Dáv. & Guzmán, 7432 = *G. subearlei*, 7438 = *G. cf. subearlei* Hesler), one from France [8219 = *G. penetrans* (Fr. : Fr.) Murrill] and two from Argentine [INTECH 444/01 and 47/99 = *G. spectabilis* var. *pampeanus* (Speg.) Singer]. *Neolentinus suffrutescens* (Fr. : Fr.) Fr. (brown-rot) and *Trametes versicolor* (L. : Fr.) Pilát (white-rot) were used as controls. Fruit bodies from which the *Gymnopilus* strains were isolated are deposited in the mycological herbarium IBUG except the Argentine strains, deposited at BAFC (Holmgren et al., 1981).

For the morphological characterization, the strains were grown on malt extract agar (MEA) and incubated at 25 °C in complete darkness. The parameters observed were, with some modifications, those considered by Nobles (1965). Growth rate was evaluated as the percentage of the Petri dish covered 10 days after inoculating the plate in the center. Also the macromorphological characterizations were made at the same time. Micromorphological observations were made 10 to 14 days after inoculation using a Zeiss K-7 compound microscope, from material mounted in 3% KOH and Congo red. For the solid media with cellulose (α cellulose, Sigma) and lignin (Curan 100 DD, Lignotech, Sweden, from *Quercus*), Paterson & Bride (1994) were followed. In these cases the measure was the biomass production. Extracellular phenol oxidases production was assayed according to Davison et al. in 1938 (Trigiano & Fergus, 1979).

RESULTS

Growth on lignin and cellulose media

All the cultures grew on cellulose and lignin media, except *Trametes versicolor*, which did not grow on lignin medium. The growth on lignin was very slow, being faster for *Neolentinus suffrutescens*. Among *Gymnopilus* strains, number 42 yielded the highest biomass production on both media (fig. 1).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

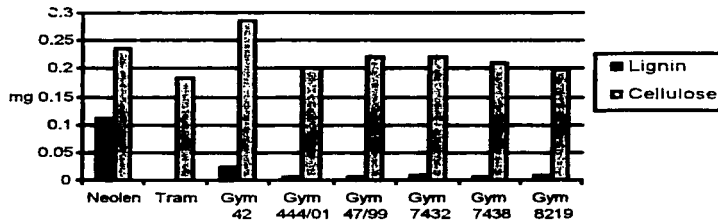


Fig. 1. Biomass production of the studied strains on lignin and cellulose media. Neolen: *Neolentium suffrutescens*, Tram: *Trametes versicolor*, Gym 42: *Gymnopilus subpurpuranus*, Gym 444/01: *G. spectabilis* var. *pampeanus*, strain 444/01, Gym 47/99: *G. spectabilis* var. *pampeanus*, strain 47/99, Gym 7432: *G. subearlei*, Gym 7438: *G. cf. subearlei*, Gym 8219: *G. penetrans*.

Strain descriptions

Gymnopilus penetrans (Fr. : Fr.) Murrill

Figs. 2 - 3, 8 - 12

Macromorphological characters: 70% of plate cover by the 10th day (5.95 cm); mat cottony, homogeneous, white; advancing zone superficial; margin uneven; reverse unchanged.

Oxidase reactions: gallic acid +, gum guaiac -, tannic acid -.

Micromorphological characters. Aerial mycelium: hyphae 1.2 - 4.8 μ m diam., thin-walled, branched, septate, with clamp connections, some septae simple without clamps, with short branches similar to incomplete clamps, with transversal anastomoses, hyaline, many with granulose refringent content, arthrospores and chlamydospores absent. Advancing zone: hyphae flexuose abundant, with short branches and multiple clamps; arthrospores and chlamydospores absent.

Species code: 1.2.3.7.32.36.38.54.55

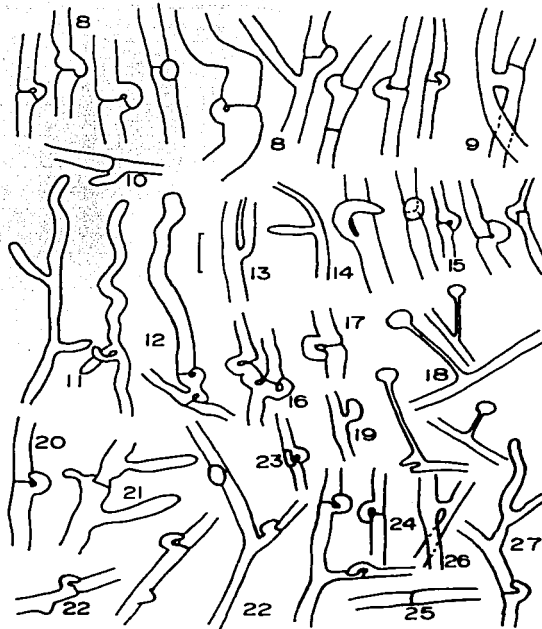
Material studied: strain 8219, vegetative isolation from fruitbody on wood (France, Dept. Pas-de-Calais, Merlimont, Réserve Biologique Domaniale, November 19, 1999, L. Guzmán-Dávalos 8219, IBUG).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 2 - 7. 2 - 3: *Gymnospilus penetrans*. 2: hyphae with clamp connections from aerial mycelium, 100X; 3: flexuose hyphae from advancing mycelium, 40X. 4 - 7: *G. spectabilis* var. *pampeanus*, INTECH 444/01, aerial mycelium, 100X. 4: hooked clamp connections, 5: irregular clamp, 6: capitate apex from narrow tapering hypha, 7: branched hypha with clamps.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 8 - 27. 8 - 12: *Gymnopilus penetrans*. 8 - 10: aerial mycelium, 8: hyphae septate with clamp connections, 9: anastomose, 10: hypha with short branch similar to a clamp. 11 - 12: advancing mycelium, 11: flexuose hyphae with short branches, 12: branched hypha with multiple clamps. 13 - 27: *G. spectabilis* var. *pampeanus*. 13 - 21: *INTECH 444/01*. 13 - 18: aerial mycelium, 13: branched hypha, 14: hyphae with short branch, straight or bent similar to a clamp, 15: hyphae with clamps, 16: hypha with multiple clamps, 17: hooked-inflated clamp, 18: capitate apices from narrow tapering hyphae. 19 - 21: advancing mycelium. 19: hypha with short branch similar to a clamp but without septa, 20: hypha with a hooked clamp, 21: branched hypha. 22 - 27: *INTECH 47/99*, aerial mycelium. 22: septate hyphae with clamps and two with protuberances. 23: multiple clamps. 24: hooked clamps. 25: septate hypha without clamp. 26: anastomose, 27: branched hypha with clamp. Scale bar = 8 μ m.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Gymnopilus spectabilis var. *pampeanus* (Speg.) Singer
Figs. 4 - 7, 13 - 33, 45 - 47

Macromorphological characters: 30% of plate cover by the 10th day (2.55 cm) (strain 444/01) and 40% of plate cover by the 10th day (3.4 cm) (strain 47/99); mat downy, homogeneous, white; advancing zone superficial; margin uneven; reverse unchanged.

Oxidase reactions: gallic acid +, gum guaiac +, tannic acid -.

Micromorphological characters strain 444/01. Aerial mycelium: hyphae 1.2 - 4 μ m diam., thin-walled, branched, septate, with clamp connections, some inflated, hooked, multiple or irregular clumps, with short branches similar to incomplete clamps, hyaline, with or without granulose refringent content; arthrospores absent; chlamydospores absent; capitate apices (2.4 - 4.8 μ m diam.) from narrow tapering hyphae (8 - 20 μ m long), abundant. Advancing zone: hyphae with abundant short branches straight or bent similar to incomplete clamps; arthrospores, chlamydospores and capitate apices absent.

Micromorphological characters strain 47/99. Aerial mycelium: hyphae 0.8 - 3.2 μ m, thin-walled, branched, septate, with clamp connections, some with multiple, septae rarely simple without clamps, few transversal anastomoses, with protuberances or very short branches, hyaline, with or without granulose refringent content; arthrospores 6.4 - 10.6 X 2 - 2.4 μ m, cylindric, hyaline, with refringent content, uncommon; developing chlamydospores 7.2 - 10 X 6.4 - 8.8 μ m, ellipsoid to globose, wall thin to subthick, hyaline, with or without granulose content, many terminal, few intercalary. Advancing zone: flexuose hyphae abundant, with many short branches; arthrospores and chlamydospores absent.

Species code strain 444/01: 1.2.3.7.36.38.54

Species code strain 47/99: 1.2.3.7.34.35.36.38.54

Material studied: strain INTECH 444/01, isolated by S. Sede from fruitbody on *Eucalyptus* sp. (Argentina, Buenos Aires, Capital Federal, El Rosedal, May 10, 1994, S. Sede s.n., BAFC-2200). Strain INTECH 47/99, isolated by F. Pieckenstein from fruitbody below *Eucalyptus* sp. (Argentina, Buenos Aires, Chascomús, INTECH Campus, March 25, 1999, C. Pereyra s.n.).

Note: The strain 444/01 was the same described by Sede & López (1999). We did not observe chlamydospores in this strain but they did. They found a positive result with tannic acid and a negative with guaiacol.

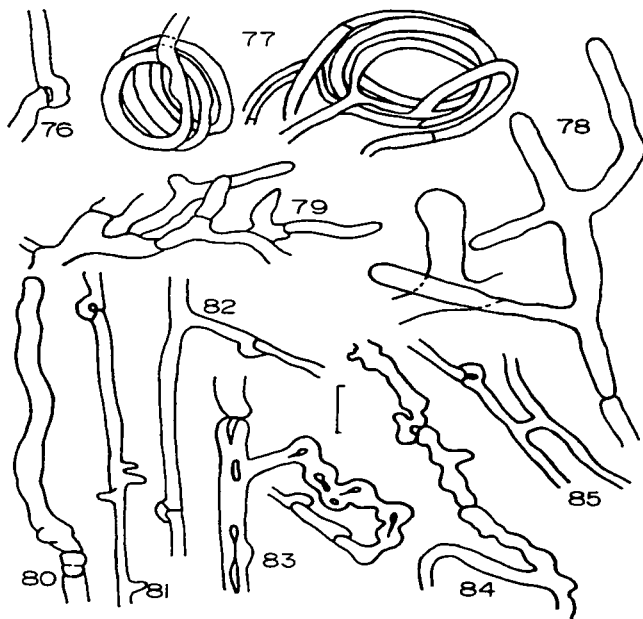
Gymnopilus subearlei R. Valenz., Guzmán & J. Castillo
Figs. 34 - 44, 48 - 51

Macromorphological characters: 70% of plate cover by the 10th day (5.9 cm); mat downy to cottony, homogeneous, white; advancing zone superficial; reverse unchanged.

Oxidase reactions: gallic acid +, gum guaiac -, tannic acid -.

Micromorphological characters. Aerial mycelium: hyphae 0.8 - 4 μ m diam., thin-walled, branched, septate, with clamp connections, some clamps inflated, with few anastomoses, hyaline, with or without granulose refringent content; arthrospores 4.4 -

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 76 - 85. 76 - 79: *Neolentinus suffruescens*. 76 - 77: aerial mycelium, 76: irregular clamp, 77: hyphal coils. 78 - 79: advancing mycelium, 78: wider hyphae with rounded to subcapitate apices, 79: branched hypha without clamps. 80 - 85: *Trametes versicolor*, aerial mycelium, 80: flexuose hypha with clamp, 81: clamped hypha with protuberances or short branches, 82: branched hypha with clamps, 83: thick-walled moniliform septate with or without clamps hypha, 84: thin-walled moniliform septate with or without clamps hypha, 85: anastomose. Scale = 8 μ m.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

12.8 X 2 - 2.8 μm , cylindrical, phasciform to allantoid, thin-walled, hyaline, with refringent content, very abundant; chlamydospores 9.6 - 13.6 X 8 - 10 μm , ellipsoid to globose, thin to thick-walled, hyaline, with or without granulose refringent content, or with guttules, terminal, many produced from subtending thinner hyphae. Advancing zone: hyphae thinner than the ones from the aerial mycelium, thin-walled, flexuose, branched, septate, with clamp connections, many inflated, and many short branches directly formed from the clamp; arthrospores and chlamydospores absent; only one capitate apex (2.8 μm diam.) from a narrow tapering hyphae (12.8 μm long) was observed.

Species code: 1.2.3.7.34.35.36.38.54

Material studied: strain 7432, vegetative isolation from fruitbody on wood [Mexico, Jalisco, Municipio de San Sebastián del Oeste, road San Sebastián del Oeste - La Haciendita (San Isidro), Arroyo Hondo, August 16, 1998, L. Guzmán-Dávalos 7432, IBUG].

Gymnopilus cf. subearlei R. Valenz., Guzmán & J. Castillo

Figs. 52 - 62

Macromorphological characters: 40% of plate cover by the 10th day (3.4 cm); mat downy, homogeneous, white; advancing zone superficial; reverse unchanged.

Oxidase reactions: gallic acid +, gum guaiac +, tannic acid -.

Micromorphological characters. Aerial mycelium: hyphae 1.6 - 5.6 μm diam., thin-walled, some flexuose to submoniliform, few branched, septate, with clamp connections, many clamps irregular, hyaline, with or without granulose refringent content; arthrospores absent; chlamydospores absent. Advancing zone: many hyphae septate without clamp connections, alternate with one septae clamped and then many septae without clamps; many hyphae flexuose and submoniliform; elements as short branches or subcapitate apices on short and thin hyphae present.

Species code: 1.2.3.7.32.36.38.54

Material studied: strain 7438, vegetative isolation from fruitbody on wood [Mexico, Jalisco, Municipio de San Sebastián del Oeste, km 10 road San Sebastián del Oeste - La Haciendita (San Isidro), August 16, 1998, L. Guzmán-Dávalos 7438, IBUG].

Gymnopilus subpurpuratus Guzm.-Dáv. & Guzmán

Figs. 63 - 69

Macromorphological characters: 50% of plate cover by the 10th day (4.25 cm); mat downy, homogeneous, white; advancing zone superficial; reverse unchanged.

Oxidase reactions: gallic acid +, gum guaiac -, tannic acid -.

Micromorphological characters. Aerial mycelium: hyphae 1.6 - 4 (- 4.8) μm , thin-walled, branched, septate, with clamp connections, some clamps inflated, few transversal anastomoses, some hyphae submoniliform and others with small ramifications or protuberances, hyaline, with or without refringent granulose content; arthrospores 4 - 7.6 (- 11.6) X 1.6 - 2.8 μm diam., cylindrical to subphasciform, thin-walled, hyaline or with abundant granulose refringent content, common; chlamydospores absent. Advancing zone: hyphae 2 - 4.8 μm diam., similar to those in

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 45 - 47: *G. spectabilis* var. *pampeanus*, INTECH 47/99. 45: flexuose terminal hyphae from the advancing zone, 40X. 46 - 47: 100X, 46: hypha branched with clamp, 47: chlamydospores. A - C: terminal, D: intercalary.

aerial mycelium, but submoniliform hyphae and anastomoses absent, with many flexuose hyphae; arthrospores and chlamydospores absent.

Species code: 1.2.3.7.35.36.38.55

Material studied: strain 42, isolated by A. Arias, vegetative from fruitbody on pine wood (Mexico, Jalisco, Municipio de Zapopan, Campus of Universidad de Guadalajara, Instituto de Botánica, July 19, 1990, *L. Guzmán-Dávalos 5154*, IBUG).

Neolentinus suffrutescens (Brot.) T. W. May & A. E. Wood

Figs. 70 - 79, 86 - 88

Macromorphological characters: 60% of plate cover by the 10th day (5.1 cm); mat downy, homogeneous, white; advancing zone superficial; reverse unchanged; fruit odor.

Oxidase reactions: gallic acid -, gum guaiac -, tannic acid -.

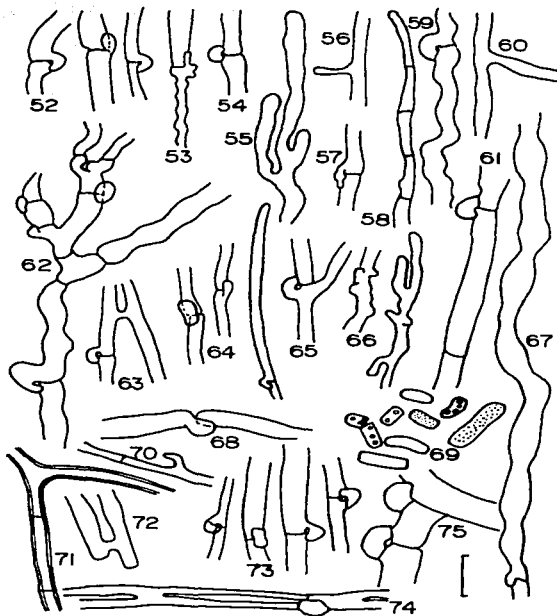
Micromorphological characters. Aerial mycelium: hyphae 1.2 - 4.8 μm diam., thin to very thick-walled, up to 2.5 μm thick, some hyphae almost compact, branched, septate, with or without clamps, transversal anastomoses common, some with short branches, hyaline, with or without homogeneous or granulose refringent content; arthrospores and chlamydospores absent; hyphal coils present. Advancing zone: hyphae 1.6 - 6.4 μm diam., swelling hyphae very abundant with rounded to

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 48 - 51, 100X. 48 A - B: *G. subbearlei*, strain 7432, terminal chlamydozoospores. 49 - 50: *G. cf. subbearlei*, strain 7438, 49: hypha with a slightly irregular clamp and septae without clamps, 50: flexuose-submoniliform hypha. 51: *G. subpurpuratus*, flexuose branched hyphae in the advancing mycelium.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 52 - 75. 52 - 62: *G. cf. subearlei*, strain 7438. 52 - 56: aerial mycelium, 52: hyphae with clamps, 53: flexuose hypha with irregular clamp, 54: inflated clamp, 55: branched hypha, 56: hypha with a short branch, 57 - 62: advancing mycelium, 57: irregular clamp, 58: septate hypha without clamps, 59: flexuose hypha with clamp, 60: branched hypha, 61: septate hypha with and without clamps, 62: moniliform hypha. 63 - 69: *G. subpurpuratus*, aerial mycelium, 63: anastomose, 64: hyphae with clamps, 65: branched hypha with clamp, 66: hyphae with protuberances or small branches, 67: submoniliform hypha, 68: inflated clamp, 69: arthrospores. 70 - 75: *Neolentinius suffrutescens*. 70 - 74: aerial mycelium, 70: short branch, 71: septate without clamps thick-walled branched hypha, 72: anastomose, 73: hyphae with clamps, 74: septate with clamp thick-walled hypha. 75: hypha with inflated clamps from advancing mycelium. Scale bar = 8 μ m.

subcapitate apices, wall thin to subthick, branched, septate, with or without clamp connections, some clamps inflated, with transversal anastomoses, hyaline, many with homogeneous content; hyphal coils present.

Species code: 1.4.8.9.26.32.36.38.50.55

Material studied: strain INIREB - 80, origin Wisconsin, U.S.A.

Trametes versicolor (L. : Fr.) Pilát

Figs. 80 - 85

Macromorphological characters: 50% of plate cover by the 10th day (4.25 cm); mat cottony, homogeneous, white; advancing zone superficial; reverse unchanged.

Oxidase reactions: gallic acid +, gum guaiac +, tannic acid +.

Micromorphological characters. Aerial mycelium: hyphae 1 - 3.2 μ m diam., normal, flexuose, moniliform or with short and thin protuberances, thin to very thick-walled, branched, septate, with clamp connections, some septae without clamps, with transversal anastomoses, hyaline, with or without granulose refringent content; arthrospores and chlamydospores absent. Advancing zone: hyphae with many protuberances or thin and short branches.

Species code: 2.3.8.32.36.38.54.

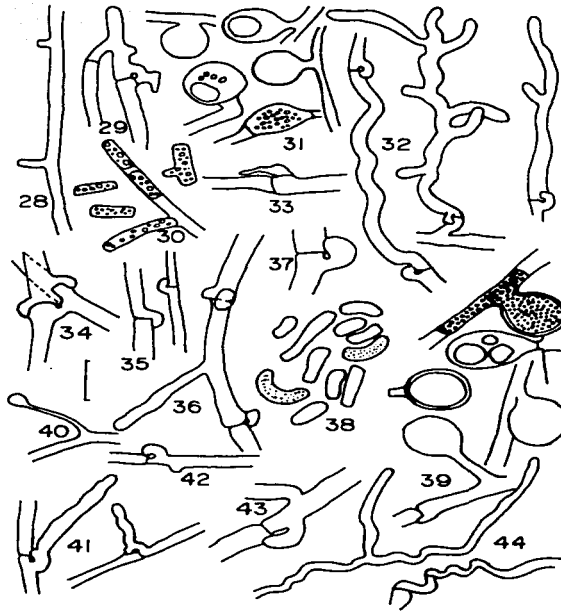
Material studied: isolated by J. G. Marmolejo, vegetative from fruitbody on *Quercus* sp.

DISCUSSION

The macromorphology of all the cultures studied was very similar, giving no clue for their identification. The only dissimilar feature was the growth rate, with strains of *G. penetrans* and *G. subearlei* (7432) being the fastest and *G. spectabilis* var. *pampeanus* 444/01 the slowest. There were differences among the micromorphological characters; however, the differences were observed even between the two strains of *G. spectabilis* var. *pampeanus*. Although the presence of arthrospores was no constant between the cultures of the same species, it is probable that when present their form and size can be used as taxonomic characters among species.

The capitate apices originating from narrow tapering hyphae were also observed by Sede and López (1999). These authors mentioned that they reminded them of nematode-trapping structures, but as they did not present droplets, they could be something else. We found these structures very abundant in one strain of *G. spectabilis* var. *pampeanus* (444/01), but not in the other. Also they were present, but very scarce, in *G. subearlei* (7432). Sede and López (1999) anticipated that they could be a generic character. Our preliminary results show that they are not important at the genus level, but maybe would have a meaning in a more restricted level.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Figs. 28 - 44. 28 - 33: *G. spectabilis* var. *pampeanus*, INTECH 47/99. 28 - 31: aerial mycelium, 28: hypha with small branches or protuberances, 29: branched hypha with protuberance and irregular clamp, 30: arthrospores, 31: chlamydo-spores, terminal and intercalary. 32 - 33: advancing mycelium, 32: flexuose branched hyphae with clamps, 33: irregular clamp. 34 - 44: *G. subearlei*, strain 7432. 34 - 39: aerial mycelium, 34: anastomose with clamps, 35: hyphae with clamps, 36: branched hypha with clamps, 37: hooked-inflated clamp, 38: arthrospores, 39: terminal chlamydo-spores. 40 - 44: advancing mycelium, 40: capitate apex from narrow tapering hypha, 41: short branches directly formed from the clamps, 42: hypha clamped and with a protuberance, 43: hypha branched with a hooked-inflated clamp, 44: flexuose hyphae. Scale bar = 8 μ m.

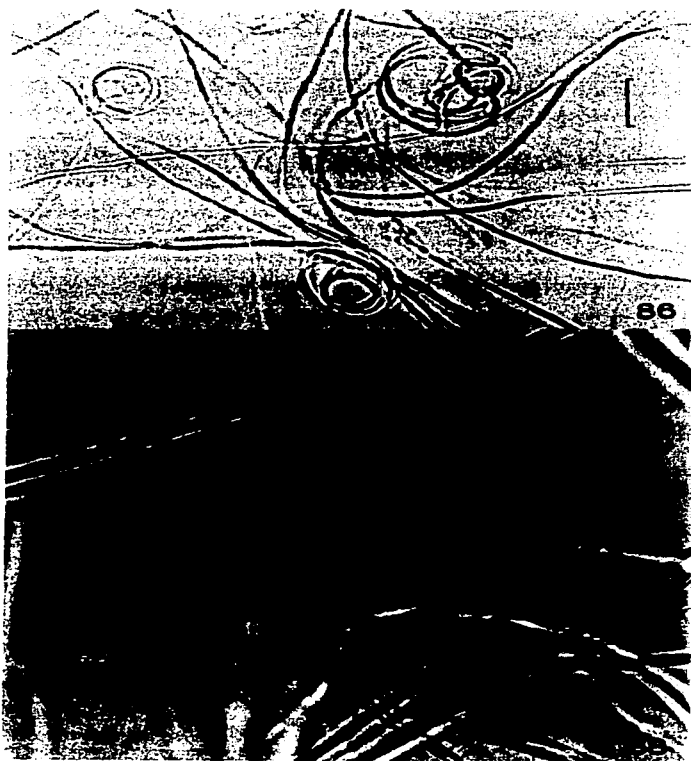


Fig. 86 - 88: *Neolentinus suffrutescens*. 86: hyphal coils, 40X, 87: thick-walled hyphae, 100X, 88: anastomose, 100X.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Gilbertson (1980) mentioned that brown-rot fungi generally are unable to decompose pure isolated cellulose, but here we find that all the fungi studied grew on the cellulose medium. It is surprising that the only white-rot fungi used in this study, *Trametes versicolor*, was not able to grow in the lignin medium; however, this mushroom gave positive in all the phenol oxidase tests. The contrary was true for *Neolentinus suffrutescens*, being able to grow in the lignin medium, but giving negative results with the oxidase tests. It seems that the availability of lignin and other factors in nature versus the quality and form of lignin in the laboratory media affected, in this experiment, the capability of the fungi to decay it. On the other hand, all the *Gymnopilus* strains could be grown on lignin media and gave positive results on at least one of the phenol oxidase reactions. These results indicated that *Gymnopilus* primarily decomposes cellulose but also has the ability, to some degree, to decay lignin. For this reason the genus has been reported both as of white and brown-rot.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their thanks to Edgardo Albertó for providing the Argentine *Gymnopilus* strains, to Guadalupe Lomeli for *Trametes versicolor* strain and to Conrado Soto for the *Neolentinus suffrutescens* culture. Esther Esquivel kindly provided the lignin powder. Miguel De Santiago is thanked for his valuable help inking the drawings. This research was partially supported by PAEP-UNAM, Idea Wild and CONACYT (through a *Gymnopilus* project financed to Dr. Anne Santerre). Guadalupe Lomeli critically reviewed the paper. Dr. Gregory M. Mueller, Dr. Joaquin Cifuentes and Dr. Teófilo Herrera are gratefully thanked for serving as pre-submission reviewers.

LITERATURE CITED

- Gilbertson, R. L., 1974. Fungi that decay ponderosa pine. The Univ. Arizona Press, Tucson.
- Gilbertson, R. L., 1980. Wood-rotting fungi of North America. *Mycologia* 72: 1 - 49.
- Hietikka, V., 1982. The colonisation of litter and wood by basidiomycetes in Finnish forests. In: Frankland, J. C., J. N. Hedger & M. J. Swift (eds.). *Decomposer basidiomycetes, their biology and ecology*. British Mycological Society Symposium 4. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Holmgren, P. K., W. Keuken & E. K. Schofield (comp.), 1981. *Index Herbariorum*. Part I. The herbaria of the world. Bon, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- Jacobsson, S., 1989. Studies on *Pholiota* in culture. *Mycotaxon* 36: 95-145.
- Murrill, W. A., 1940. Additions to Florida fungi - V. *Bull. Torrey Bot. Club*. 67: 275 - 281.
- Mueller, G. M., 1984. New North American species of *Laccaria* (Agaricales). *Mycotaxon* 20: 101 - 116.
- Nobles, M., K., 1965. Identification of cultures of wood-inhabiting Hymenomycetes. *Can. Jour. Bot.* 43: 1097 - 1139.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Pantidou, M. E., 1961. Cultural studies of Boletaceae. Can. Journ. Bot. 39: 1149 - 1162.
- Paterson, R. R. M. & P. D. Bride, 1994. Biochemical techniques for filamentous fungi. IMI Technical Handbooks N° 3. CAB International, Egham.
- Sede, S. M. & S. E. López, 1999. Cultural studies of *Agrocybe cylindrica*, *Gymnopilus pampeanus* and *Oudemansiella canarii* (Agaricales) isolated from urban trees. Mycotaxon 70: 377-386.
- Tanesaka, E., H. Masuda & K. Kinugawa, 1993. Wood degrading ability of Basidiomycetes that are wood decomposers, litter decomposer, or mycorrhizal symbionts. Mycologia 85: 347 - 354.
- Trigiano, R. N. & C. L. Fergus, 1979. Extracellular enzymes of some fungi associated with mushroom culture. Mycologia 71: 908 - 917.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Especie	Subgénero y sección o familia para los grupos externos ¹	Recolector, número y herbario	Localidad	Fecha de recolección	No. ADN
<i>Gymnopilus abramsii</i> Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	L. R. Abrams & J. McMurphy s.n. (NY, tipo)	EUA	Nov. 27, 1902	-
<i>G. aeruginosus</i> 1 (Peck) Singer	<i>Annulati</i>	P. Kroeger 1336 (DAOM-210322)	Canadá	Oct. 16, 1988	37
<i>G. aeruginosus</i> 2 (Peck) Singer		SAR-88/431 (WTU)	EUA	Feb. 2, 1988	60
<i>G. aeruginosus</i> 3 (Peck) Singer		F. M. Brigham s.n. (DAOM-137158)	Canadá	Ag. 30, 1971	71
<i>G. aeruginosus</i> 4 (Peck) Singer		I. Bartelli 200 (F-1116741)	EUA	Sept. 9, 1960	88
<i>G. aeruginosus</i> 5 (Peck) Singer		D. Malloch 28 (SFSU)	EUA	Oct. 27, 1963	-
<i>G. armillatus</i> Murrill	<i>Annulati</i>	A. S. Rhoads s.n. (F-15731, tipo)(FLAS, NY, MICH)	EUA	Dic. 21, 1932	-
"		A. H. Smith 64755 (MICH, tipo de <i>G. subspectabilis</i>)	EUA	Oct. 25, 1961	-
<i>G. bryophilus</i> Murrill	<i>Gymnopilus, Microspori</i>	F. S. Earle 613 (NY, tipo)	Jamaica	Nov. 24, 1902	-
<i>G. capitatus</i> Guzm.-Dáv. & Guzmán	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ⁴	L. Guzmán-Dávalos 2926 (IBUG, tipo)	México	Oct. 14, 1985	-
<i>G. cerasinus</i> (como <i>Pholiota cerasina</i> Peck)	<i>Annulati</i>	Herb. E. A. Burt (S)		Sept. 10, 1897	31
<i>G. chrysotrichoides</i> Murrill	<i>Annulati</i>	Ver <i>G. palmicola</i>			
<i>G. crassitunicatus</i> Guzm.-Dáv.	<i>Gymnopilus, Macrospori</i> ⁵	G. Mueller et al. 4025 (F-1098582, tipo)	Costa Rica	Nov. 8, 1989	-
"		A. E. Franco-Molano 309 (USJ-54163)	Costa Rica	Nov. 7, 1989	-
<i>G. dilepis</i> (Berk. & Broome) Singer	<i>Annulati</i>	Thwaites 878 [K (M) 75157, tipo]	Sri Lanka	Enero, 1859	-
"		R. Treu (IMI-370900)	Malasia	1996	39
"		R. Treu (IMI-370901)	Malasia	1996	-
<i>G. cf. flavidellus</i> Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	J. Murphy 2452 (F-1116344)	EUA	Oct. 14, 1996	117
<i>G. fulvosquamulosus</i> Hesler	<i>Annulati</i>	S. J. Mazzer (A.H. Smith 72586)(MICH, tipo)	EUA	Sept. 13, 1965	-
"		D. Guravich 220 (MICH-42155)	EUA	Nov. 4, 1972	178
<i>G. galerinopsis</i> Guzm.-Dáv.	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ⁴	L. Villarreal 2684 (XAL, tipo)	México	Oct. 9, 1986	-
<i>G. hemipenetrans</i> Guzm.-Dáv.	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ⁴	G. Guzmán 30519 (XAL, tipo)	México	Sept. 18, 1992	-
<i>G. hispidellus</i> Murrill	<i>Annulati</i>	Standley 53856 (F-1112036)	Honduras	Marzo 20, 1928	89
<i>G. cf. hispidellus</i> Murrill	<i>Annulati</i>	S. Garcia s.n. (ENCB)	México	Sept. 21, 1962	45
<i>G. hispidus</i> (Masse) Murrill	<i>Annulati</i>	D. N. Pegler 3254 [K (M) 75211]	Dominica	Nov. 8, 1977	20
<i>G. imperialis</i> (Speg.) Singer	<i>Annulati</i>	Gómez 18197 (F-1051880)	Costa Rica	Julio 11, 1982	119
<i>G. junonius</i> (Fr.) P. D. Orton	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 8216 (IBUG)	Bélgica	Nov. 17, 1999	108
"		L. Guzmán-Dávalos 8220 (IBUG)	Francia	Nov., 1999	28
"		L. Guzmán-Dávalos 8221 (IBUG)	Francia	Nov., 1999	24
"		L. Guzmán-Dávalos 8222 (IBUG)	Francia	Nov., 1999	30
"		E. Albertó s.n. (BAFC-32.321)	Argentina	Abril 21, 1991	-
"		G. Guzmán 24342 (ENCB)	México	Marzo 2, 1984	-
<i>G. lepidotus</i> Hesler	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ²	T. H. Campbell 21453 (TENN, tipo)	EUA	Julio 31, 1954	-
"		G. Guzmán 30296 (XAL)	México	Junio 6, 1991	-

		G. Guzmán 30374 (XAL)	México	Sept. 14, 1991	1
		G. Guzmán 30455 (XAL)	México	Abril 3, 1992	-
		G. Guzmán 30602 (XAL)	México	Junio 6, 1991	101
		L. Guzmán-Dávalos 5301 (IBUG)	México	Julio 24, 1991	-
		L. Guzmán-Dávalos 5798 (IBUG)	México	Abril 5, 1993	-
		L. Guzmán-Dávalos 7868 (IBUG)	México	1999	6
		G. Martínez y T. Herrera (MEXU-6965)	México	Mayo 23, 1969	-
		T. Herrera s.n. (MEXU-6868)	México	Mayo 23, 1969	-
<i>G. luteocurneus</i> Hesler	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	H. D. Thiers 11815 (SFSU, tipo, NY, isotipo)	EUA	Nov. 30, 1964	-
<i>G. luteofolius</i> (Peck) Singer	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ³	L. R. Hesler & H. Ford (DAOM 80626)(dupl. TENN 15085)	EUA	Oct. 25, 1942	22
					GB
<i>G. medius</i> Guzm.-Dáv.	<i>Gymnopilus, Macrospori</i> ⁴	J. García-Franco s.n. (XAL, tipo)	México	Abril 19, 1990	152
		A. Martínez (MEXU-13709)	México	Sept. 15, 1978	-
<i>G. nevadensis</i> Guzm.-Dáv. & Guzmán	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ⁴	L. Guzmán-Dávalos 3469 (IBUG, tipo)	México	Ag. 16, 1986	-
		M. L. Fierros 568 (IBUG)	México	Ag. 3, 1994	153
<i>G. oregonensis</i> Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	W. A. Murrill 739 (NY, tipo)	EUA	Nov. 7, 1911	-
<i>G. palmicola</i> Murrill (= <i>G. chrysostrichoides</i> Murrill)	<i>Annulati</i>	F. S. Earle 270 (NY, tipo)	Cuba	Oct. 2, 1904	-
		L.M. Underwood & F.S.Earle 1134 (NY, tipo de <i>G. palmicola</i>)	Cuba	Marzo, 1903	-
		R. Singer s.n. (FH)	EUA (México)	Oct. 25, 1946	-
		R. Singer F-545 (FH)	EUA	Sept. 4, 1942	-
<i>G. cf. palmicola</i> Murrill	<i>Annulati</i>	M. H. Zoberi 342 [K (M) 75214]	Nigeria	1968	18
<i>G. pumpeanus</i> (Speg.) Singer	<i>Annulati</i>	J. H. Ross 3975 (MEL-2035632)	Australia	Dic. 29, 1996	47
		S. H. Lewis 401 (MEL-2046438)	Australia	Abril 30, 1998	49
<i>G. peliolepis</i> (Speg.) Singer	<i>Annulati</i>	O. Röllin 89-16 (IBUG)	Suiza	Julio 8, 1989	102
<i>G. penetrans</i> (Fr. : Fr.) Murrill	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	L. Guzmán-Dávalos 5701 (IBUG)	México	Ag. 16, 1992	-
		L. Guzmán-Dávalos 8184 (IBUG)	Francia	Oct. 27, 1999	(149)
		L. Guzmán-Dávalos 8196 (IBUG)	Suiza	Oct. 29, 1999	2
		L. Guzmán-Dávalos 8215 (IBUG)	Holanda	Nov. 13, 1999	150
		L. Guzmán-Dávalos 8219 (IBUG)	Francia	Nov. 19, 1999	36
		L. Guzmán-Dávalos 8223 (IBUG)	Francia	Nov. 19, 1999	26
		J. Bonavides s.n. (MEXU-19909)	México	Julio 31, 1982	-
		E. Pérez-Silva s.n. (MEXU-21467)	México	Ag. 14, 1987	-
		E. Pérez-Silva s.n. (MEXU-21884)	México	Ag. 23, 1989	-
<i>G. picreus</i> (Fr.) P. Karst.	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	T. Ahti 52192 (H, IBUG)	Finlandia	Sept. 16, 1994	104
		F.-E. Eckblad 8743 (O-58278)	Noruega	Sept. 26, 1995	-
		M. Jäderfeldt s.n. (S, IBUG)	Suecia	Oct. 9, 1999	-
					GB
<i>G. cf. punctifolius</i> (Peck) Singer	<i>Microspori, Gymnopilus</i>	M. Evers & D. Sieger (L. Norvell 92-04.20-1)(WTU)	EUA	Abril 20, 1992	48
<i>G. robustus</i> Guzm.-Dáv.	<i>Annulati</i> ⁵	O. Vargas 19 (IBUG, tipo)	México	Nov. 21, 1986	-

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

		C. L. Ovrebo 3508 (PMA)	Panamá	Mayo 21, 1997	-
		C. L. Ovrebo 3509 (IBUG)	Panamá	Mayo 27, 1997	114
		C. L. Ovrebo 3516 (CSU)	Panamá	Mayo 23, 1997	-
		C. L. Ovrebo 3528 (IBUG)	Panamá	Mayo 25, 1997	113
<i>G. rufosquamulosus</i> Hesler	<i>Annulati</i>	J. Dean 70 (MICH, tipo)	EUA	Ag. 25, 1966	-
<i>G. rugulosus</i> R. Valenz., Guzmán & J. Castillo	<i>Annulati</i> ⁴	L. Varela 328 (ENCB)	México	Ag. 6, 1978	-
<i>G. cf. rugulosus</i> R. Valenz., Guzmán & J. Castillo	<i>Annulati</i>	R. N. Verma M130 [K (M) 75159]	India	Julio 11, 1984	21
<i>G. sapineus</i> (Fr.) Maire	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i>	I. Kytövuori 90-2488 (II)	Finlandia	Oct. 9, 1990	52
					GB
<i>G. sordidostipes</i> Hesler	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ²	L. Guzmán-Dávalos 4235 (IBUG)	México	Jul. 21, 1988	-
<i>G. spectabilis</i> (Fr.) A. H. Sm.	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 8221 (IBUG)	Francia	Nov., 1999	24
		E. Albertó s.n. (BAFC-32.321)	Argentina	Abril 21, 1991	50
		T. Ahti 49093 (II, IBUG)	Finlandia	Sept. 27, 1990	100
		L. Guzmán-Dávalos 8206 (IBUG)	Holanda	Nov. 1999	(109)
		L. Guzmán-Dávalos 8216 (IBUG)	Bélgica	Nov. 17, 1999	108
		S. Jaelland s.n. (IBUG)	Dinamarca	Oct. 1, 1999	-
		O. Andersson 610 (LD)	Suecia	Oct. 14, 1952	-
		O. Andersson s.n. (LD)	Suecia	Sept. 24, 1940	-
		O. Andersson s.n. (LD)	Suecia	Oct. 14, 1950	-
		M. A. Pérez de Gregorio s.n. (IBUG)	España	Oct. 3, 1999	110
					GB
<i>G. subearlei</i> R. Valenz., Guzmán & J. Castillo	<i>Annulati</i> ⁴	G. Guzmán 11648-A (ENCB, tipo)	México	Julio 11, 1971	127
		L. Guzmán-Dávalos 7432 (IBUG)	México	Ag. 16, 1998	-
		L. Guzmán-Dávalos 7868 (IBUG)	México	Nov. 20, 1998	-
		L. Guzmán-Dávalos 8524 (IBUG)	México	Julio 9, 2001	-
		L. Guzmán-Dávalos 8635 (IBUG)	Ecuador	Oct. 31, 2001	-
		E. Fanti 618 (IBUG)	Ecuador	Oct. 31, 2001	-
<i>G. cf. subearlei</i> R. Valenz., Guzmán & J. Castillo	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 7438 (IBUG)	México	Ag. 16, 1998	172 (cepa)
		M. Herrera 943 (IBUG) ⁶	México	Julio 6, 2002	-
<i>G. suberis</i> (Maire) Singer	<i>Annulati</i>	R. Maire 3817 (MPU, tipo)	Algeria	Oct. 19, 1915	-
		R. Maire 46 (MPU)	Algeria	Nov. 12, 1911	-
		R. Maire 7269 (MPU)	Algeria	Nov. 7, 1920	-
		R. Maire 366 (MPU)	África	Dic. 31, 1911	-
		R. Maire s.n. (MPU)	España	Oct. 26, 1936?	-
		M. A. Pérez-de-Gregorio s.n. (IBUG)	España	Oct. 22, 1999	53
<i>G. subpurpuratus</i> Guzm.-Dáv. & Guzmán	<i>Annulati</i> ⁴	L. Guzmán-Dávalos 4773 (IBUG)	México	Julio 10, 1989	-
		L. Guzmán-Dávalos 3914 (IBUG)	México	Julio 23, 1987	-
		L. Guzmán-Dávalos 4202 (IBUG)	México	Julio 11, 1988	-
		L. Guzmán-Dávalos 4250 (IBUG)	México	Julio 21, 1988	-
		L. Guzmán-Dávalos 4775 (IBUG)	México	Julio 26, 1989	-
		L. Guzmán-Dávalos 4855 (IBUG)	México	Ag. 11, 1989	-
		L. Guzmán-Dávalos 5108 (IBUG)	México	Ag. 28, 1989	-
		L. Guzmán-Dávalos 5109 (IBUG)	México	Sept. 5, 1989	-

TESIS CON
 FALDA DE ORIGEN

<i>G. subspectabilis</i> Hesler	<i>Annulati</i>	L. Guzmán-Dávalos 5303 (IBUG)	México	Ag. 2, 1991	5
<i>G. tuxtlensis</i> Guzm.-Dáv.	<i>Gymnopilus, Gymnopilus</i> ⁴	Ver <i>G. armillatus</i>			
"		G. Guzmán 19671 (XAL, tipo)	México	Julio 26, 1981	-
"		L. Guzmán-Dávalos 7668-A (IBUG)	México	Oct. 16, 1998	-
"		L. Guzmán-Dávalos 7693 (IBUG)	México	Oct. 16, 1998	-
"		C. Ovrebó 1182-A (F)	Venezuela		-
<i>G. underwoodii</i> (Peck) Murrill	<i>Gymnopilus, Microspori</i>	L. Guzmán-Dávalos 6248 (IBUG)	Guatemala	Ag. 9, 1992	151
<i>G. validipes</i> (Peck) Hesler	<i>Annulati</i>	M. A. Vincent 6403 (ENCB)	EUA	Oct. 2, 1993	138
<i>Gymnopilus</i> sp.	<i>Annulati</i>	B. M. Spooner 290 [K (M) 75158]	Borneo	Nov. 30, 1985	14
<i>Agrocybe semiorbicularis</i> (Bull.: Fr.) Fayod	Bolbitiaceae	I. S. Vázquez 186 (IBUG)	México	Ag. 26, 1986	-
"		G. Guzmán 23483 (IBUG)	México	Julio 23, 1983	-
<i>Amanita rubescens</i> (Pers.: Fr.) Gray	Amanitaceae	L. Guzmán-Dávalos 5377 (IBUG)	México	Sept. 5, 1991	-
"		L. Guzmán-Dávalos 7197 (IBUG)	México	Julio 23, 1998	-
"		L. Guzmán-Dávalos 7452 (IBUG)	México	Ag. 17, 1998	-
<i>Cortinarius cf. anserinus</i> (Velen.) Rob. Henry	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 1786 (IBUG)	México	Oct. 6, 1984	-
<i>Cortinarius atrovirens</i> Kalchbr.	Cortinariaceae				GB
<i>Cortinarius splendens</i> Rob. Henry	Cortinariaceae	O. Rodríguez 745 (IBUG)	México	Julio 23, 1992	-
<i>Cystoderma amianthinum</i> (Scop.) Fr.	Tricholomataceae	L. Guzmán-Dávalos 1269 (IBUG)	México	Oct. 2, 1983	-
"		M. L. Fierros 732 (IBUG)	México	Sept. 8, 1994	-
<i>Dermocybe phoenicea</i> (Bull.) M. M. Moser	Cortinariaceae	M. L. Fierros 743 (IBUG)	México	Sept. 10, 1994	-
"					GB
<i>Galerina autumnalis</i> (Peck) A. H. Sm. & Singer	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 5246 (IBUG)	México	Oct. 15, 1990	144
<i>Galerina clavata</i> (Velen.) Kühner	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 8227 (IBUG)	Gran Bretaña	Nov. 27, 1999	145
<i>Hebeloma</i> sp.	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 7132 (IBUG)	México	Julio 12, 1998	-
<i>Hypoloma myosotis</i> (Fr.) M. Lange	Strophariaceae	E. Esposito s.n. (XAL)	Brasil	Mayo 5, 1986	-
<i>Hypoloma subviride</i> (Berk. & Curtis) Dennis	Strophariaceae	A. López-Villalobos 8 (XAL)	México	Junio 5, 2000	-
<i>Inocybe calamistrata</i> (Fr.: Fr.) Gillet	Cortinariaceae	M. L. Fierros 131 (IBUG)	México	Ag. 25, 1993	-
<i>Inocybe longicystis</i> G. F. Atk.	Cortinariaceae	V. M. Bandala-Muñoz 921 (XAL)	México	Junio 28, 1986	-
<i>Laccaria laccata</i> var. <i>pallidifolia</i> (Peck) Peck	Tricholomataceae	L. Guzmán-Dávalos 6007 (IBUG)	México	Sept. 11, 1995	-
<i>Lactarius indigo</i> (Schwein.) Fr.	Russulaceae	L. Guzmán-Dávalos 2906 (IBUG)	México	Oct. 14, 1985	-
"		L. Guzmán-Dávalos 5661 (IBUG)	México	Julio 11, 1992	-
<i>Phaeocollybia amygdalospota</i> Band.-Muñoz & E. Horák	Cortinariaceae	J. García 3541-A (XAL)	México	Sept. 2, 1983	-
<i>Phaeocollybia singerii</i> Guzmán, Band.-Muñoz & Montoya	Cortinariaceae	V. M. Bandala-Muñoz 1008 (XAL)	México	Ag. 28, 1986	-
<i>Pholiota decorata</i> (Murrill) A. H. Sm. & Hesler	Strophariaceae	V. M. Bandala-Muñoz 34	México	Marzo 28, 1985	-
<i>Pholiota hypoholomoides</i> (Murrill) A. H. Sm. & Hesler	Strophariaceae	A. G. Naranjo 9 (IBUG)	México	Julio 16, 2000	-
<i>Pholiota lenta</i> (Pers.: Fr.) Singer	Strophariaceae	R. Tuomikoski s.n. (H, IBUG)	Finlandia	Oct. 22, 1974	3
<i>Pholiota limonella</i> (Peck) Sacc.	Strophariaceae	L. Guzmán-Dávalos 3232 (IBUG)	México	Julio 30, 1986	-
<i>Pholiota cf. lubrica</i> (Pers.) Singer	Strophariaceae	L. Guzmán-Dávalos 3555 (IBUG)	México	Sept. 6, 1986	-
<i>Psilocybe alpina</i> Guzmán, Tapia & P. Navarro	Strophariaceae	F. Tapia 1527 (XAL)	México	Sept. 27, 1996	-
<i>Psilocybe angustipleurocystidiata</i> Guzmán	Strophariaceae	J. C. Anell 682 (XAL)	México	Sept. 19, 1986	-
<i>Psilocybe cubensis</i> (Earle) Singer	Strophariaceae	L. Guzmán-Dávalos 5864 (IBUG)	México	Ag. 28, 1994	159

<i>Pyrrhoglossum pyrhum</i> (Berk. & M. A. Curtis) Singer	Cortinariaceae	L. Guzmán-Dávalos 8065 (IBUG)	Venezuela	Ag. 29, 1999	-
"	"	L. Guzmán-Dávalos 8075 (IBUG)	Venezuela	Ag. 29, 1999	140
<i>Ripartitella brasiliensis</i> (Speg.) Singer	Tricholomataceae	L. Guzmán-Dávalos 1594 (IBUG)	México	Julio 15, 1984	-
<i>Stropharia coronilla</i> (Bull.) Fr.	Strophariaceae	L. Guzmán-Dávalos 3045 (IBUG)	México	Junio 17, 1986	-
"	"	L. Guzmán-Dávalos 5643 (IBUG)	México	Julio 16, 1992	-

¹De acuerdo a Hesler (1969) o Singer (1986), excepto cuando se indique lo contrario.

²Según Guzmán-Dávalos (1995).

³Singer (1986) lo consideró en *Annulati*.

⁴De acuerdo a Guzmán-Dávalos y Guzmán (1995).

⁵De acuerdo a Guzmán-Dávalos y Ovrebø (2001).

⁶Basidiomas obtenidos de la cepa 7438.

GB = GenBank

TESIS CON
FALLA DE COPIEN